

encontrografia

I Tópicos Especiais em Biologia Vegetal

Contribuições do PPGBV/UFES: Fisiologia,
Biodiversidade e Conservação de
Organismos Fotossintetizantes

Elias Terra Werner
Paulo Cezar Cavatte
Maria do Carmo Pimentel Batitucci
ORGANIZADORES



I Tópicos Especiais em Biologia Vegetal

Contribuições do PPGBV/UFES: Fisiologia,
Biodiversidade e Conservação de
Organismos Fotossintetizantes

Elias Terra Werner
Paulo Cezar Cavatte
Maria do Carmo Pimentel Batitucci
ORGANIZADORES



Copyright © 2026 Encontrografia Editora.

Todos os direitos reservados. É proibida a reprodução parcial ou total desta obra sem a expressa autorização da editora.

EDITOR CIENTÍFICO

Décio Nascimento Guimarães

EDITORA ADJUNTA

Carolina Gonçalves Caldas

DESIGN

Diagramação: Nadini Mádhava

Design de capa: Nadini Mádhava

Foto de capa: Magnific.com

REVISÃO

Estelle Vieira (Estagiária)

Paula Vigneron (Supervisora)

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
(Câmara Brasileira do Livro, SP, Brasil)

I tópicos especiais em biologia vegetal [livro eletrônico] : contribuições do PPGBV/UFES: fisiologia, biodiversidade e conservação de organismos fotossintetizantes / organizadores Elias Terra Werner, Paulo Cezar Cavatte, Maria do Carmo Pimentel Batitucci. -- Campos dos Goytacazes, RJ : Encontrografia Editora, 2026.

Vários autores.

Bibliografia.

ISBN 978-65-5456-195-2

1. Biodiversidade 2. Biologia 3. Conservação da natureza 4. Ecologia 5. Fisiologia I. Werner, Elias Terra. II. Cavatte, Paulo Cezar. III. Batitucci, Maria do Carmo Pimentel.

26-381846.0

CDD-571.2

Índices para catálogo sistemático:

1. Fisiologia vegetal : Biologia 571.2

Henrique Ribeiro Soares - Bibliotecário - CRB-8/9314

DOI: 10.52695/978-65-5456-195-2

encontrografia

ENCONTROGRAFIA EDITORA COMUNICAÇÃO E ACESSIBILIDADE LTDA

Av. Alberto Torres, 371 - Sala 1101, Centro

Campos dos Goytacazes, RJ, 28035-581 | Tel: (22) 2030-7746

www.encontrografia.com | editora@encontrografia.com

Comitê científico/editorial

Prof. Dr. Antonio Hernández Fernández – UNIVERSIDAD DE JAÉN (ESPANHA)
Prof. Dr. Carlos Henrique Medeiros de Souza – UENF (BRASIL)
Prof. Dr. Casimiro M. Marques Balsa – UNIVERSIDADE NOVA DE LISBOA (PORTUGAL)
Prof. Dr. Cássius Guimarães Chai – MPMA (BRASIL)
Prof. Dr. Daniel González – UNIVERSIDAD DE GRANADA (ESPANHA)
Prof. Dr. Décio Nascimento Guimarães - IFF (BRASIL)
Prof. Dr. Douglas Christian Ferrari de Melo – UFES (BRASIL)
Prof. Dr. Eduardo Shimoda – UCAM (BRASIL)
Prof.^a Dr.^a Emilene Coco dos Santos – IFES (BRASIL)
Prof.^a Dr.^a Fabiana Alvarenga Rangel – UFES (BRASIL)
Prof. Dr. Fabrício Moraes de Almeida – UNIR (BRASIL)
Prof.^a Dr.^a Fernanda Luísa de Miranda Cardoso – IFRS (BRASIL)
Prof. Dr. Francisco Antonio Pereira Fialho – UFSC (BRASIL)
Prof. Dr. Francisco Elias Simão Merçon – FAFIA (BRASIL)
Prof.^a Dr.^a Gisele Pessin - UENF (BRASIL)
Prof. Dr. Iêdo de Oliveira Paes – UFRPE (BRASIL)
Prof. Dr. Javier Vergara Núñez – UNIVERSIDAD DE PLAYA ANCHA (CHILE)
Prof. Dr. José Antonio Torres González – UNIVERSIDAD DE JAÉN (ESPANHA)
Prof.^a Dr.^a Margareth Vetis Zaganelli – UFES (BRASIL)
Prof.^a Dr.^a Martha Vergara Fregoso – UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA (MÉXICO)
Prof.^a Dr.^a Patrícia Teles Alvaro – IFRJ (BRASIL)
Prof.^a Dr.^a Rita de Cássia Barbosa Paiva Magalhães – UFRN (BRASIL)
Prof. Dr. Rogério Drago – UFES (BRASIL)
Prof.^a Dr.^a Shirlena Campos de Souza Amaral – UENF (BRASIL)
Prof. Dr. Wilson Madeira Filho – UFF (BRASIL)

Este livro passou por avaliação e aprovação às cegas de dois ou mais pareceristas *ad hoc*.

Sumário

Apresentação	13
-------------------------------	-----------

CAPÍTULO I. Manguezais em um cenário de mudanças ambientais: fisiologia da salinidade, adaptação e conservação genética	15
--	-----------

Andre Santos Amorim
Izabela Roque Marques
Andreia B. P. Lima Gontijo
Sávia Soares Pascoalini
Dielle Meire de Santana Lopes
Ivoney Gontijo
Mônica Maria Pereira Tognella
Antelmo Ralph Falqueto

CAPÍTULO II. Uso de matéria orgânica à base de <i>Eichornia crassipes</i> no desenvolvimento vegetativo de <i>Capsicum annuum</i>	39
--	-----------

Igor Barros Ziviani
Marcel Merlo Mendes
Pablo H. Nunes-Carvalho
Júlia Felipe Miranda
Lívia Batista das Neves
Andreia B. P. Lima Gontijo
Ivoney Gontijo
Antelmo Ralph Falqueto

**CAPÍTULO III. Fotoautotrofia e fotomixotrofia de plantas
micropropagadas *in vitro* 62**

Gustavo Fernandes Mariano
Mayla Bessá Scotá
Warley Costa Silva
Ewelín Nunes Martins
Thalya Campelo Vitor
Kátia Aguiar de Souza Monteiro
Mateus Rodrigues Alves
Milene Miranda Praça-Fontes
Elias Terra Werner

**CAPÍTULO IV. Do cultivo *in vitro* à sobrevivência *ex vitro*: o
enraizamento e a aclimatização são os principais desafios a
serem superados em espécies arbóreas 79**

Mayla Bessa Scotá
Mateus Rodrigues Alves
Thalya Campelo Vitor
Warley Costa Silva
Gustavo Fernandes Mariano
Kátia Aguiar de Souza Monteiro
Ewelín Nunes Martins
Milene Miranda Praça-Fontes
Elias Terra Werner

**CAPÍTULO V. Ecofisiologia de plantas tropicais sob
extremos climáticos: síntese teórica e tendências científicas
recentes. 102**

Maria Cecília Zorzanelli
João Pedro Zanardo de Andrade
Bárbara de Oliveira Ramaldes
João Gabriel Augusto Rodrigues
Monique Cardoso Fernandes
Geraldo Rogério Faustini Cuzzuol

CAPÍTULO VI. Carboidratos não estruturais em florestas tropicais: avanços, lacunas e desafios metodológicos 127

João Pedro Zanardo de Andrade
Maria Cecília Zorzanelli
Bernardo Pretti Macieira
Gustavo de Souza Broetto
Bárbara de Oliveira Ramaldes
Marina Baron Okimoto
Geraldo Rogério Faustini Cuzzuol

CAPÍTULO VII. Nanoemulsões de óleos essenciais como biodefensivos 151

Hildegardo Seibert França
Luana da Silva Oliveira
Luciana Barbosa Soares Chamoun
Marina Reis Peres
Plucia Franciane Ataíde Rodrigues
Sheila Souza da Silva Ribeiro
Perla Carrie Rocha dos Santos

CAPÍTULO VIII. Técnicas de *priming* em sementes de *Solanum lycopersicum* L. (tomate) sob toxicidade por ferro 185

Anny Nogueira Fraga
Viviana Borges Corte
Hildegardo Seibert França
Josinei Rodrigues Filho
Marina Reis Pires
Perla Carrie Rocha dos Santos

CAPÍTULO IX. Metabólitos Secundários de plantas 210

Maria do Carmo Pimentel Batitucci
Jean Carlos Vencioneck Dutra
Mirieli Bernardes Xavier
Maria Gabriela Pissinati Trindade
Ana Carolini Cavallieri Zatta
Anna Carolina Araújo Panteleão
Carolina Beatriz Paixão Rodrigues
Douglas da Silva Pereira
Erlaini Simonelli Cavallieri
Gabriela de Carli Farias da Silva
Isadora Maria Vieira Caelho
Paula Roberta Costalonga Pereira

**CAPÍTULO X. Utilização de espécies modelo em estudos
ecofisiológicos: aplicações em plantas cultivadas e sistemas
naturais tropicais 246**

Bárbara de Oliveira Ramaldes
Solene Gomes Silva
Maria Cecília Zorzanelli
Maria Eduarda Capacia Leandro
Letícia Lima Muniz Maia
Peter Ferrz Caon
Brenda Meneghetti Mauro
Renan Rocha Guimarães
Paulo Cezar Cavatte

**CAPÍTULO XI. Ecofisiologia de árvores em montanhas tropicais:
limites entre persistência, migração e extinção 274**

Solene Gomes Silva
Bárbara de Oliveira Ramaldes
Maria Eduarda Capacia Leandro
Peter Ferraz Caon
Letícia Lima Muniz Maia
Maria Cecília Zorzanelli
João Pedro Zanardo de Andrade
Paulo Cezar Cavatte

CAPÍTULO XII. O papel das alterações anatômicas no desempenho fisiológico de espécies de *Piper* cultivadas sob diferentes intensidades de radiação solar incidente 303

Basílio Cerri Neto
Vinicius de Souza Oliveira
Jeane Crasque
Thayanne Rangel Ferreira
Lúcio de Oliveira Arantes
José Altino Macho Filho
Thiago Corrêa de Souza
Antelmo Ralph Falqueto
Edilson Romais Schmildt
Carla da Silva Dias
Sara Dousseau-Arantes

CAPÍTULO XIII. Aspectos fisiológicos e morfológicos de três genótipos de *Piper nigrum* submetidos a ciclos de déficit hídrico e reidratação recorrente 329

Basílio Cerri Neto
Vinicius de Souza Oliveira
Thayanne Rangel Ferreira
Jeane Crasque
Lúcio de Oliveira Arantes
José Altino Macho Filho
Thiago Corrêa de Souza
Antelmo Ralph Falqueto
Edilson Romais Schmildt
Carla da Silva Dias
Sara Dousseau-Arantes

CAPÍTULO XIV. Perfil químico e potencial biológico do óleo essencial de *Zingiber officinale* Roscoe (*Zingiberaceae*) 354

Monick Berbert de Moraes
Francielen Barroso Aragão
Mylene Boeque Lascola
Sara Nascimento dos Santos
Eduarda Vieira Vóss Silva
Patrícia Fontes Pinheiro
Milene Miranda Praça-Fontes
Sílvia Tamie Matsumoto

CAPÍTULO XV. Aplicação de efluentes de biodigestores suínos como biofertilizantes: impactos no crescimento e na troca gasosa do milho (*Zea mays* L.) 377

Francielen Barroso Aragão
Mylena Boeque Lascola
Sara Nascimento dos Santos
Eduarda Vieira Vóss Silva
Monick Berbert de Moraes
Dayana Effgen Fantinato
Leonardo Valandro Zanetti
Romário de Oliveira Silva Junior
Diolina Silva Moura
Sílvia Tamie Matsumoto

CAPÍTULO XVI. Ação dos subprodutos do SNP na germinação de alface em cenário simulado de crise climática 399

Yasmim Smarsaro Bonfá
Camila Reis dos Santos
Marina Reis Pires
Viviana Borges Corte

CAPÍTULO XVII. Osmopriming, halopriming e quimiopriming promovem maior tolerância ao estresse salino em sementes de *Solanum lycopersicum* L. 423

Anny Nogueira Fraga
Viviana Borges Corte
Hildegardo Seibert França
Josinei Rodrigues Filho
Marina Reis Pires
Perla Carrie Rocha dos Santos

CAPÍTULO XVIII. Sob o sol da mudança (climática): respostas ecofisiológicas de *Allagoptera arenaria* em cenários futuros na Restinga 451

Liliane Baldan Zani
Marcel Merlo Mendes
Antelmo Ralph Falqueto
Ian Drumond Duarte
Luis Fernando Tavares de Menezes

**CAPÍTULO XIX. Variação espaço-temporal da Comunidade
Fitoplanctônica na Lagoa Jacuném, Espírito Santo 469**

Brener Freitas de Alvarenga
Amanda Martins Batista
Fabrício Bronzoni-Oliveira
Juline Rodrigues da Conceição
Stéfano Zorzal-Almeida

Apresentação

O Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal (PPGBV) da Universidade Federal do Espírito Santo (UFES) foi criado em 2002, iniciando suas atividades com o curso de mestrado em 2003 e ampliando sua atuação com a implantação do doutorado em 2013. Ao longo de sua trajetória, o Programa consolidou-se como referência regional na formação de recursos humanos qualificados, contribuindo para o avanço do conhecimento científico e para o desenvolvimento da Biologia Vegetal no Espírito Santo e no Brasil. Nesse período, mais de 180 mestres e doutores foram formados, atuando hoje em instituições de ensino, pesquisa, extensão e inovação tecnológica.

Com área de concentração em Fisiologia Vegetal, o PPGBV tem como missão formar profissionais com excelência científica, técnica e ética, aptos a atuar em diferentes áreas da pesquisa vegetal. Suas atividades abrangem desde estudos voltados para culturas de importância econômica até investigações relacionadas à biodiversidade e à conservação de ecossistemas da Mata Atlântica, incluindo manguezais, restingas, florestas de tabuleiro e florestas de altitude. Essa diversidade temática reflete o compromisso do Programa com a geração de conhecimento científico relevante para a sociedade e para o desenvolvimento sustentável.

Esta obra representa a primeira coletânea institucional do PPGBV e reúne contribuições de docentes, discentes e egressos, evidenciando a integração entre formação de recursos humanos e produção científica. Seu objetivo é divulgar parte do conhecimento produzido no âmbito do Programa, fortalecendo a interação entre pesquisadores e ampliando o acesso da comunidade acadêmica aos avanços científicos desenvolvidos em suas diferentes áreas de atuação.

Os capítulos desta obra estão organizados em ordem alfabética dos docentes permanentes do Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, reunindo contribuições que refletem a diversidade de temas, abordagens e perspectivas científicas desenvolvidas no âmbito do PPGBV. Ao longo da coletânea, são apresentados estudos e revisões relacionados à fisiologia vegetal, ecofisiologia, biotecnologia, propagação de plantas, metabolismo vegetal, tecnologia de sementes, biodiversidade, conservação de organismos fotossintetizantes e impactos das mudanças ambientais, evidenciando a amplitude, a interdisciplinaridade e a relevância das pesquisas conduzidas pelo Programa.

Por fim, agradecemos a todos os docentes, discentes, pós-doutorandos, egressos e colaboradores que contribuíram para a construção desta coletânea. Esperamos que esta obra fortaleça a divulgação científica, estimule novas parcerias e inspire futuras pesquisas, consolidando-se como um marco na trajetória do Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da UFES.

Elias Terra Werner
Paulo Cezar Cavatte
Maria do Carmo Pimentel Batitucci

CAPÍTULO I.

Manguezais em um cenário de mudanças ambientais: fisiologia da salinidade, adaptação e conservação genética

Andre Santos Amorim¹

Izabela Roque Marques²

Andreia B. P. Lima Gontijo³

Sávia Soares Pascoalini⁴

Dielle Meire de Santana Lopes⁵

Ivoney Gontijo⁶

Mônica Maria Pereira Tognella⁷

Antelmo Ralph Falqueto⁸

DOI: 10.52695/978-65-5456-195-2.1

1 ID: <https://orcid.org/0009-0002-5449-5400>

2 ID: <https://orcid.org/0009-0008-9212-2983>

3 ID: <https://orcid.org/0000-0003-422-4398>

4 ID: <https://orcid.org/0000-0003-3236-8304>

5 ID: <https://orcid.org/0000-0002-9951-0179>

6 ID: <https://orcid.org/0000-0002-4251-4689>

7 ID: <https://orcid.org/0000-0002-521-8251>

8 ID: <https://orcid.org/0000-0003-3146-1873>

Introdução

Os manguezais são ecossistemas costeiros tropicais que se desenvolvem em zonas úmidas salinas, sujeitas a inundações periódicas pelas marés e ao aporte de água doce de origem pluvial, frequentemente associados a estuários (Beckett *et al.*, 2022). Nesse sentido, as florestas de manguezais crescem e desenvolvem-se em ambientes com grandes flutuações na salinidade, água hipóxica no solo e submersão parcial.

Muito além de sua expressiva extensão geográfica, esses ecossistemas fornecem uma ampla gama de bens e serviços ecossistêmicos essenciais. Entre suas principais funções, os manguezais destacam-se por sua atuação como barreiras naturais contra a erosão costeira, na estabilização do solo, no suporte à pesca artesanal e na subsistência de comunidades locais. Além disso, incentivam atividades de ecoturismo e educação ambiental. Os manguezais também funcionam como verdadeiros berçários naturais, garantindo a renovação dos estoques pesqueiros e sustentando redes tróficas fundamentais para a manutenção da saúde dos ecossistemas costeiros associados (Souza; Duarte; João, 2018).

Além disso, os manguezais desempenham papel crucial na mitigação das mudanças climáticas, atuando como importantes sumidouros de carbono. A maior parte do carbono sequestrado por esse ecossistema permanece armazenada em seus sedimentos, contribuindo para a redução da concentração de gases de efeito estufa na atmosfera (Akram *et al.*, 2023). No entanto, quando esses ambientes sofrem perturbações antrópicas, há o risco de liberação do carbono acumulado, o que pode intensificar o aquecimento global (Alongi, 2014).

Do ponto de vista ecológico, a complexa estrutura física dos manguezais cria *habitats* diversificados tanto em ambientes aéreos quanto submersos. As copas das árvores oferecem abrigo para aves e insetos, enquanto as raízes submersas fornecem refúgio para uma grande diversidade de organismos, como esponjas, algas, bivalves, plâncton, peixes e moluscos (Nagelkerken *et al.*, 2008). Essa complexidade estrutural aumenta a resiliência do ecossistema e reforça sua importância como refúgio para a biodiversidade costeira.

Globalmente, os manguezais compreendem aproximadamente nove ordens, 20 famílias, 27 gêneros e cerca de 70 espécies arbóreas (Mao *et al.*, 2021). Entre os principais gêneros, encontram-se *Avicennia* (*Avicenniaceae*), *Laguncularia* e *Lumnitzera* (*Combretaceae*), *Nypa* (*Palmae*), *Bruguiera*, *Ceriops*, *Kandelia* e *Rhizophora* (*Rhizophoraceae*), além de *Sonneratia* (*Sonneratiaceae*) (Alongi, 2009). No Brasil, a vegetação típica dos manguezais é composta principalmente por três espécies: *Rhizophora mangle* L. (mangue-vermelho), *Laguncularia racemosa* (L.) C.F. Gaertn. (mangue-branco) e *Avicennia schaueriana* Stapf & Leechm. ex Moldenke (mangue-preto) (Sérgio; Leite; Pitteri; Martuscelli; Machado, 2006).

A distribuição dessas espécies está diretamente relacionada a fatores ambientais, como salinidade, regime de marés e tipo de substrato. Suas adaptações morfológicas — incluindo raízes escoras, glândulas de excreção de sal e folhas esclerófilas — são fundamentais para a sobrevivência em ambientes sujeitos a variações frequentes de inundação e salinidade (Sérgio *et al.*, 2006; Lima, 2018).

Apesar de sua elevada importância ecológica e socioeconômica, os manguezais têm sofrido taxas alarmantes de degradação nas últimas décadas. A expansão da agricultura, da aquicultura e do desenvolvimento urbano tem resultado na perda de mais de um terço (35%) das áreas de manguezal em escala global nos últimos 50 anos (Bhowmik; Padmanaban; Cabral; Romeiras, 2022; Gouvêa *et al.*, 2022). Como consequência, das aproximadamente 70 espécies de plantas de manguezal reconhecidas mundialmente, 12 já figuram na Lista Vermelha da IUCN como ameaçadas de extinção (Rahim; Soeprbowati; Putranto, 2023).

Diante desse cenário, torna-se evidente a urgência na conservação dos manguezais. Proteger esses ecossistemas não significa apenas preservar a biodiversidade e os serviços ecossistêmicos, mas também assegurar a sobrevivência de milhares de comunidades que dependem direta ou indiretamente de seus recursos. Assim, diante dos desafios ambientais contemporâneos, torna-se fundamental integrar ações de preservação ambiental a políticas públicas eficazes e à valorização dos conhecimentos tradicionais, visando garantir a resiliência e a sustentabilidade desse ecossistema singular.

Seções temáticas

1. *Aspectos gerais da fisiologia do sal dos manguezais*
2. *Estratégias fisiológicas de tolerância à salinidade em espécies de mangue: evidências de estudos no Espírito Santo*
3. *Degradação e recuperação dos manguezais*
4. *Mudanças climáticas*
5. *A genética como ferramenta para conservação e recuperação de manguezais*
6. *Conclusão*
7. *Considerações finais*
1. *Referências bibliográficas*

1. Aspectos gerais da fisiologia do sal dos manguezais

Nos manguezais, a baixa pluviosidade associada à intrusão salina das águas estuarinas reduz a diluição dos sais. Em combinação com a elevada evapotranspiração, essa condição favorece o movimento capilar da água intersticial em direção à superfície do sedimento. Como consequência, ocorre maior concentração da cunha salina nas camadas superficiais, intensificando a salinidade no manguezal (Berrêdo *et al.*, 2008).

Essa condição leva à necessidade de ajustes no crescimento e desenvolvimento das espécies, exigindo adaptações morfológicas, anatômicas e fisiológicas essenciais para a permanência nesses ecossistemas (Srikanth; Lum; Chen, 2016). Essas adaptações incluem mecanismos estruturais e funcionais, como a presença de sistemas radiculares especializados que atuam como linhas primárias de defesa, bem como modificações nas folhas, que, por sua vez, contribuem para a estabilidade física e para a regulação de processos fisiológicos essenciais das plantas.

A salinidade, em particular, representa um dos principais fatores que modulam a zonation e a distribuição das espécies nos ecossistemas de

manguezal, principalmente devido ao acúmulo de íons Na^+ , que comprometem a homeostase fisiológica das plantas (Shan *et al.*, 2008). Muito embora o manguezal seja, por definição, um ambiente naturalmente salino, as espécies mostram diferentes níveis de tolerância ao sal, refletindo graus distintos de adaptação fisiológica, mesmo entre espécies coexistentes no mesmo ecossistema (Srikanth *et al.*, 2016).

Dentre esses processos fisiológicos, destacam-se a regulação da transpiração, a exclusão seletiva de sais e a manutenção da eficiência fotossintética, mesmo sob múltiplos estresses, como salinidade elevada, flutuação hídrica, anoxia, alta irradiância e instabilidade mecânica provocada pela movimentação de água e sedimentos (Srikanth *et al.*, 2016; Naskar; Mondal; Ankure, 2021).

Para mitigar os efeitos da salinidade, muitas espécies compartimentalizam o Na^+ no vacúolo por meio da ação de proteínas antiportes (Na^+/H^+) que regulam os níveis intracelulares de Na^+ e K^+ . Este último desempenha um papel crucial na manutenção da homeostase celular, exercendo funções osmóticas e de controle estomático (Esteves; Suzuki, 2008). Além disso, dentre os mecanismos adaptativos ao sal estão os processos de controle citosólico, que permitem às plantas lidar com altas concentrações salinas por meio da regulação da absorção e da exclusão de sal. Esses processos ocorrem através de estratégias como a ultrafiltração radicular e a secreção de sais por glândulas foliares especializadas, observadas em gêneros como *Aegiceras*, *Avicennia*, *Acanthus* e *Aegialitis* (Shan *et al.*, 2008).

Esses mecanismos são altamente sensíveis à intensidade do estresse salino no ambiente. Espécies que crescem em áreas mais salinas tendem a ativar respostas fisiológicas distintas daquelas observadas em zonas de menor salinidade, refletindo a plasticidade adaptativa dessas plantas (Sudhir; Arunprasath; Vel, 2021).

Assim, adaptações morfofisiológicas, como o espessamento foliar, contribuem para o acúmulo de água nos tecidos, favorecendo a diluição dos sais absorvidos e, conseqüentemente, mitigando os efeitos adversos da salinidade. Além disso, essas alterações estruturais estão diretamente associadas à redução do acúmulo de espécies reativas de oxigênio (ROS),

cujas produções são intensificadas em situações de estresse osmótico. A regulação desses processos também ajuda na normalização da transpiração, frequentemente comprometida em ambientes hipersalinos (Sobrado, 2005; Ye; Tam; Lu; Wong, 2005). Pelo exposto, observa-se que os manguezais constituem um modelo fundamental de estudo da capacidade genética para tolerância ao sal (Nguyen *et al.*, 2017).

2. Estratégias fisiológicas de tolerância à salinidade em espécies de mangue: evidências de estudos no Espírito Santo

O desempenho fotossintético das plantas está intimamente relacionado ao grau de salinidade do ambiente e à capacidade de adaptação fisiológica da espécie às condições edáficas locais. Em ambientes hipersalinos, o estresse osmótico leva à perda da turgidez celular, podendo desencadear respostas como fechamento estomático irregular ou aumento da transpiração cuticular, interferindo no balanço hídrico foliar. Essas respostas fisiológicas intensificam a dissipação térmica da energia luminosa absorvida e reduzem significativamente o rendimento quântico do fotosistema II (FSII), comprometendo, assim, a eficiência do aparato fotossintético (Naidoo; Tuffers; Willert, 2002).

Estudos mostram que a alta produtividade primária dos manguezais decorre de sofisticados mecanismos fisiológicos, que permitem às espécies tolerar restrições ambientais como salinidade elevada, alagamento prolongado e carências nutricionais (Pascoalini; Lopes; Falqueto; Tognella, 2014).

Uma revisão proposta por Pascoalini *et al.* (2014) destacou que, apesar de tais estresses reduzirem a assimilação fotossintética e o desenvolvimento das plantas, a resposta depende da tolerância de cada espécie. Os autores também observaram que a maioria dos estudos ecofisiológicos é pontual, dificultando a compreensão completa de como as comunidades de mangue responderão às mudanças climáticas.

No nível da planta, adaptações fisiológicas baseiam-se na plasticidade do aparato fotossintético e em ajustes no uso da água. Em *Rhizophora mangle*, estudos comparando áreas de alta e baixa salinidade mostraram que, nas condições menos salinas, há maiores taxas de assimilação

de CO₂, condutância estomática e índice de desempenho fotossintético, indicando maior eficiência na captação e utilização da energia luminosa (Lopes; Tognella; Falqueto; Soares, 2019).

Por outro lado, em locais de salinidade elevada, as plantas exibem maior eficiência na transferência de elétrons dentro do FSII e maior fluorescência inicial e máxima, sugerindo mecanismos específicos de proteção e manutenção da funcionalidade do FSII em ambientes estressantes.

Em outro estudo com mudas jovens de *R. mangle*, a maior disponibilidade de matéria orgânica nos sedimentos favoreceu o fluxo de energia e o transporte de elétrons, enquanto a alta salinidade reduziu o número e o tamanho dos centros de reação do FSII. No entanto, a espécie compensou essa limitação aumentando o índice de desempenho, a taxa fotossintética e a eficiência no uso da água (Pascoalini; Tognella; Falqueto; Soares, 2022).

As respostas fisiológicas também envolvem variações na composição dos pigmentos e no uso eficiente da água. Falqueto e colaboradores verificaram que, em plantas adultas de *R. mangle* e *Laguncularia racemosa*, a eficiência fotoquímica (Fv/Fm) aumentou durante o dia na estação chuvosa devido à salinidade, enquanto a fluorescência basal diminuiu à medida que a disponibilidade de água no solo foi reduzida (Falqueto; Silva; Fontes, 2008).

O teor de pigmentos carotenóides foi maior em *L. racemosa*, indicando um mecanismo de proteção adicional contra o estresse oxidativo, enquanto o conteúdo de clorofila não variou com a salinidade. Em manguezais do sul do Brasil, *R. mangle* apresentou taxas fotossintéticas e eficiência de carboxilação menores do que *Avicennia schaueriana* e *L. racemosa*, resultando em menor eficiência intrínseca no uso da água. Essa limitação fisiológica pode explicar por que a espécie não coloniza latitudes mais altas (Soares; Tognella; Cuevas; Medina, 2015).

O ajuste fisiológico às condições salinas também se manifesta no nível molecular. Em plantas de *R. mangle* submetidas a baixa e alta salinidade, a manutenção da assimilação de CO₂ foi acompanhada por maior atividade do FSII, refletida na elevação da razão clorofila a/b e no aumento do número de centros de reação e de complexos de evolução de oxigênio (Lopes et al., 2022).

Genes relacionados ao FSII (*psbA* e *PSBO2*) foram regulados positivamente em alta salinidade, assim como genes envolvidos na síntese de ATP, ativação da Rubisco, defesa antioxidante, síntese de GABA e sequestro vacuolar de Na^+ , demonstrando que a tolerância ao sal requer uma resposta coordenada entre processos energéticos e mecanismos de proteção (Lopes *et al.*, 2022).

Estudos recentes com traços de ferro e manganês revelaram ainda que altas concentrações desses micronutrientes aumentam o número de centros de reação e a eficiência do complexo de evolução do oxigênio, mas a elevada concentração de manganês afeta a assimilação de CO_2 e a eficiência de carboxilação da Rubisco (Pascoalini *et al.*, 2024).

Em síntese, as pesquisas revelam que os manguezais apresentam uma combinação de estratégias fisiológicas que variam conforme a salinidade e a disponibilidade de nutrientes. Áreas de menor salinidade favorecem maior assimilação de carbono e eficiência fotossintética, enquanto ambientes mais salinos induzem mecanismos de tolerância baseados em ajustes no FSII, na regulação de genes e na conservação da água. Apesar dos avanços científicos na área, o conhecimento ecofisiológico dos manguezais brasileiros ainda é limitado, como salientado por Pascoalini *et al.* (2014), reforçando a necessidade de estudos integrados que considerem a diversidade de respostas fisiológicas e adaptações que garantam a persistência desses ecossistemas frente às mudanças ambientais.

3. Degradação e recuperação dos manguezais

Ao longo dos anos, os manguezais vêm sofrendo um intenso processo de degradação, resultante de múltiplos fatores antrópicos, como desmatamentos, deposição de resíduos sólidos e efluentes urbanos, especulação imobiliária, poluição industrial e doméstica, práticas de pesca predatória e, mais recentemente, o acúmulo de microplásticos nos sedimentos e na biota local (Duarte; Rezende, 2019; Paula; Lima; Maia, 2016). Como resultado, observa-se o comprometem não apenas a biodiversidade, mas também os serviços ecossistêmicos essenciais prestados pelos manguezais, como a proteção costeira contra a erosão, o suporte à reprodução de

diversas espécies marinhas e o sequestro de carbono, fundamental para a mitigação das mudanças climáticas (Souza *et al.*, 2018). Além disso, esses processos promovem a redução das áreas de manguezal e afetam diretamente comunidades humanas que dependem desse ecossistema para a pesca artesanal e a manutenção de atividades econômicas tradicionais (Borges *et al.*, 2009).

Nesse contexto, Moschetto *et al.* (2021), ao avaliarem a interação entre atividades agrícolas e o avanço da urbanização na região metropolitana de São Paulo, identificaram a perda de aproximadamente 10,6 km² de áreas de manguezal entre 1999 e 2019. A ocupação irregular intensificou esse processo, provocando alterações significativas na fisionomia da floresta e a substituição do padrão vegetal original por formações não características desse ecossistema.

Além disso, a mudança na composição química do ambiente favorece a ocorrência de espécies invasoras, como *Hibiscus pernambucensis* e *Acrostichum aureum*, que competem por recursos e inibem a regeneração natural das espécies típicas de mangue. Soma-se a isso a crescente presença de metais pesados, como cádmio, que representa um problema ambiental cada vez mais frequente e de difícil remediação (Velho *et al.*, 2012).

Diante desse cenário, torna-se essencial a implementação de políticas públicas eficazes e ações de conservação que promovam o uso sustentável e a recuperação dos manguezais, além de coibir atividades ilegais que intensificam sua degradação (Espíndola; Almeida, 2015). O manejo desses ecossistemas deve adotar uma abordagem socioambiental integrada, considerando as demandas das comunidades locais e reconhecendo seu papel como protagonistas na formulação e execução de políticas de conservação, aliada à proteção legal, a fim de evitar a exploração excessiva desses ambientes (Moschetto *et al.*, 2020).

A recuperação ambiental de manguezais deve ser concebida de forma ampla, contemplando dimensões ecológicas, sociais e econômicas. Projetos que integram práticas de silvicultura associadas à maricultura e à aquicultura apresentam maior potencial de se aproximar de um ecossistema funcionalmente integrado (Bijsterveldt *et al.*, 2022). Essa abordagem reforça

a necessidade de não restringir a recuperação ambiental apenas ao plantio de árvores, mas de adotar uma visão holística que valorize a fauna associada, as redes tróficas e o uso sustentável dos recursos naturais.

O sucesso de projetos de restauração está diretamente relacionado às técnicas de plantio adotadas. Estudos demonstram que o plantio em larga escala pode, em alguns casos, comprometer a regeneração natural. Na Ilha de Banacon, na parte central das Filipinas, por exemplo, a elevada densidade de mudas resultou em dossel excessivamente fechado, reduzindo a entrada de luz e prejudicando o recrutamento natural e a sucessão secundária do ecossistema (Barnuevo; Asaeda; Sanjaya; Kanesaka; Drawbacks, 2017).

Pesquisas conduzidas nos manguezais das Filipinas (Labutap; Pampolina; Balatibat; Geronimo, 2013) e do Brasil (Rovai *et al.*, 2012) indicam que as diferenças funcionais dos ecossistemas devem ser consideradas nos projetos de recuperação. A adoção de plantios com espécies mistas, aliada ao monitoramento de parâmetros bióticos e abióticos, é fundamental para avaliar o sucesso ou insucesso das iniciativas de restauração (Labutap *et al.*, 2013; Rovai *et al.*, 2012).

Diversas técnicas de plantio têm sido aplicadas globalmente, como a transplantação de mudas produzidas em viveiros, a semeadura direta de propágulos e o uso de valas e drenos, apresentando resultados variados quanto à sobrevivência das plantas, custo-benefício e complexidade operacional (Chowdhury *et al.*, 2016). No entanto, a aplicação adequada dessas técnicas isoladamente não garante o sucesso da restauração.

O manejo pós-plantio é igualmente crucial, sendo a educação ambiental uma ferramenta essencial para engajar e sensibilizar as comunidades locais na conservação das áreas restauradas (Vieira *et al.*, 2022; Chowdhury *et al.*, 2020). A escolha da técnica de restauração deve considerar fatores como a espécie-alvo, o tipo de solo, a salinidade, a hidrologia local e o grau de degradação da área (Ellison, 2000). Estudos indicam que muitas falhas em projetos de recuperação estão associadas a fatores locais, como pisoteio por animais, incrustação de algas e cracas, que comprometem a sobrevivência de propágulos e mudas recém-implantadas (Chowdhury *et al.*, 2016).

Nesse sentido, o envolvimento ativo da comunidade local no monitoramento e na gestão das áreas restauradas, aliado ao planejamento técnico e ao conhecimento das condições ecossistêmicas locais, é determinante para o sucesso das ações de recuperação (Thivakaran; Sharma; Murugan, 2020).

No Brasil, a Constituição da República Federativa assegura, por meio do Artigo 225, o direito de todos a um meio ambiente ecologicamente equilibrado, atribuindo ao poder público e à coletividade o dever de preservação, proteção e recuperação dos ecossistemas naturais (Lei Federal nº 6.938/81).

Dessa forma, a recuperação de manguezais não deve ser compreendida apenas como uma ação técnica de plantio, mas como um processo ecológico complexo que exige planejamento integrado, participação comunitária e monitoramento contínuo. A escolha adequada das técnicas, aliada à consideração dos fatores bióticos, abióticos e sociais, é determinante para o sucesso da restauração (Ferreira *et al.*, 2024). Políticas públicas que incentivem a educação ambiental, a participação social e o acompanhamento dos projetos são fundamentais para garantir a sustentabilidade das áreas recuperadas (Silva; Fontgalland, 2021), conforme previsto no Artigo 225, § 1º, inciso VI, que estabelece a promoção da educação ambiental em todos os níveis de ensino. Assim, a restauração dos manguezais consolida-se não apenas como uma estratégia de mitigação de danos ambientais, mas como ferramenta de conservação ativa e fortalecimento da resiliência socioecológica das regiões costeiras.

4. Mudanças climáticas

As mudanças climáticas consolidaram-se como uma das principais ameaças ambientais do século XXI, exercendo impactos significativos sobre os ecossistemas costeiros. Entre esses, os manguezais destacam-se por sua elevada produtividade biológica, papel fundamental na proteção costeira e expressiva capacidade de sequestro de carbono (Souza *et al.*, 2018).

O reestabelecimento dos manguezais e a definição de novas áreas potenciais de ocupação dependem, sobretudo, da variação do nível do mar. Embora a elevação da temperatura média do ar e o aumento das concen-

trações atmosféricas de CO₂ atuem como fatores secundários, ambos contribuem para a dinâmica e distribuição desses ecossistemas (Field, 1995).

As zonas úmidas intermareais caracterizam-se por elevada dinamicidade, estando naturalmente sujeitas a perturbações como variações no regime de marés, salinidade e ocorrência de eventos extremos. Com o avanço das mudanças climáticas, a intensidade e a frequência desses distúrbios têm aumentado, comprometendo a capacidade desses ambientes de manter sua homeostase ecológica. A intensificação desses processos pode levar à superação dos limiares de resiliência dos ecossistemas, resultando na perda de funções ecológicas essenciais (Friess *et al.*, 2011).

Entre os principais fatores associados às mudanças climáticas que afetam os manguezais, destacam-se a elevação do nível do mar, o aumento da salinidade e as alterações nos padrões de precipitação. Essas transformações provocam desequilíbrios significativos nas zonas úmidas costeiras, impactando diretamente a biodiversidade, a produtividade biológica e os processos biogeoquímicos desses ambientes (Mikhaylov *et al.*, 2020).

Embora as alterações climáticas possam, em determinados contextos, estimular o crescimento e a produtividade dos manguezais — especialmente em função do enriquecimento de CO₂ e do aumento da temperatura —, favorecendo sua expansão em limites latitudinais mais elevados, esses efeitos positivos são frequentemente superados por impactos negativos. A elevação do nível do mar, associada ao derretimento de geleiras, pode resultar na submersão permanente de áreas intermareais. Além disso, a intensificação de eventos climáticos extremos pode causar danos estruturais, perda de biomassa, estresse fisiológico nas plantas, comprometimento do recrutamento e, em casos mais severos, mortalidade em massa (Friess *et al.*, 2022).

Apesar de as mudanças climáticas constituírem um fenômeno de escala global, é fundamental considerar seus efeitos em nível regional, uma vez que os manguezais apresentam ampla variabilidade ecológica. As características fisiológicas, estruturais e funcionais desses ecossistemas, assim como os fatores abióticos que os regulam, variam significativamente de acordo com a localização geográfica (Ward *et al.*, 2016).

As espécies vegetais que compõem os manguezais, embora altamente adaptadas às condições extremas desses ambientes, como elevada salinidade, regimes frequentes de inundação e intensa exposição solar, operam próximas de seus limites fisiológicos. Dessa forma, alterações ambientais abruptas podem comprometer sua capacidade adaptativa, especialmente quando a velocidade das mudanças supera o tempo necessário para ajustes fisiológicos e ecológicos adequados (Alongi, 2014).

5. A genética como ferramenta para conservação e recuperação de manguezais

No âmbito da recuperação de áreas degradadas, o uso de ferramentas moleculares como a caracterização genética de populações remanescentes se constitui uma etapa fundamental para a seleção de possíveis áreas doadoras de mudas e sementes e para o delineamento de estratégias de plantio que maximizem a diversidade genética nas áreas restauradas. A utilização de material genético proveniente de múltiplas populações com compatibilidade ecológica pode aumentar a base genética das áreas em estado de recuperação, ampliando sua resiliência e capacidade adaptativa, o que é determinante para o sucesso de projetos de restauração, manejo e conservação de espécies (Cisneros-de la Cruz *et al.*, 2018).

A integração de informações genéticas com parâmetros ecológicos e fisiológicos se mostra fundamental para o avanço de estratégias de conservação e recuperação de manguezais. Abordagens integrativas como essa permitem identificar genótipos com maior aptidão para condições específicas de estresse, como salinidade elevada ou anoxia, possibilitando o desenvolvimento de programas de restauração que priorizem genótipos mais resilientes para áreas sujeitas a condições ambientais particularmente adversas. A identificação de marcadores genéticos associados a características adaptativas pode orientar a seleção de indivíduos com genótipos adequados para diferentes contextos de restauração (Frankham, 2005; Lo *et al.*, 2014).

Ferramentas moleculares são capazes de desempenhar um importante papel para o monitoramento da efetividade de projetos de restauração

(Franciso *et al.*, 2018; Granado *et al.*, 2018). A avaliação da diversidade genética em áreas restauradas pode permitir aferir se as ações implementadas foram capazes de reestabelecer níveis adequados de variabilidade genética. Granado *et al.* (2018) evidenciaram que áreas restauradas de *Laguncularia racemosa*, na Baía de Guanabara, no Rio de Janeiro, apresentaram perda de diversidade genética em relação a populações locais remanescentes, revelando a ocorrência de deriva genética e destacando a necessidade de manejo genético para a sobrevivência das populações restauradas a longo prazo. Baixos níveis de diversidade em áreas restauradas podem levar a ocorrência de gargalos genéticos, efeitos fundadores ou consanguinidade, sinalizando a necessidade de ajustes nas estratégias de restauração (Frankham, 2005). De outro ângulo, a presença de níveis satisfatórios de variabilidade gênica aliados a indicadores ecológicos positivos evidencia a adequação das técnicas empregadas, contribuindo para a validação de protocolos de restauração.

Nesse contexto, o uso de ferramentas moleculares como a análise da diversidade genética permite a compreensão de padrões de estruturação populacional de uma espécie, contribui para a identificação de barreiras de fluxo gênico e ainda é capaz de detectar populações com baixa variabilidade (Pil *et al.*, 2011) — as quais apresentam maior vulnerabilidade a eventos estocásticos e menor capacidade de adaptações a possíveis alterações ambientais.

Pil *et al.* (2011) utilizaram oito marcadores do tipo microssatélites (SSR) para revelar uma expansão pós-glacial de *R. mangle* de norte para o sul ao longo da costa brasileira, identificando diferenciação genética significativa entre populações do norte e populações do sul, com heterozigosidade esperada variando de 0,05 a 0,38 entre populações. Outros estudos, utilizando também os SSR, demonstram que a dispersão de propágulos de *R. mangle*, embora seja ampla, pode ser limitada por barreiras geográficas de curta distância, ocasionando em estruturação genética, mesmo entre populações espacialmente próximas (Cisneros-De La Cruz *et al.*, 2018).

Ainda, existem pesquisas como as de Canty *et al.* (2022), que, ao analisarem 269 indivíduos de *R. mangle* em Honduras utilizando marcadores

de Polimorfismos de Nucleotídeo Único (SNPs), evidenciaram que a diversidade genética em manguezais pode variar significativamente em escala espacial. Também foi revelado que o interior das florestas de mangue apresenta maior diversidade em comparação com aquela encontrada na franja, com valores de F_{ST} iguais a 0,355 entre as duas zonas dentro de uma mesma parcela com 400 m², indicando que a coleta de propágulos exclusivamente em áreas de franja pode ocasionar em gargalos genéticos em áreas restauradas.

Nesse sentido, essa compreensão é crucial para o planejamento de ações de restauração, visto que evidencia a relevância de se considerar não apenas a proximidade física entre áreas, mas, ainda, a conectividade efetiva mediada por correntes marinhas, entrada e vazão de maré e dispersão de propágulos.

Portanto, estudos sobre diversidade genética são um componente fundamental para a manutenção, adaptação e persistência de espécies em seus *habitats* naturais. No contexto dos manguezais, onde as espécies vegetais estão sempre submetidas a condições ambientais extremas e dinâmicas (Alongi, 2008), a variabilidade genética pode assumir um papel estratégico para revelar a capacidade das populações de responder a estresses ambientais, mudanças climáticas e ações antrópicas. Dessa maneira, esses estudos com espécies de mangue se mostram uma ferramenta essencial para o subsídio de estratégias eficazes de conservação e/ou recuperação ambiental, porque não é possível prever como as populações responderão a possíveis estresses futuros (Canty *et al.*, 2022).

Como exposto, a incorporação de estudos de cunho genético em programas voltados para a conservação e recuperação não somente de manguezais, mas de ecossistemas como um todo, revela-se não apenas desejável, mas imprescindível. A compreensão da estrutura genética das populações, dos padrões de fluxo gênico e da base de características adaptativas fornece subsídios técnicos que são fundamentais para a tomada de decisão em diferentes escalas, desde a seleção de áreas prioritárias para a conservação *in situ* até o planejamento detalhado para ações de restauração. Assim, estudos genéticos consolidam-se como

uma ferramenta indispensável para a gestão sustentável desses ecossistemas, haja vista que são capazes de contribuir para a manutenção de sua integridade ecológica, funcional e evolutiva frente aos desafios impostos pelas mudanças ambientais globais.

6. Conclusão

Os manguezais configuram-se como ecossistemas costeiros de elevada relevância ecológica, socioeconômica e climática, desempenhando funções essenciais como a proteção da linha de costa, o suporte à biodiversidade, a manutenção das atividades pesqueiras e o sequestro de carbono. Sua complexa estrutura física e funcional garante elevada produtividade biológica e resiliência frente a perturbações naturais, reforçando seu papel estratégico na sustentabilidade das zonas costeiras tropicais.

Entretanto, apesar de sua reconhecida importância, os manguezais vêm sofrendo intensos processos de degradação, associados, sobretudo, às ações antrópicas, como a expansão urbana desordenada, a poluição, a ocupação irregular e práticas inadequadas de uso do solo. Esses impactos resultam na redução da cobertura vegetal, na alteração da estrutura e funcionamento do ecossistema e na perda de serviços ecossistêmicos fundamentais, afetando diretamente as comunidades humanas que dependem desses ambientes para sua subsistência e identidade cultural.

A esse cenário somam-se os efeitos das mudanças climáticas, que intensificam pressões sobre os manguezais por meio da elevação do nível do mar, alterações nos regimes de salinidade e precipitação e aumento da frequência de eventos extremos. Embora alguns efeitos possam, pontualmente, favorecer a expansão desses ecossistemas, os impactos negativos tendem a prevalecer, especialmente quando a velocidade das mudanças supera a capacidade adaptativa das espécies que compõem o manguezal, colocando em risco sua estabilidade e persistência a longo prazo.

Diante desse contexto, a recuperação e a conservação dos manguezais não devem ser compreendidas apenas como ações pontuais de plantio, mas como processos ecológicos complexos que exigem planejamento integrado, embasamento científico, monitoramento contínuo e participa-

ção ativa das comunidades locais. A adoção de abordagens holísticas, que considerem fatores bióticos, abióticos e sociais, bem como a integração de políticas públicas eficazes e ações de educação ambiental, mostra-se fundamental para garantir o sucesso das iniciativas de restauração.

Assim, a conservação dos manguezais emerge não apenas como uma estratégia de mitigação dos impactos ambientais e das mudanças climáticas, mas também como um instrumento essencial para o fortalecimento da resiliência socioecológica das regiões costeiras. Investir na proteção, recuperação e gestão sustentável desses ecossistemas representa um passo decisivo para assegurar a manutenção da biodiversidade, a segurança alimentar e a qualidade de vida das populações humanas atuais e futuras.

7. Considerações finais

Os manguezais desempenham um papel vital na manutenção da biodiversidade, proteção costeira, segurança alimentar e no sequestro de carbono, sendo essenciais para a resiliência dos ecossistemas costeiros. No entanto, a degradação acelerada desses ecossistemas, impulsionada por atividades humanas e mudanças climáticas, ameaça suas funções fundamentais e compromete a sustentabilidade das comunidades que deles dependem. A proteção e a restauração dos manguezais devem ser priorizadas como ações integradas entre o governo, a ciência e as comunidades locais.

A perda de áreas de manguezal resulta não apenas na redução da biodiversidade, mas também na perda de serviços ecossistêmicos essenciais, como a proteção contra desastres naturais e a regulação do clima. A degradação acelerada, somada aos impactos das mudanças climáticas, como a elevação do nível do mar e o aumento da salinidade, exige respostas urgentes para garantir a preservação desses ecossistemas.

Para que os manguezais possam ser efetivamente restaurados, é fundamental adotar uma abordagem holística que combine o conhecimento científico com as práticas tradicionais locais. Além disso, a implementação de políticas públicas eficazes, aliadas à educação ambiental, é crucial para envolver as comunidades no processo de recuperação e garantir a sustentabilidade dos ecossistemas a longo prazo.

Futuras pesquisas devem se concentrar em entender os mecanismos fisiológicos das espécies de mangue e suas respostas às mudanças climáticas, visando melhorar as estratégias de restauração. O monitoramento contínuo, aliado ao uso de tecnologias inovadoras, pode ser a chave para a recuperação bem-sucedida desses ecossistemas, garantindo não apenas a conservação ambiental, mas também o fortalecimento das comunidades costeiras diante dos desafios ambientais.

Referências

- AKRAM, H.; HUSSAIN, S.; MAZUMDAR, P.; CHUA, K. O.; BUTT, T. E.; HARIKRISHNA, J. A. Mangrove health: a review of functions, threats, and challenges associated with mangrove management practices. **Forests**, [S. l.], v. 14, n. 9, p. 1698, 2023. DOI: <https://doi.org/10.3390/f14091698>. Acesso em: 02 jun. 2026.
- ALONGI, D. M. Mangrove forests: Resilience, protection from tsunamis, and responses to global climate change. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, [S. l.], v. 76, n.1, p. 1-13, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.08.024>. Acesso em: 02 jun. 2026.
- ALONGI, D. M. Carbon Cycling and Storage in Mangrove Forests. **Annual Review of Marine Science**, [S. l.], v. 6, n. 1, p. 195-219, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010213-135020>. Acesso em: 02 jun. 2026.
- ALONGI, D. M. The Energetic of Mangrove Forest. **Springer**, New York, v. 1, n. 1, p. 1-125, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-1-4020-4271-3>, Disponível em: <https://link.springer.com/book/10.1007/978-1-4020-4271-3>. Acesso em: 02 jun. 2026.
- ALONGI, D.M. O impacto das mudanças climáticas nas florestas de manguezais. **Relatórios Atuais sobre Mudanças Climáticas**, [S. l.], v.1, p. 30-39, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1007/s40641-015-0002-x>. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s40641-015-0002-x>. Acesso em: 02 jun. 2026.
- ARAUJO, R. W. O.; CARDOSO, A. L.; SILVA, L. A. Estimativas multitemporais de biomassa em manguezais utilizando índices multispectrais. **Boletim de conjuntura**, [S. l.], v. 20, n. 60, p. 1-21, 2024. DOI: <https://doi.org/10.5281/zenodo.14829541>. Acesso em: 02 jun. 2026.
- BARNUEVO, A.; ASAEDA, T.; SANJAYA, K.; KANESAKA, Y.; FORTES, M. Drawbacks of mangrove rehabilitation schemes: lessons learned from the large-scale mangrove plantations. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, [S. l.], v. 198, n. 5, p. 432-437, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2017.02.015>. Acesso em: 02 jun. 2026.

BECKETT, H. A. A.; NEEMAN, T.; FUENZALIDA T. I.; BRYANT, C.; LATORRE, S. C.; OVINGTON L. I.; SACK, L.; PATRICK, MEIR.; BALL, M.C. Ghosts of dry seasons past: Legacy of severe drought enhances mangrove salinity tolerance through coordinated cellular osmotic and elastic adjustments. **Plant, Cell & Environment**, [S. l.] v. 46, n. 7, p. 2031–2045, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1111/pce.14604>. Acesso em: 02 jun. 2026.

BERRÊDO, J. F.; COSTA, M. L.; PROGENE, M. P. S. Efeitos das variações sazonais do clima tropical úmido sobre as águas e sedimentos de manguezais do estuário do rio Marapanim, costa nordeste do Estado do Pará. **Acta Amazonica**, Manaus, v. 38, n. 3, p. 473–482. 2008. DOI: 10.1590/S0044-59672008000300012. Acesso em: 02 abr. 2026.

BHOWMIK, A. K.; PADMANABAN, R.; CABRAL, P.; ROMEIRAS, M. M. Desmatamento global de manguezais e seus fatores socioecológicos interativos: uma revisão sistemática e síntese. **Sustainability**, [S. l.], v. 14, n. 8, p. 4433. 2022. DOI: <https://doi.org/10.3390/su14084433>. Acesso em: 02 jun. 2026.

BIJSTERVELDT, C. E. J, *et al.* To plant or not to plant: when can planting facilitate mangrove restoration? **Frontiers in Environmental Science**, [S. l.], v. 9, n. 690011, p. 1–18, 2022. DOI: <https://doi.org/10.3389/fenvs.2021.690011>. Acesso em: 02 jun. 2026.

BORGES, A. C. Eutrophication history of Guanabara Bay (SE Brazil) recorded by phosphorus flux to sediments from a degraded mangrove area. **Marine Pollution Bulletin**, [S. l.], v. 58, n. 11, p. 1750–1754, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2009.07.025>. Acesso em: 02 jun. 2026.

CANTY, S. W. J.; *et al.* Mangrove diversity is more than fringe deep. **Scientific Reports**, [S. l.] v. 12, n. 1695, p. 1–10, 2022. DOI: 10.1038/s41598-022-05847-y.

CHOWDHURY, A.; NAZ, A.; BHARRACHARYYA, S. P. Plantation methods and restoration techniques for enhanced blue carbon sequestration by mangroves. **Sustainable Agriculture Reviews**, [S. l.], v. 37, n. 1, p. 127–144, 2020. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-030-29298-0_7. Acesso em: 02 jun. 2026.

CHOWDHURY, A.; SANYAL, P.; MAITI, S. K. Dynamics of mangrove diversity influenced by climate change and consequent accelerated sea level rise at Indian Sundarbans. **Internacional Journal of Global Warming**, [S. l.] v. 9, n. 4, p. 486–506, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1504/IJGW.2016.076333>. Acesso em: 02 jun. 2026.

CISNEROS-DE LA CRUZ, D. J. Short-distance barriers affect genetic variability of *Rhizophora mangle* L. in the Yucatan Peninsula. **Ecology and Evolution**, [S. l.], v. 8 n. p. 22, 11083–11099, 2018. DOI: 10.1002/ece3.4575. Acesso em: 02 jun. 2026.

ESPÍNDOLA, M. B.; ALMEIDA, S. L. A degradação dos mangues com foco no município de Palhoça, com ênfase no manguezal da Barra do Aririú. **Maiêutica – Ciência, Tecnologia e Meio Ambiente**, [S. l.], v. 3, n. 1, p. 1–7, 2015. Acesso em: 02 jun. 2026.

FALQUETO, A. R.; SILVA, D. M.; Fontes, R. V. Photosynthetic performance of mangroves *Rhizophora mangle* and *laguncularia racemosa* under field conditions. **Revista Árvore**, [S. l.], v. 32, n. 3, p. 577–582, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0100-67622008000300018>. Acesso em: 02 jun. 2026.

FERREIRA, P. F. G. Propágulos de mangue vermelho: solução baseada na natureza (SbN) para a recuperação de manguezais da ilha de Cotijuba, Pará, Amazônia, Brasil. **Research, Society and Development**, [S. l.], v.13, n. 12, p. 1–7, 2024. DOI: <https://doi.org/10.33448/rsd-v13i12.47649>. Acesso em: 02 jun. 2026.

FIELD, C. D. Impact of expected climate change on mangroves. **Hydrobiologia**, [S. l.], v. 295, n. 1, p. 75–81, 1995. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00029113>. Acesso em: 02 jun. 2026.

FRANCISCO, P. M. *et al.* Genetic diversity and mating system of *Rhizophora mangle* L. (Rhizophoraceae) in Northern Brazil revealed by microsatellite analysis. **Cerne**, [S. l.], v. 24, n. 4, p. 295–302, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1590/O1047760201824042575>. Acesso em: 02 jun. 2026.

FRANKHAM, R. Genetics and Extinction. **Biological conservation**, [S. l.], v. 126, n. 2, p. 131–140, 2005. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.05.002>. Acesso em: 02 jun. 2026.

FRIESS, D. A.; ADAME, M. F.; ADAMS, J. B.; LOVELOCK, C. E. Mangrove forests under climate change in a 2°C world. **Wiley Interdisciplinary Reviews**, [S. l.], v. 13, n. 4, p. 1–15, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1002/wcc.792>. Acesso em: 02 jun. 2026.

FRIESS, D. A. *et al.* Are all intertidal wetlands naturally created equal? Bottlenecks, thresholds and knowledge gaps to mangrove and saltmarsh ecosystems. **Biological Reviews**, [S. l.], v. 87, n. 2, p. 346–366, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-185x.2011.00198.x>. Acesso em: 02 jun. 2026.

GRANADO, R. *et al.* Assessing Genetic Diversity after Mangrove Restoration in Brasil: Why is it so important? **Diversity**, [S. l.], v. 10, n. 2, p. 27, 2018. DOI: <https://doi.org/10.3390/d10020027>. Acesso em: 02 jun. 2026.

LABUTAP, N. P. *et al.* (2013) " Structural and Functional Differences Between Plantation and Natural Mangrove Ecosystems in Prieto Diaz, Sorsogon, Philippines. **Ecosystems & Development Journal**, [S. l.], v. 4, n. 1, p. 30–38, 2013. ISSN 2012–3612. Acesso em: 02 jun. 2026.

LIMA, R. M. **Esclerofilia e mosaico biogeográfico de comunidades arbóreas de manguezais**. 2018. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Universidade Federal do Pará, Belém, 2018.

LO, E. Y. Y.; DUKE, N. C.; SUN, M. Phylogeographic pattern of Rhizophora (Rhizophoraceae) reveals the importance of both vicariance and long-distance oceanic dispersal to modern mangrove distribution. **BMC Evolutionary Biology**, [S. l.], v. 14, n. 83, p. 16, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1186/1471-2148-14-83>. Acesso em: 02 jun. 2026.

LOPES, D. M. S. *et al.* Photosynthetic and gene expression analyses in Rhizophora mangle L. plants growing in field conditions provide insights into adaptation to high-salinity environments. **Trees**, [S. l.], v. 37, p. 733–747, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00468-022-02380-3>. Acesso em: 02 jun. 2026.

LOPES, D. M. S. *et al.* (2019). Salinity variation effects on photosynthetic responses of the mangrove species Rhizophora mangle L. growing in natural habitats. **ResearchGate**, [S. l.], v. 57, n. 4, p. 1142–1155, 2019. DOI: 10.32615/ps.2019.121. Acesso em: 02 jun. 2026.

MAO X. Establishing community-wide DNA barcode references for conserving mangrove forests in China. **BMC Plant biology**, [S. l.], v. 21, n. 571, p. 14, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12870-021-03349-z>. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1186/s12870-021-03349-z>. Acesso em: 02 jun. 2026.

MIKHAYLOV, A. *et al.* Global climate change and greenhouse effect. **Journal of Entrepreneurship and Sustainability Issues**, [S. l.], v. 7, n. 4, p. 3215–3228, 2020 DOI: [https://doi.org/10.9770/jesi.2020.7.4\(21\)](https://doi.org/10.9770/jesi.2020.7.4(21)). Acesso em: 02/06/2026.

MOSCHETTO, F. A.; RIBEIRO, R. B.; FREITAS, D. M. Urban expansion, regeneration and socioenvironmental vulnerability in a mangrove ecosystem at the southeast coastal of São Paulo, Brazil. **Ocean and Coastal Management**, [S. l.], v. 200, n. 9, p. 105418, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2020.105418>. Acesso em: 02 jun. 2026.

NAGELKERKEN, I. *et al.* The habitat function of mangroves for terrestrial and marine fauna: a review. **Aquatic Botany**, [S. l.] v. 89, n. 2, p. 155–185, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2007.12.007>. Acesso em: 02 jun. 2026.

NAIDOO, G.; TUFFERS, A. V.; WILLERT, D. J. V. Changes in gas exchange and chlorophyll fluorescence characteristics of two mangroves and a mangrove associate in response to salinity. **Trees**, [S. l.], v. 16, p. 140–146, 2002. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00468-001-0134-6>. Acesso em: 02 jun. 2026.

NASKAR, S.; MONDAL, S.; ANKURE, S.; Adaptações Anatômicas Foliares de Manguezais. In: GRIGORE, M. N. (orgs.) Manual de Halófitas. **Springer**, [S. l.], p. 1063–1077, 2021. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-030-57635-6_36. Disponível em: https://link.springer.com/rwe/10.1007/978-3-030-57635-6_36. Acesso em: 02 jun. 2026.

NGUYEN, H. T.; MEIR, P.; SACK, L.; EVANS, J.; OLIVEIRA, R.; BALL, M. C. Leaf water storage increases with salinity and aridity in the mangrove *Avicennia marina*: integration of leaf structure, osmotic adjustment and access to multiple water sources. **Plant, Cell & Environment**, New Jersey, v. 40, p. 1576–1591, 2017. DOI: 10.1111/pce.12962. Acesso em: 02 jun. 2026.

PASCOALINI, S. S.; LOPES, D. M. S.; FALQUETO, A. R.; D’ADDAZIO, V.; FERNANDES, A. A.; DA ROSA, M. B.; GONTIJO, A. B. P. L.; SOARES, M. L. G.; GONTIJO, I.; SCHMILDT, E. R.; ESPINOZA, H. D. C. F.; DE MENEZES, B. B.; FRESCURA, L. M.; LEOPOLDO, R. V. S.; DE OLIVEIRA, C. P.; LEITE, L. A.; JÚNIOR, N. V. B.; BARCELOS, U. D.; TOGNELLA, M. M. P. Iron and Manganese concentrations in leaf tissues of *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae): implications for energetic metabolism. **Revista de Biologia Tropical**, San José, v. 72, n. 1, p. 8–22, 2024. DOI: <https://doi.org/10.15517/rev.biol.trop.v72i1.56835>. Acesso em: 02 jun. 2026.

PASCOALINI, S. S.; LOPES, D. M. S.; FALQUETO, A. R.; TOGNELLA, M. M. P. Abordagem ecofisiológica dos manguezais: uma revisão. **Biotemas**, Florianópolis, v. 27, n. 3, p. 1–11, 2014. DOI: <https://doi.org/10.5007/2175-7925.2014v27n3p1>. Acesso em: 02 jun. 2026.

PASCOALINI, S. S.; TOGNELLA, M. M. P.; FALQUETO, A. R.; SOARES, M. L. G. Photosynthetic efficiency of young *Rhizophora mangle* L. in a mangrove in southeastern Brazil. **Photosynthetica**, Praha, v. 60, n. 3, p. 337–349, 2022. DOI: <https://doi.org/10.32615/ps.2022.025>. Acesso em: 02 jun. 2026.

PAULA, A. L. S.; LIMA, B. K. S.; MAIA, R. C. Recuperação de um manguezal degradado no Ceará através da produção de mudas de *Laguncularia racemosa* (L.) C.F. Gaertn. (Combretaceae) E *Avicennia* sp. Stapf ex Ridl (Acanthaceae). **Revista Árvore**, Viçosa, v. 40, n. 3, p. 377–385, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1590/0100-67622016000300001>. Acesso em: 02 jun. 2026.

PIL, M. W.; BOEGER, M. R.; MUSCHBER, V. V.; PIE, M. R.; OSTRENSKY, A.; BOEGER, W. A. Postglacial north-south expansion of populations of *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae) along the Brazilian coast revealed by microsatellite analysis. **American Journal of Botany**, [S. l.], v. 98, n. 6, p. 1031-1039, 2011. DOI: doi: 10.3732/ajb.1000392. Acesso em: 02 jun. 2026.

RAHIM, A.; DEMAK, A.; SOEPROBOWATI, T. R. Assessment of mangrove biodiversity and community structure as a basis for sustainable conservation and management plan in Tambakbulusan. **AAEL Bioflux**, [S. l.], v. 16, n. 2, p. 753-767, 2023.

ROVAI, A. S.; TWILLEY, R. R.; CASTAÑEDA-MOYA, E.; RIUIL, P.; CIFUENTES-JARA, M.; VILLALOBOS, M. M.; HORTA, P. A.; SIMONASSI, J. C.; FONSECA, A. L.; PAGLIOSA, P. R. Global controls on carbon storage in mangrove soils. **Nature Climate Change**, London, v. 2, p. 156-160, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41558-018-0162-5>. Acesso em: 02 jun. 2026.

SÉRGIO, C.; LEITE, E.; PITTERI, H.; MARTUSCELLI, J.; MACHADO, P. Caracterização Morfofisiológica do Manguezal de Canenéia. **Environmental and Health World Congress**, Santos, p. 676-679, 2006.

SHAN, L.; ZHOU, R. C.; DONG, S. S.; SHI, S. Adaptation to salinity in mangroves: implication on the evolution of salt-tolerance. **Chinese Science Bulletin**, Beijing, v. 53, n. 11, p. 1708-1715, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11434-008-0221-9>. Acesso em: 02 jun. 2026.

SOARES, M. L. G.; JUNIOR, C. M. G.; CAVALCANTI, V. F.; ALMEIDA, P. M. M.; MONTEIRO, A. S.; CHAVES, F. O.; BARBOSA, B. Regeneração de floresta de mangue atingida por óleo na Baía de Guanabara (Rio de Janeiro, Brasil): resultados de 5 anos de monitoramento. **Geochimica Brasiliensis**, Rio de Janeiro, v. 20, n. 1, p. 38-61, 2015.

SOBRADO, M. A. Leaf characteristics and gas exchange of the mangrove *Laguncularia racemosa* as affected by salinity. **Photosynthetica**, Praha, v. 43, n. 2, p. 217-221, 2005. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11099-005-0036-8>. Acesso em: 02 jun. 2026.

SOUZA, C. A.; DUARTE, L. F. A.; JOÃO, M. C. A.; PINHEIRO, M. A. A. Biodiversidade e conservação dos manguezais: importância bioecológica e econômica, Cap. 1: p. 16-56. In: PINHEIRO, M. A. A.; TALAMONI, A. C. B. (org.). **Educação Ambiental sobre Manguezais**. São Vicente: UNESP, 2018. p. 16-56.

SRIKANTH, S.; LUM, S. K. Y.; CHEN, Z. Mangrove root: adaptations and ecological importance. **Trees**, [S. l.], v. 30, n. 2, p. 451-465, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00468-015-1233-0>. Acesso em: 02 jun. 2026.

SUDHIR, S. Mangrove degradation and carbon stock dynamics: A meta-analysis. **Ecological Indicators**, Amsterdam, v. 128, p. 107840, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107840>. Acesso em: 02 jun. 2026.

THIVAKARAN, G. A.; SHARMA, S.B.; CHOWDHURY, A.; MURUGAN, A. Status, structure and environmental variations in semi-arid mangroves of India. **Journal of Forestry Research**, Harbin, v. 31, p. 163–173, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11676-018-0793-4>. Acesso em: 02 jun. 2026.

VELHO, A. M. A.; AIUB, C. A. F.; MAZZEI, J. L.; CORRÊA, S. M.; SOARES, M. L. G.; FELZENSZWALB, I. Preliminary study by environmental indicator measurements of sediments in a mangrove forest in Ilha Grande Bay, Rio de Janeiro, southeastern Brazil. **Journal of Environmental Protection**, Irvine, v. 3, p. 731–739, 2012. DOI: <http://dx.doi.org/10.4236/jep.2012.38087>. Acesso em: 02 jun. 2026.

VIEIRA, C. L. Z.; RUMENOS, N. N.; COSTA, C. G.; TOQUETI, F.; SPAZZIANI, M. L. Environmental education in urban cities: Planet regeneration through ecologically educating children and communities. **International Journal of Educational Research Open**, Oxford, v. 3, n. 1, p. 100208, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ijedro.2022.100208>. Acesso em: 02 jun. 2026.

YE, Y.; TAM, N. F.Y.; LU, C.; WONG, Y. S. Effects of salinity on germination, seedling growth and physiology of three salt-secreting mangrove species. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 83, n. 3, p. 193–205, 2025. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2005.06.006>. Acesso em: 02 jun. 2026.

CAPÍTULO II.

Uso de matéria orgânica à base de *Eichornia crassipes* no desenvolvimento vegetativo de *Capsicum annum*

Igor Barros Ziviani¹

Marcel Merlo Mendes²

Pablo H. Nunes-Carvalho³

Júlia Felipe Miranda⁴

Lívia Batista das Neves⁵

Andreia B. P. Lima Gontijo⁶

Ivoney Gontijo⁷

Antelmo Ralph Falqueto⁸

DOI: 10.52695/978-65-5456-195-2.2

1 ID: <https://orcid.org/0009-0000-9023-264600>

2 ID: <https://orcid.org/0000-0003-4553-6792>

3 ID: <https://orcid.org/0000-0001-5207-2397>

4 ID: <https://orcid.org/0009-0007-8040-5858>

5 ID: <https://orcid.org/0009-0009-6402-8663>

6 ID: <https://orcid.org/0000-0003-3422-4398>

7 ID: <https://orcid.org/0000-0002-4251-46899>

8 ID: <https://orcid.org/0000-0003-3146-1873>

Introdução

O pimentão (*Capsicum annuum* L.) figura entre os vegetais mais cultivados globalmente, com grande importância econômica e nutricional (Grimaldi-Olivas *et al.*, 2023). Sua alta produtividade, contudo, exige um controle preciso de água e nutrientes, dependendo tradicionalmente de fertilizantes inorgânicos. Essa dependência aumenta os custos de produção e causa danos ao meio ambiente, como a degradação do solo e a eutrofização dos corpos hídricos (Kabir; Nambeesan; Bautista; Díaz-Pérez, 2021; Jwaideh; Sutanudjaja; Dalin, 2022). Para diminuir esses impactos e promover uma agricultura sustentável, o uso de fertilizantes orgânicos, substituindo ou complementando os químicos, tem se tornado crucial para reduzir a necessidade de produtos sintéticos e proteger o ecossistema (Jwaideh *et al.*, 2022; Sun *et al.*, 2025).

Nesse contexto, a macrófita aquática *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms destaca-se como uma fonte promissora de biomassa devido à sua capacidade de acumular macronutrientes essenciais, como nitrogênio, fósforo e potássio (Begum; Himaya; Afreen, 2022). Seu uso como adubo orgânico permite a reciclagem de nutrientes e também condiciona o solo, melhorando sua porosidade e aumentando a capacidade de retenção de água, fatores fundamentais para a eficiência fisiológica das plantas (Poveda, 2022; Canning, 2025). Pesquisas recentes mostram que o uso dessa biomassa em solanáceas promove melhorias significativas na altura da planta, número de folhas e rendimento produtivo, sendo uma alternativa viável para a nutrição vegetal (Hernández-Fernández *et al.*, 2024). Além disso, o aproveitamento da biomassa de *E. crassipes* (aguapé) como fertilizante orgânico representa uma alternativa de baixo custo e fácil acesso especialmente relevante para agricultores familiares, que podem transformar uma planta invasora em recurso produtivo e sustentável, fortalecendo a autonomia e a viabilidade econômica de pequenos produtores (Abba; Sankarannair, 2024; Canning, 2025).

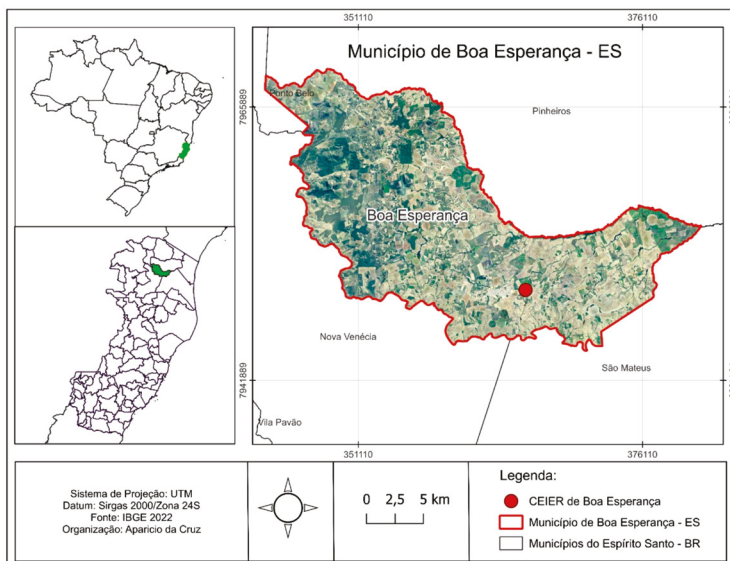
Considerando o potencial dessa macrófita em reduzir custos e otimizar o manejo nutricional, este capítulo apresenta os resultados de um estudo experimental sobre sua aplicabilidade agrícola. O objetivo do trabalho foi

avaliar o desenvolvimento vegetativo do pimentão sob diferentes doses de adubo orgânico à base da macrófita *E. crassipes* comparados à adubação convencional, analisando os efeitos sobre os atributos morfofisiológicos, anatômicos e a eficiência do aparato fotossintético das plantas.

Material e métodos

O experimento foi conduzido em casa de vegetação localizada no Centro Estadual Integrado de Educação Rural do Espírito Santo, no município de Boa Esperança – ES (18°32'09.8"S; 40°16'17.9"O) (Figura 1). A região apresenta clima Aw (Köppen) (Alvares *et al.*, 2013), com temperatura média anual de 24,1 °C e precipitação de 1077 mm (Incaper, 2020). O solo utilizado — um Latossolo Amarelo — apresentou pH de 6,1 e níveis adequados de P: 40 mg dm⁻³; K: 86 mg dm⁻³; Ca: 2,4 cmolc dm⁻³, com teor de matéria orgânica de 1,9 dag kg⁻¹.

Figura 1. Área de estudo localizada no Centro Estadual Integrado de Educação Rural (CEIER) no município de Boa Esperança – ES, Brasil



Fonte: Os autores.

Para a composição do adubo orgânico, plantas de *E. crassipes* foram coletadas às margens do rio Itauninhas (18°29'53,6" S, 40°13'35,6" O), secas em estufa por 15 dias e trituradas. A análise química da macrófita revelou um material rico em carbono orgânico (31,5%) e nitrogênio total (1,43%), com relação C/N de 21/1, além de expressivos teores de K (2,06%).

As mudas de pimentão (variedade Cascadura Ikeda) foram produzidas em tubetes de 175 cm³ com substrato comercial e transplantadas para vasos de 5 dm³ aos 40 dias após a semeadura, quando apresentavam 4–6 folhas definitivas. A biomassa de *E. crassipes* foi incorporada ao solo 30 dias antes do transplântio, enquanto a adubação química foi realizada 15 dias antes. A irrigação ocorreu por aspersão a cada dois dias, e as plantas foram conduzidas sob manejos culturais adequados.

O delineamento experimental foi inteiramente casualizado, com cinco tratamentos e dez repetições. Os tratamentos foram: (i) controle (solo sem correção), (ii) 40 g EC, (iii) 100 g EC, (iv) 150 g EC (doses de biomassa seca de *E. crassipes*), e (v) adubação convencional (NPK: 04–14–08 no plantio e 20–00–20 em cobertura).

As medições morfológicas, fisiológicas e anatômicas foram realizadas aos 120 dias após o transplântio. As análises de fluorescência, pigmentos e atributos foliares foram concentradas na terceira folha completamente expandida a partir do ápice. As medidas da cinética da fluorescência transiente da clorofila *a* foram realizadas entre as 6h e 8h, com fluorômetro portátil *HandyPEA* (Hanstech; King's Lynn; Norkfolk, Reino Unido). As folhas foram previamente adaptadas ao escuro por 30 minutos com auxílio de *clips* foliares. Um pulso de luz com intensidade de 3000 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ de fótons foi emitido por 1 segundo em uma área foliar com diâmetro de 4mm. Os dados foram processados no *software Biolyzer* e os parâmetros do teste JIP calculados conforme Strasser, Tsimilli-Michael, Srivastava (2004). A análise dos pigmentos fotossintéticos (clorofila *a*, *b* e total) foi realizada com medidor portátil *ClorofiLOG CFL 1030*, utilizando as mesmas folhas.

Para obtenção dos atributos foliares, três discos da região mediana do limbo foliar (5,97 mm de diâmetro) foram extraídos com cortador metálico. A massa fresca (MF) foi determinada por pesagem imediata; em seguida,

os discos foram hidratados em água destilada por 24 h para obtenção da massa túrgida (MT). A espessura foliar (ESP) foi medida com paquímetro digital. Posteriormente, os discos foram secos em estufa a $\pm 60^\circ \text{C}$ para obtenção da massa seca (MS) constante. A partir desses dados, calcularam-se suculência (SUC), massa foliar por área (MFA), densidade (DEN) e conteúdo relativo de água (CRA).

As características anatômicas foram avaliadas em cinco plantas de cada tratamento, a partir de amostras coletadas aleatoriamente e fixadas de acordo com Johansen (1940). Seções transversais foram obtidas manualmente com o auxílio de navalha de dois gumes, na região intermediária da lâmina foliar da primeira folha totalmente expandida a partir do ápice. Essas amostras foram clarificadas em hipoclorito de sódio (2,5%) e submetidas à coloração com safrablau. As seções paradérmicas foram realizadas na superfície abaxial da segunda folha, utilizando-se hipoclorito de sódio (15%) para o clarecimento, e safranina (1%) para a coloração, com lâminas montadas em glicerina (50%). Para a captura das fotomicrografias, utilizou-se microscópio óptico (Leica DM 1000) acoplado a uma câmera digital (Leica ICC50 HD). A quantificação dos parâmetros anatômicos foi realizada por meio do *software* UTHSCSA *ImageTool*®. A densidade esutomática foi mensurada em três regiões foliares (base, meio e ponta), a partir de seções paradérmicas obtidas em quatro campos independentes por região, totalizando cinco repetições por tratamento. Adicionalmente, o diâmetro e o número de elementos de vaso do xilema foram quantificados em duas seções transversais provenientes de quatro repetições.

Ao final do experimento, as plantas foram separadas em parte aérea, caule e raiz, sendo determinadas suas massas frescas. Em seguida, os materiais foram secos em estufa de circulação forçada até atingirem massa constante, para posterior obtenção das massas secas. As folhas foram trituradas e encaminhadas ao laboratório de análises químicas, onde foram determinados os teores nutricionais de macro e micronutrientes.

Os dados foram submetidos à análise de variância (ANOVA) e as médias comparadas pelo teste de Tukey a 5% de significância. Também foi realizada a análise de componentes principais (PCA) para avaliar a relação

entre os parâmetros ecofisiológicos. As análises estatísticas foram conduzidas no *software* R (versão 4.2.1).

Resultados e discussão (Pesquisa Científica)

A matéria orgânica (MO) originada da macrófita aquática *E. crassipes* pode trazer grandes benefícios para pequenos agricultores familiares, especialmente aqueles que cultivam a cultura do pimentão. Nosso estudo demonstrou que, ao fornecer a quantidade ideal deste adubo orgânico, é possível substituir completa ou parcialmente o uso de fertilizantes químicos convencionais. Demonstramos, ainda, que é possível preservar ou até aprimorar o crescimento vegetativo, a eficiência na fotossíntese e as propriedades anatômicas das plantas. Para o agricultor familiar, isso apresenta uma dupla vantagem, tanto econômica quanto ambiental.

Primeiramente, há uma significativa diminuição nos custos de produção, uma vez que o fertilizante orgânico pode ser gerado na própria propriedade a partir de uma planta (*E. crassipes*) considerada invasora em algumas regiões, que é fácil de coletar em corpos d'água ricos em nutrientes, ao invés de depender de insumos industrializados com alto custo (Dushimeyesu *et al.*, 2024; Hernández-Fernández *et al.*, 2024).

Em segundo lugar, essa prática favorece a sustentabilidade, pois oferece uma solução útil para o aguapé, que muitas vezes representa um problema ambiental, transformando-o em um recurso valioso. Além disso, a pesquisa sugere que a aplicação do composto é capaz de melhorar as condições químicas do solo e o *fitness* fisiológico das plantas de *C. annuum* em geral, o que pode levar a colheitas mais robustas e com menor dependência de produtos químicos agrícolas, alinhando-se aos princípios da agroecologia e da agricultura com baixo teor de carbono, fortalecendo a autossuficiência e a viabilidade econômica da agricultura familiar (Souza *et al.*, 2021; Rajan *et al.*, 2022; Hernández-Fernández *et al.*, 2024).

Em nosso experimento, os resultados referentes ao índice de pigmentos fotossintéticos estão descritos na Tabela 1. Os tratamentos com 40g, 100g e 150g de biomassa seca de *E. crassipes* (EC) não diferiram em relação ao tratamento NPK, e aumentaram significativamente o índice de clorofila *a* (Clr. *a*)

em 18%, 21% e 25%, respectivamente, em relação ao controle. O tratamento com 150 g de EC aumentou o índice de clorofila *b* (Clr. *b*) em 61%, em relação à utilização de NPK, e em 72%, em relação ao controle. Similarmente, o índice de clorofila total (Clr total) foi mais acentuado no tratamento com 150g EC: 22% e 36% superior ao tratamento com NPK e ao controle, respectivamente. No estudo realizado por Souza *et al.* (2021) utilizando macrófitas aquáticas no desenvolvimento inicial do girassol, os maiores índices de clorofila descritos pelos autores foram atribuídos à alta concentração de Ferro (Fe) em sua composição, como observado neste estudo utilizando *E. crassipes*. Hamza e AL-Taey (2020) afirmam que o fertilizante orgânico melhora as propriedades físicas do solo, além de ser disponibilizado de maneira gradual, resultando numa ação mais prolongada nas plantas. Contudo, no Brasil, ainda são escassos estudos sobre adubação na cultura do pimentão, especificamente aqueles relacionados ao uso de fertilizantes orgânicos à base de *E. crassipes* em condições de cultivo protegido, sendo disponíveis estudos com outros tipos de adubação orgânica.

Tabela 1. Efeito das doses de *Eichornia crassipes* em relação à adubação convencional sobre o índice de pigmentos fotossintéticos

Tratamentos	Clr <i>a</i>	Clr <i>b</i>	Clr total
Controle	26,2±1,26 ^b	7,4±0,9 ^b	33,6±2,07 ^c
40g EC	31,1±0,81 ^a	10,1±0,72 ^{ab}	41,2±1,5 ^{ab}
100g EC	31,8±0,97 ^a	10,4±1,15 ^{ab}	42,2±2,07 ^{ab}
150g EC	32,9±0,67 ^a	12,7±1,74 ^{ab}	45,6±2,29 ^a
NPK	29,3±0,21 ^{ab}	7,9±0,57 ^b	37,2±1,34 ^{bc}

Efeito das doses de *Eichornia crassipes* em relação à adubação convencional sobre o índice de pigmentos fotossintéticos (Clr. *a* – Clorofila *a*; Clr. *b* – Clorofila *b*; Clr. total – Clorofila total) na cultura do *Capsicum annuum* em casa de vegetação. Valores entre parênteses representam a porcentagem relativa ao tratamento controle.

*Diferentes letras na mesma coluna referem-se às diferenças significativas encontradas entre os tratamentos, de acordo com teste de Tukey a 5% de significância.

Fonte: os autores.

De acordo com Mendes *et al.* (2025), maiores índices de Clr. *a* e Clr. total contribuem para o aumento de absorção de energia luminosa no proces-

so fotoquímico da fotossíntese. No presente estudo, os tratamentos com a utilização de MO à base de *E. crassipes* influenciaram positivamente no desempenho fotossintético e morfoanatômico das plantas de *C. annuum*. A diferença de tratamentos influenciou os parâmetros do teste-JIP (Tabela 2). No que se refere aos parâmetros técnicos (V_J e V_I), os valores para a fluorescência variável no ponto J (V_J) reduziram-se na presença de 100 g e 150 g EC em relação ao controle, enquanto V_I foi menor sob 150 g EC (Tabela 2). No geral, os valores dos fluxos específicos de energia por centro de reação (ABS/RC , TR_o/RC , ET_o/RC e DI_o/RC) foram menores naqueles tratamentos com o composto orgânico derivado do aguapé.

Observaram-se menores valores dos fluxos específicos de energia para absorção (ABS/RC), captura (TR_o/RC) e dissipação (DI_o/RC) nos tratamentos com *E. crassipes* (Tabela 2). Por outro lado, os tratamentos 40 g EC, 100 g EC e 150 g EC apresentaram maior densidade de centros de reação ativos por seção transversal (RC/CS_m). Os tratamentos com NPK e controle aumentaram os valores da produção quântica para a dissipação de energia (ϕD_o), enquanto a aplicação do composto orgânico a 100 e 150 g EC elevou os valores da performance das reações redox da fotoquímica primária (F_v/F_o), do rendimento quântico para a fotoquímica primária (ϕP_o), e a eficiência quântica para transferência de um elétron além da Q_{A-} (ϕE_o), tal como pode ser observado no índice de desempenho do FSII ($PI_{(ABS)}$) (Tabela 2).

Os parâmetros derivados do teste JIP podem ser empregados para analisar e caracterizar o comportamento e a atividade do FSII e fornecer informações quantitativas sobre a produtividade e eficiência do aparato fotossintético (Lotfi *et al.*, 2018; Mendes *et al.*, 2022). Os resultados obtidos neste estudo indicam que as plantas tratadas com MO derivada de *E. crassipes* podem aumentar a eficiência da fotossíntese por centro de reação.

Tabela 2. Parâmetros de teste JIP em plantas de *Capsicum annuum* em função de diferentes doses de matéria orgânica à base de *Eichornia crassipes* em relação à adubação convencional (20-00-20)

Parâmetros	Controle	40g EC	100g EC	150g EC	NPK
V _J	0,54±0,01 ^a	0,50±0,01 ^{ab}	0,46±0,01 ^c	0,47±0,01 ^{bc}	0,51±0,01 ^{ab}
V _I	0,83±0,008 ^a	0,82±0,006 ^a	0,80±0,006 ^{ab}	0,79±0,007 ^b	0,82±0,009 ^{ab}
ABS/RC	2,73±0,19 ^a	2,14±0,09 ^{bc}	2,03±0,09 ^c	2,11±0,07 ^{bc}	2,55±0,14 ^{ab}
TR ₀ /RC	1,96±0,10 ^a	1,61±0,06 ^b	1,56±0,06 ^b	1,63±0,05 ^b	1,83±0,09 ^{ab}
ET ₀ /RC	0,87±0,02 ^a	0,78±0,01 ^b	0,83±0,02 ^{ab}	0,85±0,01 ^{ab}	0,89±0,02 ^a
DI ₀ /RC	0,77±0,09 ^a	0,52±0,03 ^b	0,47±0,03 ^b	0,48±0,02 ^b	0,68±0,06 ^{ab}
F _v /F ₀	2,77±0,13 ^b	3,16±0,08 ^b	3,41±0,08 ^a	3,44±0,09 ^a	2,87±0,12 ^b
φP ₀	0,72±0,01 ^b	0,75±0,005 ^{ab}	0,77±0,005 ^a	0,77±0,005 ^a	0,73±0,009 ^b
φE ₀	0,33±0,01 ^b	0,37±0,01 ^{ab}	0,41±0,01 ^a	0,40±0,009 ^a	0,36±0,01 ^b
φD ₀	0,27±0,01 ^a	0,24±0,005 ^{ab}	0,22±0,005 ^b	0,22±0,005 ^b	0,26±0,009 ^a
RC/CS _M	1105,4±77,2 ^b	1391,9±65,1 ^a	1461,6±67,7 ^a	1421,2±52,8 ^a	1080,9±51,0 ^b
PI _(ABS)	10,30±1,45 ^b	15,66±1,68 ^{ab}	21,14±1,94 ^a	19,30±1,78 ^a	12,0±1,30 ^b

*Diferentes letras na mesma linha referem-se às diferenças significativas encontradas entre os tratamentos, de acordo com teste de Tukey a 5% de significância.

Fonte: os autores.

Os valores de V_J observados nas plantas com a utilização do material orgânico igualaram ou superaram a eficiência da adubação convencional. Os tratamentos 40 g EC e 150 g EC demonstraram médias estatisticamente equivalentes ao NPK, enquanto 100 g EC apresentou valores inferiores. Nesse sentido, maiores valores de V_J são um indicativo de desaceleração do transporte de elétrons de quinona A (Q_A) para quinona B (Q_B), causando acúmulo de Q_A- reduzida (Chen *et al.*, 2015; Mendes *et al.*, 2025).

As mudanças observadas na cadeia transportadora de elétrons também afetaram os parâmetros relacionados à eficiência quântica da fotossíntese (φP₀, φE₀ e φD₀). O φE₀, por exemplo, indica o rendimento quântico máximo para o transporte de elétrons. Reduções nesse parâmetro estão associadas a danos fotoinibitórios, o que resulta no aumento da dissipação da energia e na subsequente conversão de centro de reações ativos em centros de

dissipação de calor ϕD_o (Chen *et al.*, 2015). Em nosso experimento, os resultados de ϕP_o e ϕE_o foram maiores na aplicação de adubo orgânico (100g e 150g EC) e menores no controle e NPK. Por outro lado, o ϕD_o foi maior nesses mesmos tratamentos, indicando perdas energéticas no processo fotossintético.

A avaliação detalhada do aparato fotossintético nos permite compreender como esse tipo de adubo pode beneficiar a cultura do pimentão. Um dos parâmetros mais importantes talvez seja o $PI_{(ABS)}$, que se refere ao índice de desempenho do FSII: maiores valores nesse parâmetro indicam incrementos no potencial de conservação de energia no aparato fotossintético (Bussotti *et al.*, 2020). Os valores de $PI_{(ABS)}$ foram superiores nos tratamentos com a utilização da MO, quando comparados aos da adubação convencional. Especificamente, os maiores valores obtidos nos dois tratamentos com dosagens mais elevadas (100 e 150 g EC) indicam que sua aplicação mantém a capacidade de conservação energética para reduzir os aceptores de elétrons até o intersistema (Chen *et al.*, 2015; Bussotti *et al.*, 2020; Mendes *et al.*, 2025).

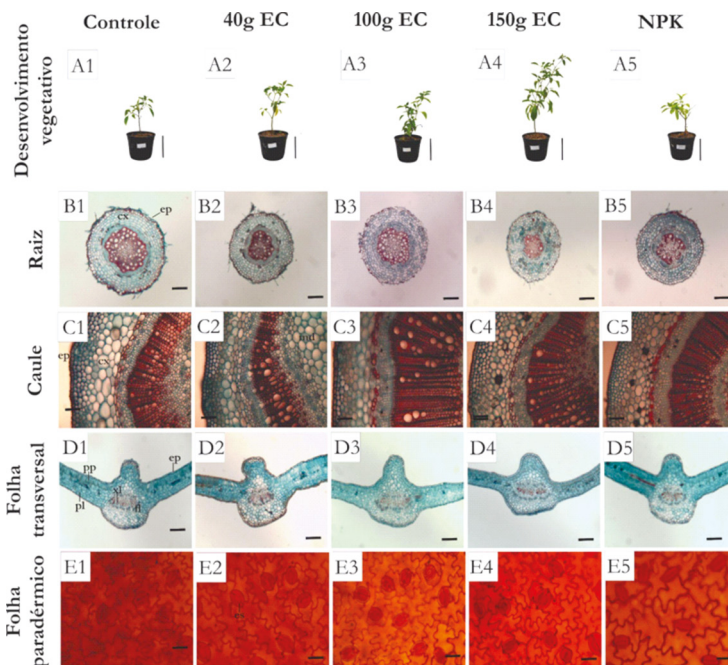
Ademais, o tratamento NPK apresentou valores iguais ou maiores que o controle para os parâmetros de absorção, captura, transporte de elétrons e dissipação de calor por centro de reação (ABS/RC , TR_o/RC , ET_o/RC e DI_o/RC , respectivamente), indicando um comprometimento da dinâmica de transporte de elétrons do complexo de evolução do oxigênio para os centros de reação associados ao FSII; tais achados não foram observados nos tratamentos com doses de *E. crassipes*. Mendes *et al.* (2022) também observaram melhoras nos processos fotossintéticos de espécies arbóreas cultivadas com adubo verde proveniente de espécies leguminosas, crucíferas e forrageiras. Os autores ainda afirmam que esse tipo de adubação aumenta a MO do solo, diminuindo a compactação e equilibrando o pH (>5), o que pode aumentar a disponibilidade de nutrientes para as plantas. A melhora nos processos da fotossíntese, em nosso estudo, corrobora esses achados e reafirma sua importância na redução de custos na cultura do pimentão, considerando que os agricultores podem conseguir as plantas de *E. crassipes* de forma gratuita para produção do adubo orgânico proposto.

A produtividade agrícola está intrinsecamente ligada às características morfológicas e anatômicas das plantas (Farooq *et al.*, 2024). Essas características não apenas influenciam a sobrevivência e o crescimento das plantas, mas também desempenham um papel crucial em seus processos fisiológicos e na orientação das vias de água e nutrientes essenciais para otimizar seu desenvolvimento (Dushimeyesu *et al.*, 2024; Hernández-Fernández *et al.* 2024; Mendes *et al.*, 2025). O desenvolvimento vegetativo do pimentão (Figura 2, A1-A5) mostrou respostas distintas em função das doses de adubação, revelando o potencial da MO de *E. crassipes* como uma alternativa viável à adubação convencional (NPK).

Na Tabela 3, os valores de massa fresca da raiz (MFR), massa fresca da folha (MFF), massa seca da raiz (MSR), comprimento de raiz (CR) e comprimento de parte aérea (CPA) não diferiram estatisticamente entre os tratamentos. A massa fresca do caule (MFC) (Tabela 3) foi maior ($p \leq 0,05$) nas plantas tratadas com 150 g EC em relação ao tratamento 40 g EC e não diferiu estatisticamente quando comparada aos demais tratamentos. A massa seca do caule (MSC) (Tabela 3) foi maior no tratamento NPK em relação ao tratamento 40 g EC e, quando comparada aos demais tratamentos, não apresentou valores estatisticamente significativos. A massa seca foliar (MSF) e a área foliar (AF) foram maiores no tratamento 150 g EC quando comparadas ao tratamento NPK, sem diferença significativa com os demais tratamentos (Tabela 3).

O aumento da AF é um resultado de grande importância agrícola, sendo um indicador direto da capacidade de fotossíntese da planta; uma superfície foliar maior, como observado no tratamento com 150 g EC, facilita uma maior captura de luz. O fato de que o tratamento com NPK mostrou uma menor AF (277,5 cm²) e a menor MSF valida as observações de Sortino *et al.* (2013), que também notaram aumentos no rendimento do pimentão ao empregarem composto orgânico em comparação com a adubação mineral isolada.

Figura 2. Desenvolvimento vegetativo de plantas de *Capsicum annuum* L. (A1-A5)



Desenvolvimento vegetativo de plantas de *Capsicum annuum* L. (A1-A5). Cortes transversais e paradérmicos de plantas de *Capsicum annuum* L. Raízes (B1-B5), caule (C1- C5), folhas transversais (D1-D5) e folhas paradérmicas (E1-E5) em função de diferentes doses de matéria orgânica à base de *Eichornia crassipes* em casa de vegetação. Barras verticais = 19 cm; Barras horizontais= 100 μ m

Fonte: os autores.

Tabela 3. Valores médios de parâmetros morfológicos e anatômicos de plantas de *Capsicum annuum* em função de diferentes doses de matéria orgânica à base de *Eichornia crassipes* em casa de vegetação.

Parâmetros	Controle	40g EC	100g EC	150g EC	NPK
MFR (g)	5,64±0,63 ^a	3,77±0,45 ^a	4,17±0,24 ^a	5,12±0,58 ^a	4,84±0,71 ^a
MFC (g)	7,85±0,73 ^{ab}	6,52±0,39 ^b	7,95±0,16 ^{ab}	9,02±0,59 ^a	8,01±0,44 ^{ab}
MFF (g)	7,71±0,77 ^a	6,10±1,21 ^a	7,83±0,77 ^a	8,34±0,59 ^a	5,12±0,89 ^a
MSR (g)	2,3±0,16 ^a	1,5±0,13 ^a	1,5±0,00 ^a	2,2±0,21 ^a	2,2±0,38 ^a
MSC (g)	3,9±0,40 ^{ab}	3,0±0,13 ^b	3,8±0,1 ^{ab}	4,1±0,35 ^{ab}	4,5±0,47 ^a
MSF (g)	2,3±0,31 ^{ab}	1,8±0,28 ^{ab}	2,2±0,16 ^{ab}	2,4±0,24 ^a	1,3±0,21 ^b
CR (cm)	27,5±1,85 ^a	27,2±1,72 ^a	27,9±0,88 ^a	27,1±1,33 ^a	25,2±1,50 ^a
CPA (cm)	40,3±4,91 ^a	32,6±0,87 ^a	33±0,76 ^a	35,5±1,38 ^a	35,7±0,80 ^a
AF (cm²)	453±59,0 ^{ab}	345,3±62,9 ^{ab}	437,6±23,3 ^{ab}	505,7±25,7 ^a	277,5±50,9 ^b
DXR (mm)	16,11±1,07 ^a	14,41±4,87 ^a	15,51±0,71 ^a	6,11±0,52 ^c	9,96±0,72 ^b
ECC (µm)	77,16±4,87 ^a	69,32±3,06 ^a	78,46±3,24 ^a	53,45±1,07 ^b	51,39±2,37 ^b
EXC (µm)	58,31±1,75 ^b	57,61±5,64 ^b	108,45±10,37 ^a	74,04±5,52 ^b	51,40±6,68 ^b
EEAd (µm)	6,21±0,41 ^{ab}	7,02±0,34 ^a	5,21±0,36 ^b	5,65±0,31 ^{ab}	5,35±0,26 ^b
EEAb (µm)	7,35±0,25 ^a	6,84±0,3 ^{abc}	5,80±0,26 ^{bc}	7,08±0,34 ^{ab}	5,71±0,48 ^c
NCE (0.05mm²)	45,2±1,51 ^{ab}	48,8±2,56 ^a	46,3±2,67 ^{ab}	50,9±2,63 ^a	38,7±1,55 ^b
NE/A (0.05mm²)	12,39±0,65 ^a	14,60±1,02 ^a	12,53±0,65 ^a	12,86±0,79 ^a	8,13±0,74 ^b

*Diferentes letras na mesma linha referem-se às diferenças significativas encontradas entre os tratamentos, de acordo com teste de Tukey a 5% de significância.

Fonte: os autores.

O desempenho elevado do fertilizante orgânico utilizado em nosso estudo, particularmente na dose de 150 g, pode ser explicado por dois mecanismos principais, que são frequentemente abordados na literatura. Primeiramente, a liberação gradual de nutrientes pelo adubo orgânico, conforme destacado por Hamza e AL-Taey (2020), assegura um suprimento mais equilibrado ao longo de todo o ciclo, prevenindo picos de salinidade e defi-

ciências que podem ocorrer com fertilizantes sintéticos de rápida liberação. Em segundo lugar, a melhoria das características físicas do solo — incluindo aeração e retenção de umidade — promovida pela MO (Mendes *et al.*, 2022) cria um ambiente mais favorável ao crescimento de raízes finas e à absorção de água e nutrientes. As plantas do tratamento com 150g de EC apresentaram uma aparência mais vigorosa e um maior número de folhas, o que está de acordo com os altos valores de AF e MS.

Em contraste, as plantas do tratamento com NPK, embora tenham crescido, mostraram uma estrutura menos robusta, possivelmente indicando um menor investimento na formação de AF. Isso sugere que, apesar do NPK satisfazer as necessidades nutricionais básicas para o crescimento, a adição da matéria orgânica de *E. crassipes* estabelece um “efeito de fertilização total”. Esse manejo aprimora as condições do solo e a disponibilidade de nutrientes, o que potencializa o crescimento vegetativo e estabelece uma base sólida para uma futura fase reprodutiva mais eficiente, um aspecto especialmente importante para a agricultura familiar que busca aumentar a produção por unidade de área (Souza *et al.*, 2021; Rajan *et al.*, 2022; Hernández-Fernández *et al.*, 2024).

Ainda na Tabela 3, observa-se que as diferenças entre os tratamentos influenciaram os parâmetros da anatomia. Os tratamentos controle 40 g EC e 100 g EC apresentaram maior diâmetro do xilema radicular (DXR) (Figura 2, B1-B3) e maiores valores de espessura córtex caulinar (ECC) (Figura 2, C1-C3). Uma maior espessura do xilema caulinar (EXC) foi registrada apenas no tratamento 100 EC (Tabela 3, Figura 2-C3). A aplicação de 40 EC resultou em maior espessura da epiderme adaxial (EEAd) das plantas quando comparada aos tratamentos NPK e 100 g EC, sem diferenças significativas com os demais tratamentos (Controle e 150 EC). Quanto à espessura da epiderme abaxial (EEAb), o tratamento NPK apresentou valores inferiores quando comparado aos tratamentos 150 g EC e Controle; em relação aos demais tratamentos, não houve diferença estatística (Tabela 3, Figura 2, D1-D5). O número de células epidérmicas (NCE) foi maior nos tratamentos 40 g EC e 150 g EC quando comparado ao tratamento NPK, sem diferenças estatísticas nos demais tratamentos. Em relação à densidade estomática (NE/A), o tratamento NPK foi o que apresentou menor

quantidade de estômatos quando comparado aos demais tratamentos (Tabela 3 e Figura 2, E5).

Como mostra a Tabela 3, a NE/A das folhas de *C. annuum* tratadas com matéria orgânica foi significativamente superior à registrada nas plantas tratadas apenas com o adubo convencional. Reduções de NE/A resultam em menor eficiência do uso de água pela planta e menor absorção de CO₂, elementos essenciais para um bom desempenho fotossintético, visto que os estômatos têm como principal função realizar as trocas gasosas, havendo, assim, relação direta com o consumo de água (Farooq *et al.*, 2024). Ainda, uma baixa densidade estomática pode reduzir a concentração intercelular de CO₂ nas folhas, contribuindo para a redução do rendimento fotossintético (Farooq *et al.*, 2024; Martins *et al.*, 2024). De acordo com Martins *et al.* (2024), maior EXC proporciona um fluxo constante de água e nutrientes, permitindo adaptação das plantas a condições adversas. Além disso, a utilização de fertilizantes orgânicos promove um aumento no potencial hídrico nas raízes, o que faz com que os vasos condutores funcionem de maneira mais aprimorada, melhorando o fluxo de água da raiz até a parte aérea (Farooq *et al.*, 2024; Martins *et al.*, 2024).

A análise nutricional dos tecidos foliares respondeu positivamente à aplicação da biomassa de *E. crassipes* (Tabela 4). A dose 150g EC promoveu o maior acúmulo de macronutrientes essenciais, como N e K, além de elevar significativamente as concentrações de micronutrientes fundamentais para o metabolismo vegetal, incluindo B, Mn, Zn e Fe. A concentração de P foi maior nas plantas tratadas com adubação convencional (NPK). Contudo, Ca apresentou comportamento superior sob adubação orgânica, sendo 2,4% maior na dose de 100 g EC e 22,6% menor no tratamento NPK quando comparado à dose de 150 g EC (31,41 g/Kg). Não foram observadas variações significativas no acúmulo de S entre os grupos experimentais. Estes resultados confirmam a eficiência da *E. crassipes* na disponibilização de nutrientes essenciais para o metabolismo vegetal.

Conforme reportado por Goulart *et al.* (2018), Carvalho *et al.* (2020) e Monchelato e Fernandes (2022), a adubação orgânica pode ser eficiente por promover a produtividade e a qualidade dos produtos, aumentando,

assim, o desempenho agronômico das culturas. Além disso, Andrade *et al.* (2015) ressaltam que a adubação organomineral em hortaliças promove maior eficiência na absorção de nutrientes em comparação ao uso isolado de fertilizantes, reforçando a importância da integração entre diferentes fontes para o manejo nutricional eficiente. Assim, o uso de *E. crassipes* não apenas supre a demanda mineral da cultura do pimentão, mas estabelece um modelo de agricultura sustentável, com alto retorno agronômico e redução da dependência de insumos sintéticos.

Tabela 4. Parâmetros da nutrição foliar de plantas de *Capsicum annuum* em função de diferentes doses de matéria orgânica à base de *Eichornia crassipes* em casa de vegetação

Parâmetros	Controle	40 g EC	100 g EC	150g EC	NPK
Nitrogênio (N)	21,18 ^b	24,46 ^a	25,94 ^a	26,70 ^a	24,94 ^a
Fósforo (F)	7,53 ^c	7,44 ^c	9,94 ^b	10,63 ^b	14,94 ^a
Potássio (K)	28,94 ^b	28,01 ^b	28,46 ^b	30,31 ^{ab}	33,97 ^a
Cálcio (Ca)	29,88 ^c	28,71 ^d	32,18 ^a	31,41 ^b	26,24 ^e
Enxofre (S)	5,92 ^a	5,41 ^a	6,01 ^a	5,17 ^a	6,30 ^a
Boro (B)	58,00 ^b	66,54 ^{ab}	72,43 ^{ab}	95,56 ^a	79,85 ^{ab}
Manganês (Mn)	24,76 ^d	38,35 ^{bc}	46,83 ^{ab}	53,70 ^a	32,63 ^{cd}
Zinco (Zn)	101,51 ^b	104,66 ^b	112,62 ^{ab}	120,24 ^a	108,14 ^{ab}
Ferro (Fe)	162,40 ^{ab}	159,96 ^b	200,67 ^{ab}	230,03 ^a	179,12 ^{ab}

*Diferentes letras na mesma linha referem-se às diferenças significativas encontradas entre os tratamentos, de acordo com teste de Tukey a 5% de significância.

Fonte: os autores.

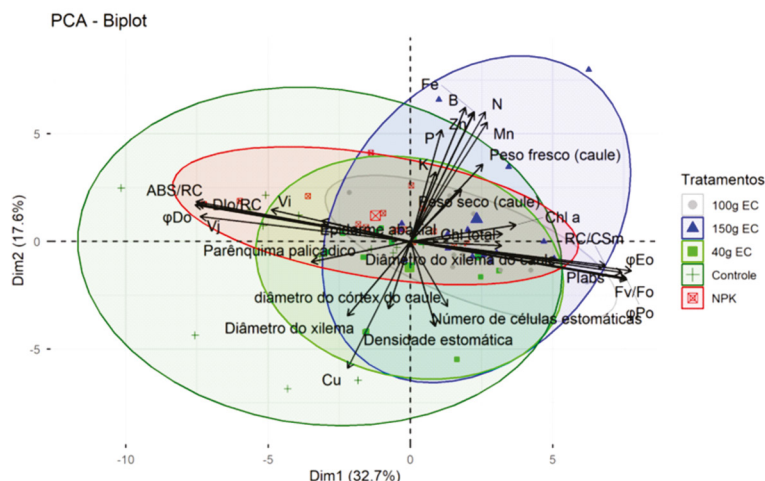
Por fim, uma análise multivariada foi realizada para verificar a correlação e os agrupamentos entre as variáveis e tratamentos do nosso experimento. A análise de componentes principais (PCA) explicou 50,3% da variação do conjunto total de dados, ou seja, os tratamentos foram agrupados considerando todos os parâmetros avaliados no experimento (Figura 3). O primeiro eixo explicou 32,7% das variações dos dados, enquanto o eixo 2 explicou 17,6%. O primeiro eixo demonstrou ser um eixo relacionado com a morfologia e anatomia das plantas. As variáveis mais

relacionadas com o eixo 1 foram os índices de pigmentos fotossintéticos e os parâmetros do teste JIP.

O segundo eixo demonstrou estar relacionado com o crescimento das plantas. Os tratamentos com 100 g e 150 g de biomassa de *E. crassipes* se associaram fortemente a variáveis ligadas à eficiência fotossintética ($PI_{(ABS)}$, ϕPO , ϕEO , FV/FO), densidade estomática e espessura do córtex caulinar, indicando que essas doses favoreceram simultaneamente o desempenho fisiológico e anatômico das plantas. Em contraste, o NPK agrupou-se com parâmetros relacionados à dissipação de energia (ABS/RC , DIO/RC , ϕDO), sugerindo menor aproveitamento da luz e maior perda energética. Já o controle e a dose de 40 g EC mostraram correlação com características estruturais, como diâmetro do xilema radicular e espessura epidérmica, refletindo efeitos mais moderados da biomassa.

Esses resultados confirmam que o adubo orgânico derivado do aguapé promove ajustes integrados que potencializam a fotossíntese e a robustez estrutural do pimentão, reforçando sua aplicabilidade como alternativa sustentável à adubação química convencional. A análise multivariada é uma excelente ferramenta para este propósito, sendo utilizada em vários outros estudos (Bussotti *et al.*, 2020; Martins *et al.*, 2024; Mendes *et al.*, 2025).

Figura 3. Resultado da ordenação produzida a partir da
Análise de Componentes Principais (PCA)



Resultado da ordenação produzida a partir da Análise de Componentes Principais (PCA) para todos os parâmetros utilizados na avaliação ecofisiológica de plantas de *C. annuum* em função de diferentes doses de matéria orgânica à base de *E. crassipes* e adubação convencional em casa de vegetação.

Fonte: os autores.

Os resultados obtidos neste trabalho demonstram que o adubo orgânico derivado do aguapé pode substituir parcial ou totalmente a adubação química, mantendo ou até ampliando o desempenho morfofisiológico e anatômico do pimentão. Para agricultores familiares, isso significa menor dependência de insumos industrializados, redução de custos e aproveitamento de um recurso abundante e, muitas vezes, problemático nos ecossistemas aquáticos. Dessa forma, o uso da biomassa de *E. crassipes* alinha-se aos princípios da agroecologia e da agricultura de baixo carbono, oferecendo uma alternativa prática e sustentável para o manejo nutricional.

Conclusão

No presente estudo, foram avaliadas as respostas fisiológicas da cultura do pimentão mediante a aplicação de matéria orgânica à base de *E. crassipes* em comparação com a adubação convencional. Os resultados

obtidos podem servir como fundamento, especialmente à agricultura familiar, para aprimorar as técnicas de produção de hortaliças. A aplicação do adubo orgânico mostrou-se eficiente no incremento dos parâmetros morfofisiológicos das plantas de pimentão, visto que os resultados foram estatisticamente iguais ou superiores àqueles obtidos com o uso do adubo convencional. A aplicação de 100 g de adubo orgânico por vaso resultou em um crescimento robusto — comparável ou até superior ao efeito do tratamento com NPK —, evidenciado pelos altos valores de área foliar, massa seca das folhas e teor de água.

No aspecto fisiológico, as plantas que receberam adubação orgânica demonstraram maior eficiência fotoquímica do FSII, traduzida em elevados índices de desempenho fotossintético ($PI_{(ABS)}$). Esses resultados foram apoiados por alterações anatômicas funcionais, como o aumento do diâmetro dos vasos de xilema e uma maior densidade de estômatos. Em associação, os teores foliares de macro e micronutrientes indicam que o fertilizante orgânico não apenas sustenta o crescimento vegetativo, mas também assegura nutrição adequada para o desenvolvimento da planta.

Para a agricultura familiar, os achados deste estudo são particularmente significativos, já que o modelo proposto se alinha perfeitamente aos princípios da agroecologia e à autonomia na produção. A alternativa de produzir seu próprio fertilizante a partir de uma planta invasora facilmente coletada em áreas aquáticas próximas reduz substancialmente a dependência de insumos industriais, cujos altos custos e variações de preço representam um dos maiores desafios à sustentabilidade financeira dos pequenos agricultores. Ademais, essa abordagem oferece uma solução ambientalmente amigável para o problema da eutrofização em corpos d'água, convertendo um desafio ecológico em um recurso valioso.

Referências

ABBA, A.; SANKARANNAIR, S. Global impact of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) on rural communities and mitigation strategies: a systematic review. **Environmental Science and Pollution Research**, [S. l.], v. 31, n. 31, p. 43616–43632, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11356-024-33905-7>

ANDRADE, E. M. G.; de SOUZA SILVA, H.; SILVA, N. S.; de SOUSA JÚNIOR, J. R., de FREITAS FURTADO, G. Adubação orgânomineral em hortaliças folhosas, frutos e raízes. **Revista Verde de Agroecologia e Desenvolvimento Sustentável**, [S. l.], v. 7, n. 3, p. 2, 2012.

BEGUM, S. L.; HIMAYA, S. M. M. S.; AFREEN, S. M. M. S. Potential of Water Hyacinth (*Eichhornia crassipes*) as Compost and its Effect on Soil and Plant Properties: A Review. **Agricultural Reviews**, [S. l.], v. 43, n. 1, p. 20–28, 2022. DOI: <https://doi.org/10.18805/ag.R-184>.

BUSSOTTI, F.; GEROSA, G.; DIGRADO, A.; POLLASTRINI, M. Selection of chlorophyll fluorescence parameters as indicators of photosynthetic efficiency in large scale plant ecological studies. **Ecological Indicators**, [S. l.], v. 108, p. 105686, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105686>.

CANNING, A. A review on harnessing the invasive water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) for use as an agricultural soil amendment. **Land**, [S. l.], v. 14, n. 5, p. 1116, 2025. DOI: <https://doi.org/10.3390/land14051116>.

CARVALHO, E. R.; da SILVA VIANA, D. M.; de CAMARGO, R.; TORRES, J. L. R.; CAZARES, G. J.; da SILVA, G. G. Produção de repolho e alface sob diferentes doses de fertilizante organomineral como fonte de fósforo. **Cadernos de Agroecologia**, [S. l.], v. 15, n. 1, 2020.

CHEN, S.; KANG, Y.; ZHANG, M.; WANG, X.; STRASSER, R. J.; ZHOU, B.; QIANG, S. Differential sensitivity to the potential bioherbicide tenuazonic acid probed by the JIP-test based on fast chlorophyll fluorescence kinetics. **Environmental and Experimental Botany**, [S. l.], v. 112, p. 1–15, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2014.11.009>.

DUSHIMEYESU, E.; HABIMANA, S.; MUNYANDAMUTSA, F.; RUGWIRO, P.; MUBASHANKWAYA, I.; NYIRANSABIMANA, D. The effect of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) organic fertilizer on the vegetative growth of Carrot (*Daucus carota*), Royal Chantenay variety. **Turkish Journal of Agriculture–Food Science and Technology**, [S. l.], v. 12, n. 2, p. 268–273, 2024. DOI: <https://doi.org/10.24925/turjaf.v12i2.268-273.6435>.

FAROOQ, T. H.; JABEEN, S.; SHAKOOR, A.; ARIF, M. S.; SIDDIQUE, N.; SHAHZAD, K.; LI, Y. Morpho-anatomical adaptations of dominantly grown wild *Datura innoxia* to wastewater resource: Productivity and ecological issues. **Geoscience Frontiers**, [S. l.], v. 15, n. 3, p. 101717, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.gsf.2023.101717>.

GOULART, R. G. T.; SANTOS, C. A.; OLIVEIRA, C. M.; COSTA, E. S. P.; OLIVEIRA, F. A.; ANDRADE, N. D.; CARMO, M. G. F. Desempenho agrônomo de cultivares de alface sob adubação orgânica em Seropédica, RJ. **Revista Brasileira de Agropecuária Sustentável**, [S. l.], v. 8, n. 3, p. 66–72, 2018.

GRIMALDI-OLIVAS, J. C.; MORALES-MERIDA, B. E.; CRUZ-MENDÍVIL, A.; VILICAÑA, C.; HEREDIA, J. B.; LÓPEZ-MEYER, M.; LEÓN-CHAN, R.; LIGHTBOURN-ROJAS, L. A.; LEÓN-FÉLIX J. Transcriptomic analysis of bell pepper (*Capsicum annuum* L.) revealing key mechanisms in response to low temperature stress. **Molecular Biology Reports**, [S. l.], v. 50, n. 10, p. 8431–8444, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11033-023-08744-3>.

HAMZA, O. M.; AL-TAEY, D. K. A study on the effect of glutamic acid and benzyl adenine application upon growth and yield parameters and active components of two broccoli hybrids. **International Journal of Agricultural and Statistical Sciences**, [S. l.], v. 16, n. 2, p. 1163–1167, 2020. DOI: <https://connectjournals.com/03899.2020.16.1163>.

HERNÁNDEZ-FERNÁNDEZ, L.; VÁZQUEZ, J. G.; HERNÁNDEZ, L.; CAMPBELL, R.; MARTÍNEZ, J.; HAJARI, E.; ZAYAS, R. G.; ZEVALLOS-BRAVO, B. E.; ACOSTA, Y.; LORENZO, J. C. Use of Euclidean distance to evaluate *Pistia stratiotes* and *Eichhornia crassipes* as organic fertilizer amendments in *Capsicum annuum*. **Acta Physiologiae Plantarum**, [S. l.], v. 46, n. 2, p. 21, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11738-024-03652-w>.

INSTITUTO CAPIXABA DE PESQUISA, ASSISTÊNCIA TÉCNICA E EXTENSÃO RURAL. **Programa de assistência técnica e extensão rural 2020–2023**: Boa Esperança. Vitória: Incaper, 2020. Disponível em: https://incaper.es.gov.br/media/incaper/proater/municipios/Boa_Esperanca.pdf. Acesso em: 13 fev. 2026.

JOHANSEN, D. A. **Plant Microtechnique**. New York: Mc-Graw-Hillbook Company. 1940

JWAIDEH, M. A. A.; SUTANUDJAJA, E. H.; DALIN, C. Global impacts of nitrogen and phosphorus fertiliser use for major crops on aquatic biodiversity. **The International Journal of Life Cycle Assessment**, [S. l.], v. 27, n. 8, p. 1058–1080, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11367-022-02078-1>.

KABIR, M. Y.; Nambeesan, S. U.; Bautista, J.; Díaz-Pérez, J. C. Effect of irrigation level on plant growth, physiology and fruit yield and quality in bell pepper (*Capsicum annuum* L.). **Scientia Horticulturae**, [S. l.], v. 281, p. 109902, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2021.109902>.

LOTFI, R. A.; KALAJI, H. M.; VALIZADEH, G. R.; BEHROZYAR, E.; HEMATI, A. R. A.; GHARAVI-KOCHEBAGH, P. O. U.; GHASSEMI, A. Effects of humic acid on photosynthetic efficiency of rapeseed plants growing under different watering conditions. **Photosynthetica**, [S. l.], v. 56, n. 3, p. 962–970, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11099-017-0745-9>.

MARTINS, J. P. R.; WAWRZYNIAK, M. K.; KALEMBA, E. M.; LEY-LÓPEZ, J. M.; MENDES, M. M.; NASKRĘT-BARCISZEWSKA, M. Z.; BARCISZEWSKI, J.; CHMIELARZ, P. Differential morphophysiological and epigenetic responses during in vitro multiplication of *Quercus robur* depending on donor age and plant growth regulators. **Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)**, [S. l.], v. 159, n. 3, p. 62, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11240-024-02914-2>.

MERLO, M. M.; PINHEIRO, A. C. R.; PIRES, F. R.; FERNANDES, A. A.; MENEZES, L. F. T.; PEREIRA, I. D. P.; SANTOS, V. F.; LEITE, L. A.; CASSOL, D.; FALQUETO, A. R. Photosynthesis and leaf traits of tree species influenced by green manure associated with soil treatments. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, [S. l.], v. 53, n. 16, p. 2064–2081, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1080/00103624.2022.2070195>.

MENDES, M. M.; RIBEIRO, I. F.; SANTOS, V. F. D.; PIRES, F. R.; FERNANDES, A. A.; MENEZES, L. F. T. D.; BONOMO, R.; CASSOL, D.; MARTINS, J. P. R.; FALQUETO, A. R. Green manure can be an auxiliary factor against dynamic photoinhibition in *Dalbergia ecastophyllum* (L.) young trees in areas impacted by mining. **Photosynthetica**, [S. l.], v. 63, n. 2, p. 129, 2025. DOI: <https://doi.org/10.32615/ps.2025.015>.

MONCHELATO, V. L. P.; FERNANDES, F. M. Adubação orgânica e mineral na produção do alface. *Revista AgroFIB*, [S. l.], v. 2, 2022. DOI: <https://doi.org/10.59237/agrofib.v2i.574>

POVEDA, J. The use of freshwater macrophytes as a resource in sustainable agriculture. **Journal of Cleaner Production**, [S. l.], v. 369, p. 133247, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2022.133247>.

RAJAN, R. G. P.; JONA, S. E.; DHINAKARAN, S.; DINESH, J.; DEEPIKA, R.; ARUNA, S.; MANIKANDAVELU, D. Water hyacinth a sustainable source of feed, manure and industrial products: A review. **Agricultural Reviews**, [S. l.], v. 44, p. 389–392, 2022. DOI: <https://doi.org/10.18805/ag.R-2181>.

SORTINO, O.; DIPASQUALE, M.; MONTONERI, E.; TOMASSO, L.; AVETTA, P.; PREVOT, A. 90% yield increase of red pepper with unexpectedly low doses of compost soluble substances. **Agronomy for sustainable development**, [S. l.], v. 33, n. 2, p. 433–441, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13593-012-0117-6>.

SOUZA, J. N.; BRITO, P. O. B.; FERREIRA, G.; COSTA, F. R.; MATIAS, L. Q.; GONDIM, F. A. Macrófitas como fonte de nutrientes no crescimento inicial de plantas de girassol. **Revista Brasileira de Agroecologia**, [S. l.], v. 16, n. 2, 2021. DO: <https://doi.org/10.33240/rba.v16i2.23388>.

STRASSER, R. J.; TSIMILLI-MICHAEL, M.; SRIVASTAVA, A. Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient. In: **Chlorophyll a fluorescence: a signature of photosynthesis**. Dordrecht: Springer Netherlands, 2004. p. 321-362.

SUN, X.; XU, Z.; ZHANG, N.; MIAO, Y.; ZHANG, C.; MA, X.; SHEN, Q.; ZHANG, R. Biofertilizer Industry and Research Developments in China: A Mini-Review. **Microbial biotechnology**, [S. l.], v. 18, n. 5, p. e70163, 2025. DOI: <https://doi.org/10.1111/1751-7915.70163>.

CAPÍTULO III.

Fotoautotrofia e fotomixotrofia de plantas micropropagadas *in vitro*

Gustavo Fernandes Mariano¹

Mayla Bessá Scotá²

Warley Costa Silva³

Ewelín Nunes Martins⁴

Thalya Campelo Vitor⁵

Kátia Aguiar de Souza Monteiro⁶

Mateus Rodrigues Alves⁷

Milene Miranda Praça-Fontes⁸

Elias Terra Werner⁹

DOI: 10.52695/978-65-5456-195-2.3

1 ID: <https://orcid.org/0009-0006-1173-1492>

2 ID: <https://orcid.org/0009-0005-7106-1972>

3 ID: <https://orcid.org/0000-0002-6529-7154>

4 ID: <https://orcid.org/0009-0000-7184-6212>

5 ID: <https://orcid.org/0009-0006-8292-2771>

6 ID: <https://orcid.org/0009-0008-7001-7971>

7 ID: <https://orcid.org/0009-0005-0723-0575>

8 ID: <https://orcid.org/0000-0001-7738-9518>

9 ID: <https://orcid.org/0000-0001-7781-4342>

Introdução

A micropropagação *in vitro* é uma das áreas da biotecnologia em cultura de tecidos vegetais utilizada para multiplicar plântulas naturais, geneticamente modificadas, fisiologicamente uniformes e com desenvolvimento no qual não podem ser propagadas por sementes ou cuja eficiência de propagação vegetativa é baixa em um tempo limitado (Suresh, S.; Elango, N.; Senthil, K., 2025).

No entanto, o uso generalizado da micropropagação *in vitro* ainda é limitado devido aos altos custos de produção (Dos Santos *et al.*, 2024). Esses custos são atribuídos principalmente ao preço dos equipamentos, reagentes, instrumentos laboratoriais, perdas significativas por contaminação microbiana e distúrbios fisiológicos e morfológicos no propágulo, que delimitam o desenvolvimento, crescimento, enraizamento deficiente e baixa porcentagem de sobrevivência na fase *ex vitro*, estágio de aclima-tização (Nagamani *et al.*, 2025).

A técnica convencional de micropropagação *in vitro* é realizada, em geral, em pequenos recipientes contendo meio de cultura. Esse meio é composto por macro e micronutrientes, sendo sacarose, principal fonte de carbono para as plântulas, hormônios vegetais sintéticos e agentes ge-lificantes, como o ágar. As culturas são mantidas em ambiente com con-dições controladas de luz e temperatura, garantindo o desenvolvimento adequado das plantas. (Samsurizal *et al.*, 2025).

O ambiente *in vitro* em sistemas convencionais de micropropagação, realizados em recipientes vedados, apresenta características específicas: alta umidade relativa do ar, acúmulo de gás etileno e pouca ou nenhuma troca gasosa, o que resulta em baixa concentração de CO₂ no interior dos frascos (Saeedi *et al.*, 2023). Nessas condições, as plântulas micropro-pagadas frequentemente exibem disfunções estomáticas, deficiência na formação de cera epicuticular, alongamento excessivo dos brotos, baixa concentração de clorofila, hiper-hidratação, enraizamento limitado, for-mação de calos na base dos explantes e reduzida taxa de sobrevivência *ex vitro* (Abdalla *et al.*, 2022).

O fotoautotrofismo tem sido testado como uma técnica promissora na micropropagação *in vitro*, pois possibilita trocas gasosas entre o ambiente externo e o microambiente controlado por meio de membranas microporosas. Nessa abordagem, a sacarose é parcialmente reduzida no meio de cultura, estimulando o desenvolvimento das plantas para suprir suas próprias necessidades fisiológicas (Santos *et al.*, 2020). Essa adaptação contribui diretamente para a redução de perdas na etapa de aclimatização, uma das fases mais críticas do cultivo *in vitro*. As plantas, ao se adaptarem melhor às variações de temperatura, umidade e luminosidade, apresentam menor taxa de mortalidade, com maior eficiência produtiva e diminuição dos prejuízos financeiros (Gago, D. *et al.*, 2022).

Este capítulo tem como objetivo revisar as características do sistema de micropropagação fotoautotrófica, fotomixotrófica e seus desenvolvimentos mais recentes, visando aprimorar a micropropagação, além de discutir a aplicação comercial e a perspectiva de ampliação para a produção de plantas e um novo conceito para a propagação de mudas de alta qualidade em ambiente controlado.

Metodologia

Para a revisão bibliográfica sobre os fundamentos de novas técnicas na cultura de tecidos vegetais *in vitro*, foi realizado um levantamento na literatura com o intuito de abranger aplicações e perspectivas sobre o uso da técnica.

O levantamento das informações foi realizado por meio eletrônico, utilizando bases de dados científicos — *Google Acadêmico*, *Periódicos Capes* e *Plant Cell Tissue and Organ Culture* (PCTOC); as palavras-chave utilizadas foram: *In vitro*, *Sucrose*, *LEDs*, *Photoautotrophy* e *Photomixotrophy*. Foram consideradas informações provenientes de artigos científicos, livros e capítulos de livros relacionados ao tema “Cultivo fotoautotrófico e fotomixotrófico de plantas micropropagadas *in vitro*”, priorizando sempre a relevância dos estudos e a atualidade das publicações, compreendidas entre os anos de 2020 e 2026.

Fotomixotrofia

No cultivo *in vitro* fotomixotrófico, conhecido como a micropropagação convencional da cultura de tecidos vegetais, o meio de cultura é enriquecido, sempre, com sacarose, sendo a principal fonte de carbono para o propágulo (Lapa *et al.*, 2025). Nem todas as espécies se adaptam bem ao cultivo fotoautotrófico. Em alguns casos, dependendo da espécie, é necessário adaptações com adição ou redução parcial de sacarose no meio de cultura, auxiliando no desenvolvimento de estruturas celulares (Nery La *et al.*, 2021).

Nunez *et al.* (2021) descrevem, em seu trabalho, adaptações necessárias que funcionaram para espécie *Caesalpinia spinosa* (Molina) Kuntze o sucesso na micropropagação *in vitro* ocorreu em meio de cultura com ou sem adição de sacarose, mas que para diferentes espécies, o mesmo sistema de fotomixotrofia não é necessário ou desfavorece o estabelecimento *in vitro*.

No trabalho de Luis, SJ *et al.* (2023), os autores investigam o efeito do enriquecimento de CO₂ injetado nos biorreatores SMIT, em sistema de imersão temporária, durante a multiplicação fotomixotrófica *in vitro* da espécie *Vanilla* sp. Como resultado, o enriquecimento com CO₂ promoveu melhor desempenho fotossintético, evidenciado pela maior assimilação de carbono, maior taxa de desenvolvimento do propágulo, maior desenvolvimento da parte aérea e redução da dependência exclusiva da sacarose na composição do meio de cultura.

A adição de sacarose ao meio de cultura apresenta-se como uma estratégia amplamente empregada, uma vez que esse carboidrato corresponde ao principal produto da fotossíntese nas plantas, agindo tanto como fonte de energia quanto como molécula sinalizadora, participando ativamente da regulação de diversos processos do desenvolvimento vegetal (Yu *et al.*, 2025).

Por outro lado, utilizar sacarose no meio de cultura pode induzir alterações morfológicas nos propágulos, aumentar a contaminação microbiana e favorecer a ocorrência de estresse hídrico. Esses efeitos corroboram os resultados descritos por Sajid *et al.* (2022), que observaram redução

no comprimento de brotos e raízes em *Solanum tuberosum* L., com o aumento da concentração de sacarose no meio. Tal resposta está associada ao incremento da concentração osmótica do meio, o que dificulta a absorção de água e eleva o gasto energético das plantas para manter seu balanço hídrico.

Diferentes concentrações de sacarose estão sendo testadas em meio de cultura fotomixotrófica, assim como em condições de intensidade e qualidade de luz LED. A luz é outro fator importante nos sistemas de micropropagação *in vitro*. Além de atuar como fonte de energia em plantas, também sinaliza processos morfofisiológicos, de acordo com comprimento de onda, intensidade e fonte de emissão (Barbosa *et al.*, 2021).

Langa *et al.* (2025) avaliaram respostas morfofisiológicas e foto-oxidativas de *Mentha arvensis* em diferentes gradientes de intensidade luminosa, relatando que, sob baixa intensidade, a espécie priorizou o crescimento vertical através do estiolamento, deixando de acumular biomassa para seguir em direção a fonte luminosa, enquanto sob intensidade máxima, produziu mais biomassa foliar específica, refletindo adaptações ancestrais a ambientes competitivos, onde a plasticidade fenotípica determina o sucesso entre sombra e sol pleno (Langa, Y.L *et al.*, 2025).

Diversas espécies apresentam maior crescimento e desenvolvimento em condições iniciais fotomixotróficas, sendo possível, em algumas delas, a retirada parcial da sacarose do meio de cultivo após a germinação (Carrari *et al.*, 2024). Em outras espécies, observa-se melhora no desenvolvimento inicial com a supressão total da sacarose (Neto *et al.*, 2020).

Para algumas espécies, o cultivo fotomixotrófico tem se mostrado uma ótima opção para adequar as condições de cultivo *in vitro*, de modo a melhorar a qualidade morfofisiológica e bioquímica dos propágulos, aumentando as chances de sucesso durante a aclimatização na produção *ex vitro* (Stefanello *et al.*, 2024). O sucesso de um protocolo de propagação *in vitro* está na adequação de cada espécie e das fases de cultivo.

Embora a presença de sacarose no meio de cultura caracterize, em princípio, o cultivo fotomixotrófico, observa-se que a literatura científica

frequentemente classifica sistemas que utilizam membranas microporo-
sas como cultivo fotoautotrófico, em razão da elevada troca gasosa pro-
porcionada pelo método de cultivo, a qual favorece a assimilação de CO₂
e reduz a dependência do carbono exógeno. Mais trabalhos sobre a mi-
cropropagação *in vitro* fotomixotrófica podem ser encontrados em artigos
recentes citados na Tabela 1.

Tabela 1. Artigos publicados sobre fotomixotrofia
entre os anos de 2020 e 2026 (continua)

Nome científico	Assunto abordado	Autores
<i>Dipteryx alata</i> Vog.	Embrião zigótico de Baru influenciado por diferentes concentrações de sacarose.	Barbosa <i>et al.</i> (2021)
<i>Vernonia Condensata</i>	Aumento de compostos fenólicos em meio de cultura com maior concentração de sacarose.	Fortini <i>et al.</i> (2021)
<i>Cyrtopodium Cachimboense</i>	Concentração de sacarose acima do usual apresentou maior número de raiz, folhas e maior peso da massa fresca.	Paulinho <i>et al.</i> (2021)
<i>Syagrus coronata</i>	Concentração de 10,0 gL ⁻¹ de sacarose promoveu maior porcentagem de germinação.	Pereira <i>et al.</i> (2021)
<i>Prunus domestica</i> L.	Brotos cultivados no sistema fotoautotrófico apresentaram baixo crescimento e pigmentos fotossintéticos.	Gago <i>et al.</i> (2022)
<i>Dalbergia nigra</i> (Vell.) ex Benth.	Sacarose associada a maior índice fotossintético.	Carrari <i>et al.</i> (2024)
<i>Eucalyptus urophylla</i>	Concentração de sacarose no meio de cultura pode ser reduzida após estabelecimento <i>in vitro</i> .	Natane <i>et al.</i> (2024)
<i>Laelia gloriosa</i>	Meio de cultura sem sacarose teve menor taxa de desenvolvimento do propágulo.	Stefanello <i>et al.</i> (2024)
<i>Solanum tuberosum</i> L.	Diferentes concentrações de sacarose interferiram na quantidade de massa fresca e número de folhas.	Jaime <i>et al.</i> (2025)

Tabela 1. Artigos publicados sobre fotomixotrofia
entre os anos de 2020 e 2026 (conclusão)

<i>Campomanesia xanthocarpa</i> (Mart.) O.Berg e <i>Myrcianthes pungens</i> Berg. (Myrtaceae)	Viabilidade do grão de pólen germinados em meio de cultura com diferentes concentrações de sacarose.	Lapa <i>et al.</i> (2025)
---	--	---------------------------

Fonte: Os autores.

Fotoautotrofia

No final da década de 1980, Fujiwara *et al.* (1987) observaram, em seu experimento de micropropagação *in vitro*, uma queda acentuada na concentração de CO₂ dentro do frasco, logo após a mudança do período escuro para o fotoperíodo. As diminuições na concentração de CO₂ durante o fotoperíodo indicaram que as plântulas eram capazes de realizar fotossíntese. Essa descoberta levou ao desenvolvimento do conceito de micropropagação fotoautotrófica.

A micropropagação fotoautotrófica é definida, de forma restrita, como a micropropagação com ausência ou baixa adição de sacarose no meio de cultura, na qual o crescimento ou desenvolvimento do propágulo depende totalmente da fotossíntese realizada pela própria planta. Essa técnica pode ser chamada de micropropagação fotossintética ou micropropagação inorgânica (Alves; G. L. *et al.*, 2024).

Alves J. P. (2023) cita, em seu trabalho de micropropagação comercial de *Ananas comosus*, cultivar Turiaçu, um aumento considerável de pigmentos fotossintéticos em propágulos cultivados no sistema de micropropagação fotoautotrófica com baixo teor de sacarose presente na composição do meio de cultura, o que proporcionou um sistema homogêneo de mudas aclimatizadas de boa qualidade morfofisiológica.

Para que a fotoautotrofia aconteça, devemos permitir a troca gasosa entre o ambiente *in vitro* e o ambiente externo, a partir do uso de membranas microporosas presentes na vedação dos frascos, as quais agem como barreiras físicas contra agentes contaminantes e permitem a difusão controlada

dos gases, a entrada de oxigênio (O_2) e a saída de dióxido de carbono (CO_2). A aplicação de membranas microporosas é uma forma eficaz de controlar também a umidade relativa dos frascos e o acúmulo de gás etileno, que, em grandes quantidades, causa senescência antecipada das folhas (Carrari *et al.*, 2024).

Ao utilizar membranas microporosas, forçamos a autotrofia das plantas. A assimilação de CO_2 ocorre naturalmente, como se a planta estivesse no campo, diminuindo o nível de estresse, o que resulta em um aparelho fotosintético funcional e mais aprimorado quando comparado a propágulos em frascos totalmente vedados (Oliveira J. *et al.*, 2022). Estudos demonstraram os benefícios no uso de membranas microporosas, resultando em melhorias no crescimento e qualidade das plântulas micropropagadas *in vitro*.

Independentemente do tamanho, a maioria dos recipientes utilizados na cultura de tecidos não é completamente hermética (Miranda *et al.*, 2024). A concentração de CO_2 em seu interior varia em função de múltiplos fatores, como características do recipiente (volume, grau de vedação, presença de membranas microporosas), das plântulas (biomassa, quantidade e desempenho fotossintético) e do ambiente da sala de cultivo (velocidade da corrente de ar e intensidade do fluxo de fótons fotossintéticos) (Nagamani *et al.*, 2025).

Trocas gasosas com o meio externo a partir de membranas microporosas demonstram ser viáveis, visto que promovem melhorias na fisiologia e morfologia das plântulas cultivadas *in vitro*, facilitando o processo de produção em larga escala, reduzindo a taxa de mortalidade e o custo de mão de obra (Nguyen *et al.*, 2020).

O experimento de Leite *et al.* (2025) teve como objetivo cultivar plântulas de *Sonchus oleraceus* L. em um sistema fotoautotrófico com quatro membranas microporosas na vedação dos frascos e meio de cultura sem sacarose e, como resultado, observou maior taxa de massa seca, maior nível de pigmentos fotossintéticos (clorofila *a*, *b* e carotenoides) e teor de compostos fenólicos devido ao aumento nas trocas gasosas dos propágulos, o que proporcionou maior taxa de sobrevivência na etapa de aclimatização.

Outro fator importante na micropropagação *in vitro* é a qualidade e intensidade luminosa utilizadas na sala de crescimento, um fator abiótico responsável pelo desenvolvimento das plantas a partir da captação dos fótons e do processo de sinalização (Samsurizal *et al.* 2025). Os efeitos da luz sobre os aspectos morfofisiológicos das plantas cultivadas *in vitro* dependem da densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (Ahmad *et al.*, 2024). Essas respostas são dadas pelos fotorreceptores, processando e gerando respostas a partir da quantidade, qualidade, direção e duração da luz que chega no ambiente onde se encontram (Li; Xue *et al.*, 2023).

A luz azul emite um espectro luminoso entre 400–500 nm, sendo absorvida pelas fototropinas, responsável pelo fototropismo, morfogênese, abertura estomática e movimentos dos cloroplastos. Já a luz vermelha emite um espectro luminoso estreito 660 nm, perto da absorbância máxima da clorofila e do fitocromos, atua na fotomorfogênese e é absorvida pelo fitocromo. A luz azul é mais energética do que a luz vermelha, o que promove maior estado energético nas clorofilas (Shibaeva *et al.*, 2025).

No estudo conduzido por Gris *et al.* (2025), utilizando *Capsicum frutescens*, observou-se que, após 42 dias de cultivo, plantas submetidas à combinação de LEDs vermelho e azul apresentaram maior comprimento de raiz, maior número de folhas e maior comprimento da parte aérea, quando comparadas àquelas cultivadas sob LED branco, lâmpadas fluorescentes e LED azul isolado.

O ambiente *in vitro* é estressante para a planta. Uma das vantagens na micropropagação fotoautotrófica está no melhor desenvolvimento do aparelho fotossintético, proporcionando maior eficiência fotoquímica do fotossistema II, favorecendo o crescimento e desenvolvimento do propágulo e aumentando a taxa de sobrevivência durante o período de aclimação. Já as principais desvantagens estão relacionadas ao controle da temperatura, iluminação com fluxo de fótons fotossintéticos adequado e troca gasosa para enriquecimento de CO₂, mantendo condições livres de patógenos (Gatti *et al.*, 2025).

Mais trabalhos sobre micropropagação *in vitro* fotoautotrófica podem ser encontrados em artigos recentes citados na Tabela 1.

Tabela 1. Artigos publicados sobre fotoautotrofia entre os anos de 2020 e 2026

Nome científico	Assunto abordado	Autores
<i>Aechmea blanchetiana</i> (Baker) LB Sm.	Fotoautotrofia proporcionou exoderme mais fina e maior número de vasos de metaxilema nas raízes.	Martins <i>et al.</i> (2020)
<i>Solanum tuberosum</i> L.	A análise de RNA-Seq revela que um meio de cultura sem sacarose melhora o crescimento de plântulas de batata.	Chen <i>et al.</i> (2020)
<i>Capsicum frutescens</i> e <i>Capsicum baccatum</i>	Membranas porosas reduziram notavelmente o número de folhas senescentes <i>in vitro</i> .	Gris <i>et al.</i> (2021)
<i>Mentha arvensis</i> L. e <i>Mentha viridis</i> L.	Tampa com quatro membranas e sacarose reduzida proporcionou maior comprimento da parte aérea, massa seca, brotos e raízes.	De Oliveira <i>et al.</i> (2021)
<i>Brassavola tuberculata</i> Hook	Sistema fotoautotrófico sem sacarose apresentou maior número de folhas e maior comprimento de raiz.	Soares <i>et al.</i> (2023)
<i>Cannabis sativa</i>	Diminuição do teor de sacarose vinculado com o aumento da intensidade luminosa e concentração de CO ₂ .	Shi <i>et al.</i> (2024)
<i>Eryngium foetidum</i> L.	Trocas gasosas melhoram a fluorescência da clorofila <i>a</i> e a taxa fotossintética.	Silva DR <i>et al.</i> (2024)
<i>Saccharum officinarum</i> L.	Híbridos da espécie apresentaram crescimento aprimorado com o uso de meio sem sacarose e um sistema alternativo com quatro membranas.	Silva JHS <i>et al.</i> (2024)
<i>Humulus lupulus</i>	Menor concentração de sacarose e troca gasosa por membranas demonstrou melhor desempenho do PS II e dissipação de energia.	Vale <i>et al.</i> (2025)
<i>Wasabia japonica</i> (Miq.) Matsumura	Características fisiológicas de plântulas cultivadas por micropropagação fotoautotrófica em diferentes temperaturas.	Jaime <i>et al.</i> (2025)

Fonte: Os autores.

Considerações finais

O cultivo fotoautotrófico configura-se como uma abordagem mais autônoma, na qual explantes e propágulos deixam de depender integralmente de fontes exógenas de carbono presentes no meio de cultura. Embora o sistema permaneça artificial em função do fornecimento de luz artificial e, em alguns casos, da suplementação de CO₂ por meio de recipientes com membranas microporosas, busca-se reproduzir condições que favoreçam a atividade fotossintética das plantas micropropagadas.

Por sua vez, o cultivo fotomixotrófico, essencial para determinadas espécies, também envolve o fornecimento de intensidade/qualidade luminosa e a otimização das trocas gasosas dentro dos frascos utilizados. Nesse sistema, mesmo na presença de uma fonte externa de carbono, estruturas celulares como os estômatos e o aparato fotossintético das plântulas apresentam funcionalidade no ambiente *in vitro*, contribuindo para o metabolismo inteiramente autotrófico ou parcial.

Dessa forma, a redução ou supressão total da sacarose no meio de cultura, associada a intensidade/qualidade luminosa adequada e a recipientes que favoreçam as trocas gasosas, promove melhorias no crescimento e no desenvolvimento das plântulas durante micropropagação *in vitro*, refletindo em maior desempenho fisiológico e maior taxa de sobrevivência na fase de aclimatização.

Referências

ABDALLA, NEAMA *et al.* An academic and technical overview on plant micro-propagation challenges. **Horticulturae**, [S. l.], v. 8, n. 8, p. 677 (2022). DOI: <https://doi.org/10.3390/horticulturae8080677>. Acesso em: 06 jan. 2026.

AHMAD, HI *et al.* Evaluating the impact of various LED light spectrums on *Den-drobium officinale* tissue culture seedlings. **Sarhad J Agric.**, [S. l.], v. 40, p. 615 – 624, 2024. DOI: <https://doi.org/10.17582/journal.sja/2024/40.2.615.624>. Acesso em: 08 jan. 2026.

ALVES, G.L *et al.* Photoautotrophic potential and photosynthetic competence in *Ananas comosus* [L. Merr. cultivar Turiaçu *in vitro* culture systems. **In Vitro Cell.Dev.Biol.-Plant.**, [S. l.], v. 60, p. 131–146, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11627-023-10410-z>. Acesso em: 10 jan. 2026.

ALVES, JP *et al.* Morphophysiology of *Ananas comosus* during *in vitro* photo-mixotrophic growth and *ex vitro* acclimatization. **In Vitro Cell Dev Biol – Plant**, [S. l.], v. 59, p. 106–120, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11627-022-10321-5>. Acesso em: 06 jan. 2026.

BARBOSA, G. G *et al.* Cultivo *in vitro* de embrião zigótico de baru influenciado por tipos de vedações e concentrações de sacarose *In vitro* culture of zygotic embryo of baru as affected by sealing types and sucrose concentrations. **Brazilian Journal of Development**. [S. l.], v. 7, p. 42390–42408, 2021. DOI: <https://doi.org/10.34117/bjdv7n4-619>. Acesso em: 07 jan. 2026.

CARRARI-SANTOS, R *et al.* Aprimoramento do crescimento e desenvolvimento in vitro de brotos de *Dalbergia nigra* utilizando membranas microporosas: impactos nas trocas gasosas, perfil proteico, etileno e níveis de poliaminas. **Plant Cell Tiss Organ Cult.**, [S. l.], v. 158, p. 34, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11240-024-02828-z>. Acesso em: 16 jan. [S. l.], 2026.

CHEN, L *et al.* RNA-Seq revela que meio livre de sacarose melhora o crescimento de plântulas de batata (*Solanum tuberosum* L.) cultivadas *in vitro*. **Plant Cell Tiss Organ Cult**, [S. l.], v. 140, p. 505–521, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11240-019-01743-y>. Acesso em: 02 fev. 2026.

DE PAULA ALVES, JULIANA *et al.* Morphophysiology of *Ananas comosus* during in vitro photomixotrophic growth and *ex vitro* acclimatization. **In Vitro Cellular & Developmental Biology-Plant**, [S. l.], v. 59, n. 1, p. 106–120, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11627-022-10321-5>. Acesso em: 05 fev. 2026.

DE OLIVEIRA *et al.* O efeito de sistemas alternativos de membrana, sacarose e métodos de cultivo sob fluxo de fótons fotossintéticos no crescimento e compostos voláteis da hortelã *in vitro*. **In Vitro Cell.Dev.Biol.-Plant**, [S. l.], v. 57, p. 529–540, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11627-020-10147-z>. Acesso em: 15 fev. 2026.

DOS SANTOS ALVES, GABRIELA *et al.* Present and future distribution of endangered and economically important *Ocotea* species in the Brazilian Atlantic Forest: Implications for conservation and restoration. **Forest Ecology and Management**, [S. l.], v. 563, p. 121987, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2024.121987>. Acesso em: 18 jan. 2026.

EGHBAL, E *et al.* Growth, phytochemical, and phytohormonal responses of basil to different light durations and intensities under constant daily light integral. **BMC Plant Biol**, [S. l.], v. 24, n. 935, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12870-024-05637-w>. Acesso em: 11 jan. 2026.

FORTINI, E.A., BATISTA, D.S., MAMEDES-RODRIGUES, T.C. Gas exchange rates and sucrose concentrations affect plant growth and production of flavonoids in *Vernonia condensata* grown in vitro. **Plant Cell Tiss Organ Cult**, [S. l.], v. 144, p. 593–605, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11240-020-01981-5>. Acesso em: 14 fev. 2026.

FUJIWARA, KAZUHIRO *et al.* Measurements of carbon dioxide gas concentration in closed vessels containing tissue cultured plantlets and estimates of net photosynthetic rates of the plantlets. **J. agr. Meteorol**, [S. l.], v. 43, p. 21–30, 1987. DOI: <https://doi.org/10.2480/agrmet.43.21>. Acesso em: 08 fev. 2026.

GAGO, DIEGO *et al.* Effect of sucrose on growth and stress status of *Castanea sativa* x *C. crenata* shoots cultured in liquid medium. **Plants**, [S. l.], v. 11, p. 1–18, 2022. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants11070965>. Acesso em: 22 fev. 2026.

GAGO, DIEGO *et al.* Micropropagation of Plum (*Prunus domestica* L.) in bioreactors using photomixotrophic and photoautotrophic conditions. **Horticulturae**, [S. l.], v. 8, n. 4, p. 286, 2022. DOI: <https://doi.org/10.3390/horticulturae8040286>. Acesso em: 13 jan. 2026.

GRIS, TAINARA *et al.* Light quality and sealing type affect in vitro growth and development of *Capsicum frutescens* cultivars. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, [S. l.], v. 93, n. 3, p. 61, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1590/0001-3765202120190061>. Acesso em: 10 fev. 2026.

GATTI, K, C *et al.* (2025). Luz e sucrose na micropropagação de clones de *Eucalyptus benthamii* e *Eucalyptus dunnii*. **Revista Árvore**, [S. l.], v. 49, 2025. DOI: <https://doi.org/10.53661/1806-9088202549263884> Acesso em: 23 jan. 2026.

HOANG, NN *et al.* Crescimento e características fisiológicas de plântulas de wasabi cultivadas por micropropagação fotoautotrófica em diferentes temperaturas. **Plant Cell Tiss Organ Cult.**, [S. l.], v. 143, p. 87–96, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11240-020-01898-z>. Acesso em: 05 jan. 2026.

JAIME, FIDEL CARLOS *et al.* Concentração de níveis de Sacarose no meio de Murashige and Skoog médium combinado com variedade na multiplicação de plântulas in vitro na Batata Reno (*Solanum tuberosum* L.). **Revista Brasileira de Meio Ambiente**, [S. l.], v. 13, n. 1 2025. DOI: <https://10.66205/rvbma.v13i1.1635>. Acesso em: 10 jan. 2026.

LAPA, CARLOS HENRIQUE ALVES *et al.* Efeito da sacarose na viabilidade polínica de *Campomanesia xanthocarpa* (Mart.) O. Berg e *Myrcianthes pungens* Berg. (Myrtaceae). **Acta Biológica Catarinense**, [S. l.], v. 12, n. 3, p. 21–28, 2025. DOI: <https://doi.org/10.21726/abc.v12i3.2687>. Acesso em: 02 fev. 2026.

LI, XUE *et al.* Effect of different ratios of red and blue light on maximum stomatal conductance and response rate of cucumber seedling leaves. **Agronomy**, [S. l.], v. 13, n. 7, p. 1941, 2023. DOI: <https://doi.org/10.3390/agronomy13071941>. Acesso em: 16 jan. 2026.

LIMA, RENATA PRIORE LIMA *et al.* Fazenda Vertical Como Modelo Sustentável De Agricultura Urbana. **Revista Gestão & Sustentabilidade Ambiental**, [S. l.], v. 12, n. 1, p. 18784 – 18784, 2023. DOI: <https://orcid.org/0000-0002-3761-1994>. Acesso em: 11 jan. 2026.

MARTINS, JPR DE ALMEIDA RODRIGUES *et al.* Impactos de condições fotoautotróficas, fotomixotróficas e heterotróficas na anatomia e no fotossistema II de *Aechmea blanchetiana* (Baker) LB Sm. (Bromeliaceae) propagada *in vitro*. **In Vitro Cell.Dev.Biol. Plant**, [S. l.], v. 56, p. 350–361, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11627-019-10034-2>. Acesso em: 15 jan. 2026.

MIRANDA, WALTER *et al.* Otimização da produção de biomassa e da eficiência fotoquímica de *Capsicum annuum* L. cultivado *in vitro* utilizando frascos com membrana permeável a gases. **In Vitro Cell.Dev.Biol. –Plant**, [S. l.], v. 60, p. 866–879, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11627-024-10469-2>. Acesso em: 19 fev. 2026.

MEHDI, F *et al.* Perspectivas atuais sobre os mecanismos regulatórios do acúmulo de sacarose na cana-de-açúcar. **Heliyon**, [S. l.], v. 10, p. 277, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2024.e27277>. Acesso em: 10 jan. 2026.

LANGA, Y. L *et al.* Plasticidade morfofisiológica e dinâmica de partição de biomassa de *Mentha arvensis* sob gradiente de intensidade luminosa. **Revista Agroambiental**, [S. l.], v. 1, 2025. DOI: <https://doi.org/10.5281/zenodo.17396746>. Acesso em: 11 jan. 2026.

NAGAMANI, J. E *et al.* Practical Plant Tissue Culture: Techniques and Protocols. In: BALASUBRAMANYA. S.; ANURADHA, M. (org.). **In Vitro Production of Plant Secondary Metabolites: Theory and Practice**. Alemanha: Springer, 2025. p. 57–70, 2025. Disponível em: https://doi.org/10.1007/978-981-97-8808-8_4. Acesso em: 15 jan. 2026.

NAGY, LG *et al.* Fungi took a unique evolutionary route to multicellularity: seven key challenges for fungal multicellular life. **Fung Biol Rev**, [S. l.], v. 34, p. 151–169, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2020.07.002>. Acesso em: 06 jan. 2026.

NATANE, MIRANDA *et al.* Gas Exchange Rates and Sucrose Concentrations Affect Development in Microstumps of *Eucalyptus urophylla* Grown *In Vitro*, **Forest Science**, [S. l.], v. 70, p. 250–258, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1093/forsci/fxae009>. Acesso em: 19 jan. 2026.

NETO, A.R *et al.* Photomixotrophic growth response of sugarcane *in vitro* plantlets using different light intensities and culture vessel types. **In Vitro Cell.Dev.Biol.-Plant**, [S. l.], v. 56, p. 504–51, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11627-020-10057-0>. Acesso em: 22 jan. 2026.

NERY, LA *et al.* Leaf development and anatomy of *in vitro*-grown *Polygala paniculata* L. are affected by light quality, gelling agents, and sucrose. **Vegetos**, [S. l.], v. 34, p. 19–28, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1007/s42535-021-00192-3>. Acesso em: 19 jan. 2026.

NGUYEN, QUYNH THI, YULAN XIAO, KOZAI TOYOKI. Photoautotrophic micro-propagation. **Plant factory**, [S. l.], cap. 23, p. 333–346, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-816691-8.00023-6>. Acesso em: 27 jan. 2026.

Núñez-Ramos JE, *et al.* Morphological and physiological responses of tara (*Caesalpinia spinosa* (Mol.) O. Kuntz) microshoots to ventilation and sucrose treatments. **In Vitro Cell Dev Biol – Plant**, [S. l.], v. 57, p. 1–14, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11627-020-10104-w>. Acesso em: 20 jan. 2026.

Oliveira Junior., Pessoa, C.M.P., Scherwinski-Pereira, J.E. *et al.* A simple, alternative and efficient sealing system to improve natural ventilation in culture vessels and the morphophysiological and anatomical quality of *Croton lechleri* (Muell. Arg.) grown *in vitro*. **Biologia**, [S. l.], v. 77, p. 2945–2954, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11756-022-01140-5>. Acesso em: 07 jan. 2026.

PAULINO, M.A.P *et al.* Desenvolvimento *in vitro* de *Cyrtopodium Cachimboense* I. C. Menezes em diferentes níveis de sacarose. **Brazilian Journal of Development**, [S. l.], v. 7, p. 18844 – 18860, 2021. DOI: <http://dx.doi.org/10.34117/bjdv7n2-500>. Acesso em: 19 jan. 2026.

PEREIRA, E. J *et al.* Reguladores vegetais e sacarose na germinação *in vitro* de licuri (*Syagrus coronata* (Mart.) Becc) / Vegetable regulators and succharosis in the *in vitro* germination of licuri (*Syagrus coronata* (Mart.) Becc). **Brazilian Journal of Development**, [S. l.], v. 7, p. 1812–1882, 2021. DOI: <https://doi.org/10.34117/bjdv7n2-498>. Acesso em: 22 jan. 2026.

SAJID, ZAHOOR AHMAD; AFTAB, FAHEEM. Improvement of Polyethylene Glycol, Sorbitol, Mannitol, and Sucrose-Induced Osmotic Stress Tolerance through Modulation of the Polyamines, Proteins, and Superoxide Dismutase Activity in Potato. **International Journal of Agronomy**, [S. l.], v. 1, p. 515 – 876, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1155/2022/5158768>. Acesso em: 26 jan. 2026.

SAEEDI, SEYYED ARASH *et al.* Growth, photosynthetic function, and stomatal characteristics of Persian walnut explants in vitro under different light spectra. **Frontiers in Plant Science**, [S. l.], v. 14, p. 1292045, 2023. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1292045>. Acesso em: 19 jan. 2026.

SAMSURIZAL, N.A., MONDER, M.J. & PACHOLCZAK, A. *Echinacea purpurea* morphological and biochemical response to combined LED light and sucrose level in *in vitro* culture. **Plant Cell Tiss Organ Cult**, [S. l.], v. 163, p. 86, 2025. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11240-025-03283-0>. Acesso em: 15 jan. 2026.

SANTOS, GUSTAVO *et al.* Effect of light and sucrose on photoautotrophic and photomixotrophic micropropagation of *Physalis angulata*. **Bioscience Journal**, [S. l.], v. 36, p. 4, 2020. DOI: <http://dx.doi.org/10.14393/BJ-v36n4a2020-47738>. Acesso em: 05 jan. 2026.

SILVA JHS, ASSIS RMAD, LEITE JJF *et al.* Otimização do crescimento in vitro de plântulas híbridas de espécies de *Saccharum* utilizando diferentes densidades de fluxo de fótons e comprimentos de onda em sistema fotoautotrófico (meio sem açúcar). **Plant Cell Tiss Organ Cult**, [S. l.], v. 159, p. 46, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11240-024-02906-2>. Acesso em: 16 jan. 2026.

SILVA DR, *et al.* Desbloqueando o potencial da fotoautotrofia *in vitro* para *Eryngium foetidum* : biomassa, morfofisiologia e aclimatação. **Horticultura**, [S. l.], v. 10, p. 107, 2024. DOI: <https://doi.org/10.3390/horticulturae10010107>. Acesso em: 02 fev. 2026.

SHI, XIAONAN; COLLADO, CRISTIAN E.; HERNÁNDEZ, Ricardo. Improve Cannabis sativa micropropagation through increasing air change rate in photoautotrophic and traditional tissue culture. **Scientia Horticulturae**, [S. l.], v. 333, p. 113238 (2024). <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2024.113238>. Acesso em: 28 jan. 2026.

SOARES, J.S. *et al.* Brassavola tuberculata Hook.: in vitro growth and ex vitro establishment as a function of the micropropagation system and sucrose. **Brazilian Journal of Biology**, [S. l.], v. 83, p. 270 – 892, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1590/1519-6984.270892>. Acesso em: 27 fev. 2026.

STEFANELLO, S *et al.* Influência dos componentes do meio de cultura na propagação *in vitro* de *Laelia gloriosa* (Orchidaceae). **Disciplinarum Scientia | Naturais E Tecnológicas**, [S. l.], v. 25, p. 79–92, 2024. DOI: <https://doi.org/10.37779/nt.v25i2.4909>. Acesso em: 15 jan. 2026.

SURESH, S., ELANGO, N. & SENTHIL, K. A comprehensive review on the in vitro culture techniques adopted for the genus *Phyllanthus*. **Plant Cell Tiss Organ Cult.**, [S. l.], v. 160, p. 74, 2025. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11240-025-03008-3>. Acesso em: 11 jan. 2026.

THOMAS, DEPAEPE *et al.* Cytochrome P450 CYP81D11 boosts CO₂ assimilation and limits ROS damage under stress, **Plant Physiology**, [S. l.], v. 199, p. 2, 2025. DOI: <https://doi.org/10.1093/plphys/kiaf527>. Acesso em: 22 jan. 2026.

VALE, MIRANDA *et al.* O aumento das trocas gasosas melhora a eficiência fotossintética, o crescimento e a aclimatização em plantas de lúpulo micropropagadas. **Plant Cell Tiss Organ Cult.**, [S. l.], v. 162, p. 13, 2025. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11240-025-03119-x>. Acesso em: 10 jan. 2026.

YU, S *et al.* Diodos emissores de luz afetam o crescimento de plântulas de *Spathiphyllum cannifolium* regulando a fotossíntese e o metabolismo da sacarose durante o enraizamento *ex vitro*. **Plant Cell Tiss Organ Cult.**, [S. l.], v. 160, p. 57, 2025. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11240-025-02986-8>. Acesso em: 16 jan. 2026.

CAPÍTULO IV.

Do cultivo *in vitro* à sobrevivência *ex vitro*: o enraizamento e a aclimatização são os principais desafios a serem superados em espécies arbóreas

Mayla Bessa Scotá¹

Mateus Rodrigues Alves²

Thalya Campelo Vitor³

Warley Costa Silva⁴

Gustavo Fernandes Mariano⁵

Kátia Aguiar de Souza Monteiro⁶

Ewelín Nunes Martins⁷

Milene Miranda Praça-Fontes⁸

Elias Terra Werner⁹

DOI: 10.52695/978-65-5456-195-2.4

1 ID: <https://orcid.org/0009-0005-7106-1972>

2 ID: <https://orcid.org/0009-0005-0723-0575>

3 ID: <https://orcid.org/0009-0006-8292-2771>

4 ID: <https://orcid.org/0000-0002-6529-7154>

5 ID: <https://orcid.org/0009-0006-1173-1492>

6 ID: <https://orcid.org/0009-0008-7001-7971>

7 ID: <https://orcid.org/0009-0000-7184-6212>

8 ID: <https://orcid.org/0000-0001-7738-9518>

9 ID: <https://orcid.org/0000-0001-7781-4342>

Introdução

A cultura de tecidos vegetais (CTV) constitui uma das principais ferramentas para a propagação de diferentes espécies arbóreas, em especial as ameaçadas de extinção. A técnica possibilita a produção de mudas em larga escala e o uso direto em programas de conservação *ex situ* dos indivíduos ameaçados, além de ser usada na restauração ecológica de biomas degradados, como, por exemplo, a Mata Atlântica (Rodrigues *et al.*, 2025). No entanto, apesar dos inúmeros avanços obtidos nos últimos anos com espécies arbóreas na cultura *in vitro*, algumas lacunas ainda precisam ser preenchidas, o que limita o sucesso final da técnica (Pessanha *et al.*, 2022; Grzelak; Pacholczak; Nowakowska, 2024).

Dentre as principais técnicas *in vitro* empregadas para a obtenção de novas plantas, destaca-se a micropropagação de brotos via gemas axilares; porém, pouco se sabe sobre as etapas finais de enraizamento e aclimatização desses brotos quando se trata de arbóreas, o que representa um gargalo. Na CTV *in vitro*, as mudas são mantidas em um ambiente sob condições controladas de suprimento hídrico, de micro e macro nutrientes, além da iluminação artificial.

O enraizamento *in vitro* se torna uma dificuldade devido à presença de raízes adventícias pouco desenvolvidas e com baixa funcionalidade, o que compromete diretamente o sucesso da etapa subsequente de aclimatização. Durante essa fase, as mudas propagadas *in vitro* são transferidas de um ambiente altamente controlado para condições mais variáveis, o que exige ajustes fisiológicos complexos, especialmente no controle hídrico, na mudança do metabolismo heterotrófico para autotrófico e no funcionamento adequado do sistema radicular (Hiti-Bandaralage *et al.*, 2022; Grzelak *et al.*, 2024; Muleo *et al.*, 2025).

Adicionalmente, o sucesso da aclimatização pode ser comprometido por alterações anatômicas, como o aparato fotossintético inadequado, paredes pouco lignificadas, tecidos desorganizados com muitos espaços intercelulares e epidermes com baixa deposição de cera epicuticular (Rohr; Iliev; Scaltsoyinnis; Tsoulpha, 2003; Caetano; Guanais; Guerra; Junior, 2021; Hiti-Bandaralage *et al.*, 2022; Grzelak *et al.*, 2024). Portanto, em

muitos casos, a limitação do processo não está associada à multiplicação *in vitro* em si, mas à incapacidade de as plântulas enraizarem e sobreviverem após a transição do ambiente *in vitro* para *ex vitro*.

Diversos protocolos de micropropagação *in vitro* para espécies arbóreas já foram descritos, como para *Cariniana legalis* (Lerin *et al.*, 2021), *Dalbergia nigra* (Pessanha *et al.*, 2022; Carrari-Santos *et al.*, 2024), *Cedrela fissilis* (Dos Reis de Oliveira *et al.*, 2022) e *Gallesia integrifolia* (Rodrigues *et al.*, 2025). Todavia, muitos desses estudos não descrevem de forma detalhada as etapas de enraizamento e aclimatização, o que dificulta a reprodução dos protocolos. Embora Rodrigues *et al.* (2025) e Schueler *et al.* (2026) tenham relatado, com sucesso, o enraizamento e a aclimatização das espécies *Gallesia integrifolia* e *Paubrasilia echinata*, respectivamente, os resultados se mostraram espécie-dependentes, reforçando a necessidade de ajustes específicos conforme a fisiologia e as exigências de cada espécie arbórea estudada.

Ajustes graduais de meio de cultura, umidade, luminosidade e ventilação, bem como o uso de substratos adequado, favorecem o desenvolvimento gradual do metabolismo autotrófico, lignificação das paredes celulares, ativação do aparato fotossintético, bem como a indução de raízes *in vitro* ou *ex vitro*. Esses fatores contribuem para que no momento da aclimatização haja um aumento considerável da taxa de sucesso no estabelecimento de espécies arbóreas quando empregado o uso de um protocolo adequado (Rabaiolli *et al.*, 2017; Zeng; Han; Kang, 2019; Sharma *et al.*, 2023).

Dessa forma, este capítulo parte da premissa de que as etapas da micropropagação, enraizamento e aclimatização representam um dos principais gargalos e, simultaneamente, uma das maiores oportunidades de otimização do cultivo *in vitro* de espécies arbóreas. A compreensão e a correta difusão das técnicas utilizadas são fundamentais para ampliar a aplicabilidade da micropropagação em programas de conservação voltado à restauração de biomas e à produção de mudas em larga escala de espécies arbóreas ameaçadas de extinção.

1. Enraizamento (*in vitro* e/ou *ex vitro*) e aclimatização de espécies arbóreas

A Tabela 1 reúne dados de estudos em CTV com espécies arbóreas, selecionados a partir de buscas bibliográficas realizadas nas bases *Google Acadêmico* e *Portal de Periódicos CAPES*. Foram priorizados trabalhos relacionados à micropropagação *in vitro* de espécies arbóreas com ênfase nas etapas de enraizamento (*in vitro* e *ex vitro*) e aclimatização. A análise comparativa dos estudos apresentados permite distinguir dois principais padrões metodológicos na micropropagação de espécies arbóreas: o enraizamento *in vitro* e o enraizamento *ex vitro*, sendo este último frequentemente associado simultaneamente à etapa de aclimatização.

Tabela 1. Levantamento do tipo e do regulador de crescimento utilizado para o enraizamento e a porcentagem de sucesso na aclimatização de espécies arbóreas micropropagadas *in vitro* (continua)

Espécie	Enraizamento <i>in vitro</i>	Enraizamento <i>ex vitro</i>	Aclimatização (%)	Referência
<i>Tecomella undulata</i>	–	AIB (50, 100, 150, 200, 250 e 300 µM)	33,3–83,3	Varshney e Anis (2012)
<i>Albizia lebbeck</i>	–	AIB (200 µM)	82	Perveen <i>et al.</i> (2013)
<i>Aegiphila verticillata</i>	AIB, AIA, ANA (< 0,4 µM)	–	70	Almeida <i>et al.</i> (2015)
<i>Cariniana legalis</i>	–	AIB (0 e 250 µM)	–	Aragão <i>et al.</i> (2017)
<i>Eucalyptus globulus</i>	AIB (49 µM)	–	–	De Almeida <i>et al.</i> (2020)
<i>Cariniana legalis</i>	AIB (50 e 100 µM)	–	–	Lerin <i>et al.</i> (2021)
<i>Cedrela fissilis</i>	–	AIB (200 µM)	90	Ribeiro <i>et al.</i> (2022)
<i>Dalbergia nigra</i>	–	AIB (0, 100 e 500 µM)	~80	Pessanha <i>et al.</i> (2022)
<i>Handroanthus chrysanthus</i>	AIB (2,45 µM)	–	96	Hector <i>et al.</i> (2024)

Tabela 1. Levantamento do tipo e do regulador de crescimento utilizado para o enraizamento e a porcentagem de sucesso na aclimatização de espécies arbóreas micropropagadas *in vitro* (conclusão)

<i>Aflatunia ulmifolia</i>	AIB (2,45 µM)	–	69,4	Kirillov <i>et al.</i> (2024)
<i>Gallesia integrifolia</i>	–	AIB (0, 50, 100 e 250 µM)	100	Rodrigues <i>et al.</i> (2025)
<i>Toona sinensis</i>	–	ANA, AIB e ABT-1 (49, 98 e 196 µM de AIB; 53,7; 107,4 e 214,8 de ANA)	100	Xu <i>et al.</i> (2025)
<i>Paubrasilia echinata</i>	–	AIB (0, 100, 250 e 500 µM)	50–65	Schueler <i>et al.</i> (2026)

* “–” indica ausência de dados reportados no estudo. AIB = ácido indolbutírico; IAA = ácido indolacético; ANA = ácido naftalenoacético.

Fonte: os autores.

A análise comparativa dos estudos selecionados evidencia diferenças importantes entre as abordagens de enraizamento *in vitro* e *ex vitro* na micropropagação de espécies arbóreas. Do total de 13 trabalhos avaliados, aproximadamente 38,5% adotaram o enraizamento *in vitro*, enquanto 61,5% empregaram o enraizamento *ex vitro*, indicando uma predominância desta última abordagem nos protocolos analisados.

Nos estudos que utilizaram o enraizamento *in vitro*, é possível observar que a indução radicular ocorre ainda sob condições controladas, com posterior transferência das plantas já enraizadas para a aclimatização. Nesses casos, embora a formação de raízes seja frequentemente reportada, muitos trabalhos não apresentam de forma detalhada a funcionalidade dessas estruturas, nem distinguem claramente as taxas de enraizamento das taxas de sobrevivência durante a aclimatização (Aragão *et al.*, 2017; De Almeida *et al.*, 2020; Lerin *et al.*, 2021). Essa limitação dificulta a avaliação

precisa da eficiência dessa abordagem, uma vez que a simples presença de raízes não garante o sucesso na fase *ex vitro*.

Por outro lado, nos estudos que empregaram o enraizamento *ex vitro*, as etapas de enraizamento e aclimatização ocorreram de forma integrada e geralmente por meio da aplicação de auxinas, em especial o AIB, em concentrações relativamente altas, como 100, 200 e 500 μM , na base de brotos e/ou de microestacas, e, em seguida, da transferência dos brotos para substratos sob alta umidade relativa em condições *ex vitro* (Varshney; Anis, 2012; Perveen *et al.*, 2013; Almeida *et al.*, 2015). Essa estratégia tem sido amplamente adotada, pois reduz o tempo de permanência das plantas em condições *in vitro* e, conseqüentemente, diminui os custos operacionais, além de favorecer o desenvolvimento de um sistema radicular mais funcional (Ribeiro *et al.*, 2022; Rodrigues *et al.*, 2025; Schueler *et al.*, 2026; Xu *et al.*, 2025).

As porcentagens de enraizamento reportadas nos trabalhos descritos na tabela são, em sua maioria, superiores a 70%, o que indica a eficácia dos protocolos adotados, principalmente para o enraizamento *ex vitro* associado a aclimatização (Almeida *et al.*, 2015; Hector *et al.*, 2024; Rodrigues *et al.*, 2025). Todavia, nem sempre há uma distinção clara entre a taxa de enraizamento propriamente dita e a sobrevivência subsequente durante a aclimatização (Aragão *et al.*, 2017; Lerin *et al.*, 2021), sendo comum a apresentação apenas do percentual final de plantas enraizadas após determinado período em alguns estudos, o que limita comparações mais precisas entre os protocolos.

No que se refere às metodologias de aclimatização, embora reconhecidas como etapa crítica para o sucesso da micropropagação, observa-se, nos estudos compilados, que essas etapas nem sempre são descritas com o mesmo nível de detalhamento observado para outras etapas da cultura *in vitro*, como a germinação e indução de brotos. Apesar disso, os trabalhos apresentam práticas muito semelhantes, envolvendo a transferência dos brotos micropropagados para substratos compostos por solo, vermiculita ou substratos comerciais previamente umedecidos, associada à manutenção de alta umidade relativa por meio do uso

de bandejas plásticas vedadas com filme de PVC (Almeida *et al.*, 2015; Ribeiro *et al.*, 2022; Rodrigues *et al.*, 2025), o que permite a passagem da luz e a realização da fotossíntese. A redução gradual da umidade por meio da perfuração do plástico filme, remoção parcial e total constitui um procedimento recorrente nesses estudos, a fim de promover a adaptação gradativa das plantas às condições ambientais externas.

Apesar da prática recorrente e semelhante desses procedimentos, diversos estudos apresentam descrições sucintas ou até mesmo nenhuma informação das condições ambientais durante a aclimatização, como intensidade luminosa, temperatura, umidade e duração de cada fase, o que compromete a reprodutibilidade dos protocolos em outros estudos (Varshney; Anis, 2012; Perveen *et al.*, 2013). Em contrapartida, trabalhos mais recentes como os de Rodrigues *et al.* (2025) e Schueler *et al.* (2026) com as espécies de *G. integrifolia* e *P. echinata* descrevem melhor as metodologias aplicadas nos estudos, refletindo um avanço, ainda que modesto, na qualidade das informações disponibilizadas. Dessa forma, esses estudos contribuem para uma melhor compreensão dos procedimentos de aclimatização e tendem a facilitar a adaptação e reprodução dos protocolos em outras espécies arbóreas (Ribeiro *et al.*, 2022; Rodrigues *et al.*, 2025; Xu *et al.*, 2025).

A partir desses dados, e considerando que espécies arbóreas apresentam maior dificuldade de enraizamento em função de seu desenvolvimento perene, torna-se evidente que o sucesso dos protocolos depende de estratégias que envolvam maior controle da exposição aos reguladores de crescimento, particularmente as auxinas (Gonin *et al.*, 2019; Druege *et al.*, 2016; Zhao *et al.*, 2022), associadas a um manejo criterioso da etapa de aclimatização. Portanto, observa-se que protocolos integrados de enraizamento *ex vitro* e aclimatização têm sido frequentemente adotados em estudos com espécies arbóreas, indicando seu potencial como estratégia para conduzir, de forma mais eficiente, as etapas de enraizamento e aclimatização.

2. Limitações funcionais de espécies arbóreas impostas pelo cultivo *in vitro* relevantes para a aclimatização

As dificuldades observadas na aclimatização de espécies arbóreas micropropagadas resultam da interação entre características intrínsecas dessas plantas, como crescimento lento e elevada sensibilidade ao estresse, além das alterações funcionais no metabolismo e na morfologia, que são induzidas pelo cultivo *in vitro* (Hiti-Bandaralage *et al.*, 2022; Grzelak *et al.*, 2024). As condições artificiais impostas pela cultura *in vitro*, como a elevada umidade, baixa ventilação, luminosidade reduzida e disponibilidade contínua de carboidratos, favorecem o crescimento inicial, porém resultam em plantas com limitada capacidade de controle hídrico, sistema radicular pouco funcional e metabolismo predominantemente heterotrófico e, em alguns casos, mixotrófico (Kozai, 1991; Ševčíková *et al.*, 2019; Puzanskiy *et al.*, 2024). Essas limitações comprometem a adaptação às condições *ex vitro* e configuram um dos principais gargalos da micropropagação de espécies arbóreas.

2.1. Limitações anatômicas no controle hídrico

Plantas cultivadas *in vitro* se desenvolvem sob condições de umidade relativa do ar próximas à saturação (100%), o que reduz de forma significativa a necessidade da planta em regular a transpiração. Como consequência, os estômatos frequentemente se apresentam abertos, pouco responsivos e estruturalmente imaturos, resultando em baixa capacidade de fechamento estomático quando as plantas são expostas às variações ambientais após a transferência para condições *ex vitro* (Brainerd; Fuchigami, 1982; Caetano *et al.*, 2021; Hiti-Bandaralage *et al.*, 2022; Grzelak *et al.*, 2024).

Adicionalmente, folhas formadas sob cultivo *in vitro* apresentam baixa deposição de cera epicuticular. A cera epicuticular é a primeira barreira física presente na epiderme que protege a planta contra fatores abióticos, como a perda de água por transpiração em ambientes de baixa umidade relativa do ar (Yang *et al.*, 2023). A baixa deposição da camada de cera aumenta significativamente a perda hídrica das mudas ao longo do processo de aclimatização e após a transferência para o ambiente *ex vitro* (Chirinéa

et al., 2012; Grzelak *et al.*, 2024), contribuindo para o desequilíbrio hídrico e, conseqüentemente, levando a murcha permanente e a redução da sobrevivência das plantas durante essa fase.

2.2. Limitações fisiológicas no controle hídrico

Na fase fotoquímica da fotossíntese, o desenvolvimento dos fotossistemas I e II (FSI e FSII) é frequentemente atrofiado no ambiente *in vitro*. Estudos proteômicos em espécies como *C. legalis* demonstram uma redução significativa na abundância de proteínas essenciais aos tilacóides, como as proteínas intensificadoras da evolução do oxigênio, proteínas de ligação à clorofila *a* e *b* e a subunidades do centro de reação do fotossistema I (Lerin *et al.*, 2020; Zavafer; Moncilla, 2021).

Essa subacumulação sugere que as células do explante podem ou não desenvolver plenamente sua função fotossintética, pois a planta pode priorizar o consumo da energia prontamente disponível no meio de cultura em vez de investir na complexa maquinaria do transporte de elétrons. Além disso, a baixa disponibilidade de oxigênio dentro dos frascos atua como um gargalo para o recebimento do elétron final na cadeia transportadora, enquanto a baixa irradiância limita a excitação inicial dos pigmentos, o que resulta em um aparato fotoquímico inativo ou subdesenvolvido (Kozai, 1991; Lerin *et al.*, 2020; Askari; Aliniaieifard; Visser, 2022).

A combinação de estômatos funcionalmente imaturos e epidermes com baixa deposição de cera epicuticular, associada à limitada capacidade fotossintética das plantas cultivadas *in vitro*, resulta em baixa tolerância à redução da umidade relativa, configurando um dos principais fatores limitantes da aclimatização (Hiti-Bandaralage *et al.*, 2022; Grzelak *et al.*, 2024). Dessa forma, torna-se indispensável a adoção de estratégias de aclimatização progressivas e rigorosamente controladas.

2.3. Enraizamento e funcionalidade radicular na aclimatização

O sistema radicular constitui um dos principais fatores limitantes da aclimatização de plantas micropropagadas, especialmente em espécies

arbóreas. Durante o cultivo *in vitro*, é comum a formação tardia de raízes ou o desenvolvimento de raízes adventícias estruturalmente e funcionalmente imaturas, com baixa lignificação, reduzida ramificação e conexão vascular incompleta com a parte aérea (Rabaiolli *et al.*, 2017; Gonin *et al.*, 2019; Hiti-Bandaralage *et al.*, 2022).

A formação dessas raízes é fortemente influenciada por alterações na regulação hormonal, em especial na sinalização da auxina, que controla a competência celular e a diferenciação dos primórdios radiculares (Lerin *et al.*, 2021). Em espécies lenhosas, desequilíbrios hormonais durante o cultivo *in vitro* comprometem a qualidade anatômica e fisiológica das raízes, resultando em baixa eficiência na absorção de água e nutrientes após a transferência para o substrato e etapa subsequente de aclimatização (Pacurar; Perrone; Bellini, 2014; Druege *et al.*, 2016; Gonin *et al.*, 2019; Zhao *et al.*, 2022).

Essas limitações se tornam críticas durante a aclimatização, uma vez que o aumento da demanda transpiratória da parte aérea, em decorrência do mau funcionamento estomático, não é acompanhado por um suprimento hídrico equivalente pelo sistema radicular. Esse descompasso pode levar ao desequilíbrio hídrico, murcha e elevada mortalidade das mudas ao final do processo de aclimatização. Assim, o sucesso da aclimatização em espécies arbóreas está fortemente associado à funcionalidade do sistema radicular, e não apenas à presença de raízes no momento da transferência (Gonin *et al.*, 2019; Zhao *et al.*, 2022; Hiti-Bandaralage *et al.*, 2022).

3. Estratégias para superar limitações na aclimatização de espécies arbóreas

Avanços recentes sugerem que a eficiência da aclimatização em espécies arbóreas está associada à integração entre enraizamento funcional, preparo fisiológico prévio e manejo ambiental gradual, conforme evidenciado pelos estudos compilados neste levantamento (Ribeiro *et al.*, 2022; Rodrigues *et al.*, 2025; Schueler *et al.*, 2026), bem como por análises fisiológicas que demonstram alterações profundas no controle hídrico e radicular induzidas pelo cultivo *in vitro* (Brainerd; Fuchigami, 1982; Gonin *et al.*, 2019; Hiti-Bandaralage *et al.*, 2022).

Figura 1. Limitações fisiológicas impostas pelo cultivo *in vitro* a espécies arbóreas micropropagadas e das principais ferramentas empregadas para otimizar o enraizamento e a aclimatização



Legenda: HR = umidade relativa do ar.

Fonte: elaborado pelos autores com auxílio de inteligência artificial.

A Figura 1 ilustra, de forma resumida, as principais limitações fisiológicas impostas pelo cultivo *in vitro* de espécies arbóreas, bem como estratégias para superá-las ou minimizar os impactos durante as etapas de enraizamento e aclimatização. Para o aspecto das limitações citadas, destacam-se o controle hídrico, a baixa funcionalidade radicular e a limitada capacidade fotossintética das plantas propagadas nas condições artificiais do ambiente *in vitro*. Em contrapartida, são apresentados os principais ajustes nos protocolos que foram observados em trabalhos recentes, como o controle gradual da umidade, o fortalecimento do sistema radicular funcional, bem como ajustes luminosos e energéticos disponíveis artificialmente.

3.1. Regulação da fonte de carbono e transição metabólica na aclimatização

Ajustes graduais ainda em condições *in vitro* têm sido usados como estratégia eficaz para reduzir o estresse causado nos sistemas fisiológicos

das plantas ao serem transferidas para o ambiente *ex vitro*. Em espécies arbóreas, essas estratégias podem ser consideradas relevantes, uma vez que o cultivo *in vitro* induz um metabolismo predominantemente heterotrófico ou mixotrófico (Ševčíková *et al.*, 2019; Puzanskiy *et al.*, 2024).

Uma das principais abordagens envolve a modificação da suplementação do meio com diferentes concentrações de sacarose, que é a principal fonte de carbono no meio de cultura. A presença de sacarose em concentrações de 15 a 30 g L⁻¹ (Soni *et al.*, 2021; Silva *et al.*, 2020; Reisdörfer-Schorr; Ikeda; De Alcantara, 2023) é o mais comum e descrito nos trabalhos. No levantamento de dados descritos na Tabela 1 com espécies arbóreas micropropagadas *in vitro* e aclimatizadas, em suma, não variaram as concentrações de sacarose, fixando o uso entre 20 e 30 g L⁻¹ no meio.

Em *T. undulata*, o protocolo que utilizou 30 g L⁻¹ de sacarose no meio de cultura *in vitro* em associação com TDZ proporcionou maior regeneração de brotos, e cerca de 80% de sobrevivência durante a aclimatização *ex vitro* (Varshney; Anis, 2012). Em um estudo com *L. divaricata*, brotos micropropagados com diferentes concentrações de sacarose no meio (0, 10, 20 ou 30 g L⁻¹) apresentaram um melhor desempenho durante a aclimatização, com efeitos positivos sobre a sobrevivência, o estabelecimento e a formação de raízes (Da Silva *et al.*, 2020). Esses resultados indicam que a presença da sacarose no meio favorece a adaptação das plantas ao ambiente *ex vitro*, sendo que, mesmo quando sua concentração é reduzida (0 e 10 g L⁻¹), não há comprometimento do desenvolvimento da espécie em estudo (Da Silva *et al.*, 2020). Em um estudo com *T. sinensis*, plantas micropropagadas *in vitro* na concentração de 30 g L⁻¹ de sacarose foram capazes de se estabelecer *ex vitro*, indicando que o aparato fotossintético das plantas estava bem desenvolvido e foi capaz de se adaptar com a transição entre os ambientes (Xu *et al.*, 2025). A suplementação do meio com 30 g de sacarose L⁻¹ no cultivo *in vitro* de *Melaleuca alternifolia* favoreceu a aclimatização dos brotos, com cerca de 100% de plantas aclimatizadas (Maldaner *et al.*, 2007).

De modo geral, sabe-se que altas concentrações de sacarose no meio podem prejudicar o desenvolvimento celular, limitar a absorção de nutrientes pela base dos brotos ou raízes adventícias, além de induzir estresse

osmótico *in vitro*. No entanto, baixas concentrações de sacarose podem promover vitrificação dos explantes/brotos em virtude do aumento da disponibilidade de água gerado pelo potencial osmótico do meio (Bayhan; Yucesan, 2024). Apesar de estudos mostrarem que concentrações mais baixas de sacarose — entre 20 e 30 g L⁻¹ — resultam em melhor qualidade do sistema radicular, maior eficiência no uso da água e maior sobrevivência durante a aclimatização (Hiti-Bandaralage *et al.*, 2020; Bayhan; Yucesan, 2024), pouco se sabe sobre o real efeito da sacarose nos processos fisiológicos de espécies arbóreas propagadas *in vitro*, deixando lacunas a serem preenchidas por novas pesquisas, como, por exemplo, a descoberta dos genes envolvidos na formação de raízes adventícias que são ativados pelos brotos ao serem cultivados em meios contendo diferentes concentrações de sacarose.

3.2. Uso de membranas microporosas na cultura *in vitro* como estratégia para a otimização do microambiente e da aclimatização

A micropropagação *in vitro* é tradicionalmente conduzida em frascos de vidros hermeticamente fechados, nos quais a troca gasosa é limitada ou inexistente. Nesses microambientes, ocorre o acúmulo de etileno e CO₂ e elevada umidade relativa do ar próxima a 100% (Carrari-Santos *et al.*, 2023; Carrari-Santos *et al.*, 2024; Grzelak *et al.*, 2024). Portanto, esse ambiente moldado artificialmente, embora seja favorável ao crescimento inicial de plantas, acaba por induzir grandes alterações fisiológicas, como, por exemplo, a baixa atividade fotossintética, a falta de controle hídrico e, como reflexo do acúmulo do gás etileno, senescência foliar precoce. Esses fatores podem comprometer, a longo prazo, o desempenho das plantas durante a aclimatização (Xiao; Niu; Kozai, 2011).

Como mecanismo para superar essas limitações, o uso de membranas microporosas nas tampas dos frascos tem ganhado destaque como uma maneira eficiente para modificar o microambiente *in vitro*. As membranas promovem a troca gasosa entre o interior do frasco e o ambiente externo, permite a redução da umidade interna, a eliminação do etileno acumulado e a regulação das concentrações de CO₂. Essas modificações deixam os microambientes dos frascos mais próximos daqueles encontrados no

ambiente *ex vitro*, ou levemente similar (da Silva *et al.*, 2022; Rocha *et al.*, 2022; Carrari-Santos *et al.*, 2023).

Alguns estudos, como os realizados por Carrari-Santos *et al.* (2023), demonstraram que as alterações promovidas pelo uso de membranas microporosas no sistema de vedação promovem uma ventilação controlada e, como reflexo, melhoram o desempenho morfofisiológico das plantas. Brotos cultivados sob sistemas com membranas microporosas apresentaram maior alongamento, maior acúmulo de biomassa e menor incidência de senescência foliar. Da mesma forma, um estudo com *Eucalyptus tereticornis* demonstrou que o uso das membranas microporosas resultaram em brotos mais vigorosos e fisiologicamente mais estáveis, o que foi atribuído principalmente à redução dos níveis de etileno e à diminuição da umidade relativa no interior dos frascos (Sha Valli Khan *et al.*, 2002). Em híbridos de *Vitis spp.*, o uso das membranas microporosas reduziram o acúmulo de CO₂ e da umidade interna dos frascos, o que resultou em maiores taxas de sobrevivência após a transferência para o ambiente *ex vitro* das plantas micropropagadas (Da Silva *et al.*, 2022).

Atualmente, existe uma variedade de membranas microporosas disponíveis comercialmente, como MilliSeal®, MilliWrap®, TQPL® e Suncap®. Entretanto, a incorporação desses acessórios aos protocolos de cultivo *in vitro* ainda representa um aumento considerável nos custos experimentais, o que tem limitado sua ampla adoção entre os pesquisadores. Além disso, o número de pesquisas que envolvem espécies arbóreas micropropagadas *in vitro* sob sistemas de vedação com membranas permanece relativamente reduzido. Portanto, a ampliação de novas pesquisas que explorem o uso tecnológico das membranas, especialmente em espécies arbóreas, é fundamental para inteirar as lacunas existentes, validar os reais efeitos em diferentes espécies e consolidar protocolos mais eficientes e viáveis.

3.3. Estratégias de controle da umidade do ar na aclimatização de espécies arbóreas

O controle da umidade é crucial para o sucesso da aclimatização de plantas arbóreas micropropagadas. Os brotos micropropagados *in vitro*

normalmente não apresentam raízes e, mesmo quando presentes, as raízes adventícias formadas *in vitro* apresentam baixa funcionalidade. Isso eleva ainda mais a criticidade do controle da umidade ao longo do processo de aclimatização, devido à limitada capacidade da planta de absorção de água do solo (Druege *et al.*, 2016; Gonin *et al.*, 2019; Zhao *et al.*, 2022). Além desse fator, as folhas possuem estômatos imaturos e baixa deposição de cera epicuticular e, assim que inseridas em um ambiente *ex vitro* sem a devida aclimatização, podem morrer em questão de poucos dias devido à perda excessiva de água para o ambiente externo.

As literaturas citadas na Tabela 1 não diferem em grandes aspectos nas metodologias de aclimatização. No geral, os brotos recebem pulsos de auxinas na base, passam para substratos umedecidos e os mantêm em bandejas plásticas tampadas com plástico-filme por alguns dias, em alguns casos, 1 mês, e depois, aos poucos, vão perfurando o plástico para que a umidade interna da bandeja ajuste lentamente e regule com o ambiente externo. Em seguida, esse plástico é retirado e as plantas são transferidas para estufas de vegetação (Rodrigues *et al.*, 2025; Schueler *et al.*, 2026). Essa metodologia de aclimatização é a mais usual; no entanto, cabe ao pesquisador adequar pequenas etapas desse processo de acordo com a espécie em estudo. Um simples ajuste no substrato, ou até mesmo no tempo em que a bandeja permanecerá 100% vedada, poderá garantir o sucesso da aclimatização.

Outra estratégia eficaz para superar as dificuldades de adaptação das plantas ao ambiente *ex vitro* é o uso de câmaras de nebulização, que atuam como um sistema de transição gradual (“desmame”) entre condições de elevada umidade e ambientes com menor umidade relativa do ar. Nesse contexto, dos Santos Bergamin *et al.* (2025) demonstraram que a utilização de uma câmara de nebulização automática durante a aclimatização de *Peperomia stroemfeltii* foi altamente eficiente. Na primeira semana, a nebulização diária manteve a umidade relativa do ar em torno de 90% e, ao longo do processo, a frequência de nebulização foi reduzida progressivamente até a completa retirada do sistema. Esse manejo gradual resultou em 100% de aclimatização e sobrevivência das plantas ao

final do protocolo, evidenciando o potencial da nebulização como ferramenta para minimizar o estresse hídrico durante a aclimatização.

Apesar dos resultados promissores demonstrados por dos Santos Bergamin *et al.* (2025), o método foi testado com uma espécie herbácea ornamental. Pouco se sabe sobre estudos que exploram essa estratégia em espécies arbóreas micropropagadas *in vitro*, tornando evidente a necessidade imediata de novas investigações que avaliem sua eficiência, viabilidade e adaptação a diferentes espécies arbóreas.

4. Considerações finais e perspectivas futuras

Os estudos apresentados ao longo deste capítulo evidenciaram que a micropropagação de espécies arbóreas está muito bem descrita. No entanto, o sucesso final da aclimatização depende dos processos de enraizamento e, sobretudo, da aclimatização das plantas, que é o gargalo da micropropagação *in vitro*. As limitações fisiológicas das plantas impostas pelo cultivo *in vitro*, como, por exemplo, controle hídrico ineficiente, sistema radicular pouco funcional e metabolismo predominantemente heterotrófico, formam os principais desafios para aclimatizar plantas e são responsáveis pela taxa elevada de mortalidade após a transferência para condições *ex vitro*, caso não sejam ajustadas.

A partir dos dados apresentados nos diferentes artigos com espécies arbóreas, o fato das plantas micropropagadas possuírem raízes adventícias não garante a sobrevivência ao longo da aclimatização. É imprescindível que a formação do sistema radicular seja funcional, com adequada lignificação e conexão vascular com a parte aérea. Nesse contexto, observamos que os protocolos que integraram o enraizamento *ex vitro* à aclimatização se mostram pertinentemente mais promissores, com altas taxas de sucesso, além de reduzirem custos e tempo de cultivo.

Adicionalmente, as estratégias adotadas de pré-aclimatização *in vitro*, como a diminuição gradual da sacarose, o aumento da ventilação dos recipientes em virtude do uso de membranas microporosas, e até mesmo ajustes da irradiância luminosa, contribuem de forma significativa para a transição do metabolismo das plantas de heterotróficas para autotróficas.

Apesar dos poucos estudos que relatam o controle da umidade relativa ao longo da aclimatização através do uso de câmeras de nebulização, é evidente que esse protocolo minimiza o estresse hídrico inicial quando as plantas são inseridas em substratos para aclimatização, tendo em vista que a umidade é diminuída gradativamente, o que possibilita a adaptação das raízes e do aparato fotossintético para a fixação do CO₂.

Em um contexto geral, os estudos que foram analisados reforçam que a aclimatização deve ser compreendida como um processo contínuo, que inclui multifatores e é espécie-dependente. Ela requer ajustes fisiológicos, anatômicos e bioquímicos de forma coordenada para evitar prejuízos permanentes às plantas, o que pode acarretar a morte ao serem transferidas para ambientes externos. Apesar das informações contidas nos trabalhos, o detalhamento metodológico dessas etapas, tão críticas para o sucesso da aclimatização, continuam limitadas para a maioria das espécies arbóreas, o que representa um desafio a ser vencido por muitos pesquisadores. No entanto, o que foi mostrado evidencia que as dificuldades estão sendo vencidas, e que, com pequenos ajustes, podem ser soluções práticas e eficazes com novas espécies.

Dessa forma, o aperfeiçoamento dos protocolos de enraizamento e aclimatização, fundamentado na compreensão dos mecanismos fisiológicos envolvidos, é essencial para superar os principais gargalos da micropropagação *in vitro* de espécies arbóreas. Esse avanço é determinante para assegurar a viabilidade técnica, biológica e ecológica dessa ferramenta no longo prazo, ampliando seu potencial de aplicação. Assim, a micropropagação pode ser incorporada de forma estratégica na propagação de espécies arbóreas, principalmente as ameaçadas de extinção, viabilizando sua introdução em programas de reflorestamento de áreas degradadas e conservação *ex situ*.

5. referências

ALMEIDA, L. M. S. D. *et al.* Micropropagation and acclimatization of *Aegiphila verticillata* Vell.: an endangered woody species. **Revista Árvore**, [S. l.], v. 39, p. 305–314, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1590/O100-67622015000200010>. Acesso em: 06 fev. 2026.

ARAGÃO, V. P. M. *et al.* Micropropagation of *Cariniana legalis* (Martius) O. Kuntze, an endangered hardwood tree from the Brazilian Atlantic Forest. **Plant Cell Culture & Micropropagation**, [S. l.], v. 13, n. 2, p. 41–50, 2017. Disponível em: <http://177.105.2.193/index.php/plantcellculturemicropropagation/article/view/116>. Acesso em: 06 fev. 2026.

ASKARI, N.; ALINIAEIFARD, S.; VISSER, R. G. F. Low CO₂ levels are detrimental for *in vitro* plantlets through disturbance of photosynthetic functionality and accumulation of reactive oxygen species. **Horticulturae**, [S. l.], v. 8, n. 44, p. 1–10, 2022. DOI: <https://doi.org/10.3390/horticulturae8010044>. Acesso em: 07 fev. 2026.

BAYHAN, N.; YÜCESAN, B. The impact of sucrose and 6-benzylaminopurine on shoot propagation and vitrification in *Aronia melanocarpa* (black chokeberry). **Plant Cell, Tissue and Organ Culture**, [S. l.], v. 156, n. 2, p. 55, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11240-023-02652-x>. Acesso em: 03 fev. 2026.

BRAINERD, K. E.; FUCHIGAMI, L. H. Stomatal functioning of *in vitro* and greenhouse apple leaves in darkness, mannitol, ABA, and CO₂. **Journal of experimental botany**, [S. l.], v. 33, n. 3, p. 388–392, 1982. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/33.3.388>. Acesso em: 03 de fevereiro de 2026.

CAETANO, A. P.; GUANAIS, D. D. S.; GUERRA, M. P.; JUNIOR P. C. P. F. Leaf anatomy plasticity of *Acca sellowiana* (O. Berg) Burret *in vitro* cultured in natural ventilation system and ex vitro acclimatized. **Plant Cell Culture & Micropropagation**, [S. l.], v. 17, p. 17: e173–17: e173, 2021. DOI: <https://doi.org/10.46526/pccm.2021.v17.173>. Acesso em: 06 fev. 2026.

CARRARI-SANTOS, R. *et al.* Microporous membrane and culture medium affect *in vitro* seedling development of *Dalbergia nigra* (Vell.) Ex Benth.(Fabaceae) by modulation of the protein profile and accumulation of ethylene and CO₂. **Plant Cell, Tissue and Organ Culture**, [S. l.], v. 153, n. 3, p. 559–576, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11240-023-02492-9>. Acesso em: 06 fev. 2026.

CARRARI-SANTOS, R. *et al.* Enhancing *in vitro* growth and development of *Dalbergia nigra* shoots using microporous membranes: impacts on gas exchange, protein profile, ethylene, and polyamine levels. **Plant Cell, Tissue and Organ Culture**, [S. l.], v. 158, n. 2, p. 34, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11240-024-02828-z>. Acesso em: 10 fev. 2026.

CHIRINÉA, C. F. *et al.* Acclimatization and leaf anatomy of micropropagated fig plantlets. **Revista Brasileira de Fruticultura**, [S. l.], v. 34, p. 1180–1188, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0100-29452012000400027>. Acesso em: 06 fev. 2026.

DA SILVA, K. B. *et al.* Sucrose and substrates on the acclimatization of micro-propagated *Luehea divaricata* plants. **Floresta e Ambiente**, [S. l.], v. 27, n. 1, p. 0-0, 2020. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/2179-8087.117017FLORAM>. Acesso em: 03 fev. 2026.

DA SILVA, L. M. *et al.* Micropropagation of interspecific hybrids of *Vitis spp.* in microenvironments with different gas exchanges. **Scientia Horticulturae**, [S. l.], v. 305, p. 111413, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2022.111413>. Acesso em: 06 fev. 2026.

DE ALMEIDA, M. R. *et al.* Proteomic profiles during adventitious rooting of *Eucalyptus species* relevant to the cellulose industry. **New Forests**, [S. l.], v. 51, n. 2, p. 213-241, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11056-019-09728-7>. Acesso em: 06 fev. 2026.

DE OLIVEIRA, L. S. *et al.* Micropropagation and *in vitro* rejuvenation of *Eucalyptus cloeziana* F. Muell. 3 **Biotech**, [S. l.], v. 14, n. 12, p. 292, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13205-024-04131-2>. Acesso em: 10 fev. 2026.

DOS REIS DE OLIVEIRA, T. *et al.* Long-term subculture affects rooting competence via changes in the hormones and protein profiles in *Cedrela fissilis* Vell. (Meliaceae) shoots. **Plant Cell, Tissue and Organ Culture**, [S. l.], v. 148, n. 1, p. 137-153, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11240-021-02172-6>. Acesso em: 10 fev. 2026.

DOS SANTOS BERGAMIN, A. *et al.* *In vitro* propagation and genetic analysis of *Peperomia stroemfeltii*: insights for large-scale cultivation of an endemic Atlantic forest species. **Plant Cell, Tissue and Organ Culture**, [S. l.], v. 162, n. 2, p. 36, 2025. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11240-025-03136-w>. Acesso em: 01 fev. 2026.

DRUEGE, U.; FRANKEN, P.; HAJIREZAEI, M. R. Plant hormone homeostasis, signaling, and function during adventitious root formation in cuttings. **Frontiers in Plant Science**, [S. l.], v. 7, n. 381, 2016. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00381>. Acesso em: 15 fev. 2026.

GRZELAK, M.; PACHOLCZAK, A.; NOWAKOWSKA, K. Challenges and insights in the acclimatization step of micropropagated woody plants. **Plant Cell, Tissue and Organ Culture**, [S. l.], v. 159, n. 3, p. 72, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11240-024-02923-1>. Acesso em: 06 fev. 2026.

GONIN, M. *et al.* What makes adventitious roots? **Plants**, [S. l.], v. 8, n. 7, 2019. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants8070240>. Acesso em: 13 fev. 2026.

HITI-BANDARALAGE, J.; HAYWARD, A.; MITTER, N. Structural disparity of Avo-cado rootstocks *in vitro* for rooting and acclimation success. **International Journal of Plant Biology**, [S. l.], v. 13, n. 4, p. 426–442, 2022. DOI: <https://doi.org/10.3390/ijpb13040035>. Acesso em: 03 fev. 2026.

Hazarika, B. N.; Teixeira Da Silva, J. A.; Talukdar, A. Effective acclimatization of *in vitro* cultured plants: methods, physiology and genetics. **Floriculture, ornamental and plant biotechnology**, [S. l.], v. 2, p. 427–438, 2006. Disponível em: https://www.academia.edu/110968252/Effective_Acclimatization_of_in_Vitro_Cultured_Plants_Methods_Physiology_and_Genetics. Acesso em: 10 fev. 2026.

HECTOR, E. *et al.* Development of a protocol for the micropropagation of two forest species threatened with extinction in Ecuador. **Plant Cell, Tissue and Organ Culture**, [S. l.], v. 159, n. 1, p. 2, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11240-024-02864-9>. Acesso em: 09 fev. 2026.

KIRILLOV, V. *et al.* An efficient micropropagation protocol for an endangered tree species *Aflatunia ulmifolia* (Franch.) Vassilcz. **In Vitro Cellular & Developmental Biology Plant**, [S. l.], v. 60, n. 1, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11627-023-10392-y>. Acesso em: 03 fev. 2026.

KOZAI, T. Photoautotrophic micropropagation. **In Vitro Cellular & Developmental Biology – Plant**, [S. l.], v. 27, p. 47–51, 1991. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF02632127>. Acesso em: 14 fev. 2026.

LERIN, J. *et al.* Histomorphology and proteomics during rooting of *in vitro* shoots in *Cariniana legalis* (Lecythidaceae), a difficult-to-root endangered species from the Brazilian Atlantic Forest. **Plant Cell, Tissue and Organ Culture**, [S. l.], v. 144, n. 2, p. 325–344, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11240-020-01955-7>. Acesso em: 03 fev. 2026.

MALDANER, J. *et al.* Crescimento de plântulas de *Pfaffia glomerata* (Spreng.) Pedersen cultivadas *in vitro* sob dois níveis de nitrogênio e sacarose, durante seis subculturas sucessivas e aclimatização. **Ciência Rural**, [S. l.], v. 37, p. 133–140, 2007. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0103-84782007000100021>. Acesso em: 06 fev. 2026.

MULEO, R. *et al.* Effects of light on adventitious rooting *in vitro*. **Agronomy**, [S. l.], v. 15, n. 2597, p. 1–19, 2025. DOI: <https://doi.org/10.3390/agronomy15112597>. Acesso em: 06 fev. 2026.

PACURAR, D. I.; PERRONE, I.; BELLINI, C. Auxin is a central player in the hormone cross-talks that control adventitious rooting. **Physiologia plantarum**, [S. l.], v. 151, n. 1, p. 83–96, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1111/ppl.12171>. Acesso em: 06 fev. 2026.

PERVEEN, S.; ANIS, M.; AREF, I. M. *In vitro* plant regeneration of *Albizia lebbeck* (L.) from seed explants. **Forest Systems**, [S. l.], v. 22, n. 2, p. 241–248, 2013. DOI: <https://doi.org/10.5424/fs/2013222-03261>. Acesso em: 05 fev. 2026.

PESSANHA, L. D. S. *et al.* Benzyladenine affects polyamine contents and proteomic profiles during *in vitro* shoot development and *ex vitro* rooting in *Dalbergia nigra* (Vell.) Allemão ex Benth.(Fabaceae). **Plant Cell, Tissue and Organ Culture**, [S. l.], v. 151, n. 1, p. 75–92, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11240-022-02332-2>. Acesso em: 05 fev. 2026.

PUZANSKIY, R. K. *et al.* Plant heterotrophic cultures: no food, no growth. **Plants**, [S. l.], v. 13, n. 2, p. 277, 2024. DOI: <https://doi.org/10.3390/plantas13020277>. Acesso em: 05 fev. 2026.

RABAIOLLI, S. M. D. S. *et al.* Agar does not affect *in vitro* rhizogenesis and *ex vitro* acclimatization of *Handroanthus chrysotrichus*. **Cerne**, [S. l.], v. 23, n. 2, p. 185–192, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1590/O1047760201723022289>. Acesso em: 04 fev. 2026.

REISDÖRFER-SCHORR, M.; IKEDA, AC.; DE ALCANTARA, G. B. Influence of sucrose and medium consistency on *in vitro* multiplication and photosynthetic pigment profile of *Eucalyptus saligna*. **Bosque**, [S. l.], v. 44, n. 3, p. 573–580, 2023. DOI: <https://doi.org/10.4067/S0717-92002023000300573Inf>. Acesso em: 04 fev. 2026.

RIBEIRO, Y. R. D. S. *et al.* Involvement of differentially accumulated proteins and endogenous auxin in adventitious root formation in micropropagated shoot cuttings of *Cedrela fissilis* Vellozo (Meliaceae). **Plant Cell, Tissue and Organ Culture**, [S. l.], v. 148, n. 1, p. 119–135, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11240-021-02171-7>. Acesso em: 15 fev. 2026.

RODRIGUES, M. S. *et al.* *In vitro* germination and micropropagation of *Gallesia integrifolia* (Spreng.) Harms (Phytolaccaceae): effects of 6-benzyladenine on shoot development and polyamine metabolism. **Plant Cell, Tissue and Organ Culture**, [S. l.], v. 163, n. 1, p. 3, 2025. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11240-025-03222-z>. Acesso em: 10 de

ROHR, R.; ILIEV, I.; SCALTSOYINNES, A.; TSOLUPHA, P. Acclimatization of micropropagated forest trees. **Acta Horti**, [S. l.], v. 616, p. 59–69, 2003. DOI: <https://doi.org/10.17660/ActaHorti.2003.616.3>. Acesso em: 10 fev. 2026.

SCHUELER, J.O. *et al.* Light spectrum and explant type drive hormonal and proteomic reprogramming in micropropagation of the endangered *Paubrasilia echinata*. **Plant Cell, Tissue and Organ Culture**, [S. l.], v. 164, n. 2, p. 49, 2026. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11240-026-03347-9>. Acesso em: 10 fev. 2026.

ŠEVČÍKOVÁ, H. *et al.* Mixotrophic *in vitro* cultivations: the way to go astray in plant physiology. **Physiologia plantarum**, [S. l.], v. 167, n. 3, p. 365–377, 2029. DOI: <https://doi.org/10.1111/ppl.12893>. Acesso em: 06 fev. 2026.

SHARMA, N. *et al.* Strategies for successful acclimatization and hardening of *in vitro* regenerated plants: Challenges and innovations in micropropagation techniques. **Plant Science Today**, [S. l.], v. 01, 2023. DOI: <https://doi.org/10.14719/pst.2376>. Acesso em: 04 fev. 2026.

SHA VALLI KHAN, O. S. *et al.* Growth and net photosynthetic rates of *Eucalyptus tereticornis* Smith under photomixotrophic and various photoautotrophic micropropagation conditions. **Plant Cell, Tissue and Organ Culture**, [S. l.], v. 71, p. 141–146, 2002. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1019935208418>. Acesso em: 03 de fevereiro de 2026.

SILVA, K. B. D. *et al.* Sucrose and substrates on the acclimatization of micropropagated *Luehea divaricata* plants. **Floresta e Ambiente**, [S. l.], v. 27, p. e20171170, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1590/2179-8087.117017>. Acesso em: 10 fev. 2026.

SONI, V. *et al.* *In vitro* propagation and analysis of mixotrophic potential to improve survival rate of *Dolichandra unguis-cati* under *ex vitro* conditions. **Heliyon**, [S. l.], v. 7, n. 2, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2021.e06101>. Acesso em: 10 fev. 2026.

VARSHNEY, A.; ANIS, M. Improvement of shoot morphogenesis *in vitro* and assessment of changes of the activity of antioxidant enzymes during acclimation of micropropagated plants of *Desert Teak*. **Acta Physiologiae Plantarum**, [S. l.], v. 34, n. 3, p. 859–867, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11738-011-0883-9>. Acesso em: 15 fev. 2026.

ZAVAFER, A.; MANCILLA, C. Concepts of photochemical damage of Photosystem II and the role of excessive excitation. **Journal of Photochemistry and Photobiology C: Photochemistry Reviews**, [S. l.], v. 47, p. 100421, 2021. DOI: [10.1016/j.jphotochemrev.2021.100421](https://doi.org/10.1016/j.jphotochemrev.2021.100421). Acesso em: 10 fev. 2026.

ZENG, Q.; HAN, Z.; KANG, X. Adventitious shoot regeneration from leaf, petiole and root explants in triploid (*Populus alba* × *P. glandulosa*) × *P. tomentosa*. **Plant Cell, Tissue and Organ Culture**, [S. l.], v. 138, n. 1, p. 121–130, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11240-019-01608-4>. Acesso em: 06 fev. 2026.

ZHAN, J.; RONG, J.; WANG, Q. Mixotrophic cultivation, a preferable microalgae cultivation mode for biomass/bioenergy production, and bioremediation, advances and prospect. **International journal of hydrogen energy**, [S. l.], v. 42, n. 12, p. 8505–8517, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ijhydene.2016.12.021>. Acesso em: 08 fev. 2026.

ZHAO, Y. et al. Exogenous hormones supplementation improve adventitious root formation in woody plants. **Frontiers in Bioengineering and Biotechnology**, [S. l.], v. 10, p. 1009531, 2022. DOI: <http://orcid.org/0000-0002-8397-5078>. Acesso em: 04 fev. 2026.

YANG, M. et al. Role of epicuticular wax involved in quality maintenance of table grapes: Evidence from transcriptomic data. **Postharvest Biology and Technology**, [S. l.], v. 196, p. 112155, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2022.112155>. Acesso em: 10 fev. 2026.

XIAO, Y.; NIU, G.; KOZAI, T. Development and application of photoautotrophic micropropagation plant system. **Plant Cell, Tissue and Organ Culture**, [S. l.], v. 105, n. 2, p. 149–158, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11240-010-9863-9>. Acesso em: 04 fev. 2026.

XU, M. et al. Ex vitro adventitious root induction and physio-biochemical changes during adventitious root formation in early-sprouted *Toona sinensis*. **Plant Cell, Tissue and Organ Culture**, [S. l.], v. 163, n. 3, p. 115, 2025. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11240-025-03312-y>. Acesso em: 06 fev. 2026.

CAPÍTULO V.

Ecofisiologia de plantas tropicais sob extremos climáticos: síntese teórica e tendências científicas recentes

Maria Cecília Zorzanelli¹

João Pedro Zanardo de Andrade²

Bárbara de Oliveira Ramaldes³

João Gabriel Augusto Rodrigues⁴

Monique Cardoso Fernandes⁵

Geraldo Rogério Faustini Cuzzuol⁶

DOI: 10.52695/978-65-5456-195-2.5

1 ID: <https://orcid.org/0009-0004-1010-9103>

2 ID: <https://orcid.org/0000-0003-3829-4625>

3 ID: <https://orcid.org/0000-0003-0333-093X>

4 ID: <https://orcid.org/0009-0007-1893-525X>

5 ID: <https://orcid.org/0009-0000-6311-8602>

6 ID: <https://orcid.org/0000-0002-2055-492X>

Introdução

As florestas tropicais desempenham papel central nos ciclos globais de carbono e da água, sustentando elevada biodiversidade e regulando processos climáticos em múltiplas escalas (Bonan, 2008; Pan *et al.*, 2011; Malhi *et al.*, 2014). Contudo, evidências recentes indicam que esses ecossistemas têm sido crescentemente expostos a eventos climáticos extremos, como secas severas, ondas de calor e alterações no regime de precipitação, frequentemente associados à intensificação de eventos como o *El Niño*, combinados ao aquecimento de longo prazo (Rifai; Li; Malhi, 2019; O’Gorman, 2015). Esses extremos, que vão além de mudanças graduais nas médias climáticas, têm desencadeado respostas ecológicas profundas nas florestas tropicais, incluindo alterações na mortalidade arbórea, na estrutura e composição das comunidades, na ciclagem de nutrientes e no funcionamento hidrológico, com implicações diretas para a estabilidade e a resiliência desses ecossistemas (Allen *et al.*, 2015; Smith, 2011).

Nas últimas décadas, avanços significativos foram alcançados na compreensão dos mecanismos ecofisiológicos envolvidos nas respostas das plantas ao estresse climático. Estudos têm destacado o papel da vulnerabilidade hidráulica do xilema e da falha hidráulica na mortalidade induzida por seca (Bittencourt *et al.*, 2020; Mantova; Herbette; Cochard; Torres-Ruiz, 2022), bem como a regulação estomática sob elevado déficit de pressão de vapor e suas consequências para a assimilação de carbono e o balanço hídrico (Grossiord *et al.*, 2020). Paralelamente, o papel dos carboidratos não estruturais tem sido discutido como mecanismo complementar na manutenção metabólica e na recuperação pós-estresse, especialmente no contexto do debate entre falha hidráulica e privação de carbono (Hartmann, 2011; Sevanto *et al.*, 2014; Tomasella *et al.*, 2019).

Apesar desses avanços, evidências crescentes indicam que os impactos de eventos climáticos extremos não se restringem ao período imediato do estresse, mas podem persistir ao longo do tempo por meio dos chamados *efeitos de legado*. Esses efeitos referem-se a alterações duradouras no funcionamento fisiológico das plantas — como reduções persistentes na condutância estomática, na eficiência fotossintética, na integridade hi-

dráulica e na dinâmica dos carboidratos não estruturais —, que se mantêm mesmo após o retorno de condições ambientais favoráveis, influenciando a vulnerabilidade a eventos subsequentes e a trajetória de recuperação dos ecossistemas (Reyer *et al.*, 2013; Kannenberg *et al.*, 2019). No entanto, a compreensão desses efeitos ainda permanece fragmentada entre abordagens disciplinares e fortemente baseada em estudos fora dos trópicos ou que negligenciam ecossistemas tropicais costeiros, dificultando uma visão integrada das respostas ecofisiológicas de plantas tropicais a extremos climáticos (De Boeck *et al.*, 2018; Smith, 2011).

Diante desse cenário, torna-se necessária uma síntese atualizada que integre os principais mecanismos ecofisiológicos associados à tolerância, resistência e resiliência de plantas tropicais sob extremos climáticos. Assim, o objetivo deste capítulo é reunir e discutir criticamente os avanços recentes sobre respostas hidráulicas, estomáticas, fotossintéticas, anatômicas e relacionadas aos carboidratos não estruturais, complementando essa síntese teórica com um panorama das tendências científicas atuais, obtido por meio de uma análise bibliométrica exploratória.

Material e Métodos

Procedimento de revisão

A revisão da literatura foi conduzida a partir de buscas sistemáticas na base *Web of Science*, considerando artigos de pesquisa e revisões publicados entre 2000 e 2025. Foram utilizadas combinações de palavras-chave relacionadas a florestas tropicais, extremos climáticos e ecofisiologia vegetal, incluindo os termos *tropical forest*, *drought*, *heatwave*, *climate extreme*, *hydraulic failure* e *ecophysiology*. Foram incluídos estudos que abordaram respostas ecofisiológicas de plantas tropicais a eventos climáticos extremos, com foco em mecanismos funcionais associados ao estresse hídrico e térmico, tais como hidráulica do xilema, regulação estomática, fotossíntese, anatomia funcional e carboidratos não estruturais.

Análise bibliométrica

A análise bibliométrica teve caráter exploratório e ilustrativo, sendo empregada como ferramenta de apoio à contextualização das tendências recentes da produção científica sobre a ecofisiologia de ecossistemas tropicais costeiros. As redes de coocorrência de termos foram geradas no *software VOSviewer*, a partir de palavras-chave extraídas dos títulos e resumos dos artigos selecionados, conforme abordagens consolidadas na literatura bibliométrica (Sousa *et al.*, 2024; Cui *et al.*, 2022). Essa análise foi utilizada exclusivamente para identificar padrões temáticos gerais e lacunas de pesquisa.

Resultados e discussão

Diversos mecanismos atuam de forma integrada na determinação da tolerância, resistência e resiliência das plantas sob condições de seca e de calor extremos. Esses mecanismos incluem processos hidráulicos, estomáticos, fotossintéticos, anatômicos e metabólicos. Antes de discuti-los individualmente, é importante compreender de forma sintetizada os principais efeitos fisiológicos e evidências em plantas tropicais (Tabela 1).

Tabela 1. Síntese dos principais mecanismos ecofisiológicos envolvidos nas respostas de plantas tropicais a eventos climáticos extremos, destacando os efeitos fisiológicos associados e as principais evidências disponíveis para espécies tropicais (continua)

Mecanismo	Efeito fisiológico	Evidência em plantas tropicais
Vulnerabilidade hidráulica do xilema	Perda de condutividade hidráulica, formação de embolia e limitação do transporte de água sob seca e calor extremos.	Espécies tropicais apresentam variação interespecífica na resistência à embolia, associada à distribuição ao longo de gradientes hidrotopográficos e à mortalidade induzida por seca (Bittencourt <i>et al.</i> , 2020; Oliveira <i>et al.</i> , 2019).
Regulação estomática	Redução da condutância estomática sob alto déficit de pressão de vapor, limitando transpiração e assimilação de carbono.	A elevação do DPV reduz a fotossíntese e altera o balanço hídrico em árvores tropicais, com efeitos amplificados sob ondas de calor (Grossiord <i>et al.</i> , 2020; Teskey <i>et al.</i> , 2015).

Tabela 1. Síntese dos principais mecanismos ecofisiológicos envolvidos nas respostas de plantas tropicais a eventos climáticos extremos, destacando os efeitos fisiológicos associados e as principais evidências disponíveis para espécies tropicais (conclusão)

Limitações fotossintéticas	Redução da assimilação líquida de carbono e eficiência fotoquímica sob estresse hídrico e térmico.	Secas prolongadas e calor extremo aumentam limitações estomáticas e não estomáticas da fotossíntese em espécies tropicais, afetando produtividade e sobrevivência (Docherty <i>et al.</i> , 2023; Trueba <i>et al.</i> , 2019).
Traços anatômicos e estruturais	Ajustes na densidade da madeira, arquitetura do xilema e traços foliares, influenciando segurança hidráulica e resistência ao estresse.	Espécies tropicais de ambientes mais secos tendem a apresentar madeira mais densa e xilema estruturalmente reforçado, associados à maior tolerância à seca (Greenwood <i>et al.</i> , 2017; Lourenço Jr. <i>et al.</i> , 2022).
Carboidratos não estruturais (CNE)	Suporte à manutenção respiratória, osmorregulação e recuperação pós-estresse.	CNE atuam como mecanismo complementar, contribuindo para a manutenção metabólica e para a recuperação hidráulica após seca, especialmente em fases pós-extremo (Sevanto <i>et al.</i> , 2014; Tomasella <i>et al.</i> , 2019; O'Brien <i>et al.</i> , 2014)

Fonte: os autores.

Respostas hidráulicas sob seca e ondas de calor

A falha hidráulica tem emergido como um dos mecanismos centrais associados à mortalidade arbórea em florestas tropicais submetidas a eventos extremos de seca, especialmente quando esses eventos ocorrem de forma abrupta ou recorrente (Choat *et al.*, 2018). A redução da disponibilidade hídrica do solo intensifica o gradiente de potencial hídrico ao longo do contínuo solo–planta–atmosfera, aumentando a tensão na coluna de água do xilema e favorecendo a formação de embolias gasosas (Choat *et al.*, 2018; Mantova *et al.*, 2022). A consequente perda de condutividade hidráulica limita o transporte de água para a copa, comprometendo simultaneamente a transpiração, a fotossíntese e a capacidade de resfriamento evaporativo dos tecidos vegetais (Nolan *et al.*, 2021; Li *et al.*,

2022). Diferentemente de estresses moderados, eventos extremos podem levar à ultrapassagem rápida de limiares hidráulicos críticos, reduzindo drasticamente a margem de segurança hidráulica das plantas tropicais e culminando em colapso funcional irreversível que pode levar à morte (Bittencourt *et al.*, 2020; Oliveira *et al.*, 2019).

Estudos conduzidos em florestas tropicais ao longo de gradientes ambientais demonstram ampla variação interespecífica na vulnerabilidade à embolia, refletindo estratégias hidráulicas contrastantes associadas à ocupação de nichos edáficos e climáticos distintos (Oliveira *et al.*, 2019; Lourenço Jr. *et al.*, 2022). Espécies dominantes em ambientes com restrição hídrica tendem a apresentar maior resistência à perda de condutividade hidráulica, expressa por valores mais negativos de P50 — potencial hídrico no qual ocorre a perda de 50% da condutividade hidráulica do xilema — e por maiores margens de segurança hidráulica (Lourenço Jr. *et al.*, 2022; Oliveira *et al.*, 2019). Em contraste, espécies típicas de ambientes mais úmidos frequentemente exibem maior eficiência hidráulica, com maiores taxas potenciais de transporte de água, porém menor tolerância a déficits hídricos severos (Bittencourt *et al.*, 2020; Greenwood *et al.*, 2017). Esses padrões indicam que secas extremas atuam como filtros funcionais, promovendo mortalidade seletiva e favorecendo espécies com estratégias hidráulicas mais conservativas, com implicações diretas para a composição funcional e a estrutura das comunidades tropicais (Bittencourt *et al.*, 2020; Oliveira *et al.*, 2019; Lourenço Jr. *et al.*, 2022).

A intensificação de ondas de calor concomitantes à seca tende a tornar essas respostas hidráulicas mais evidentes. O aumento da temperatura atmosférica eleva o déficit de pressão de vapor (DPV), intensificando a demanda evaporativa e acelerando a desidratação dos tecidos vegetais, mesmo quando a umidade do solo ainda não atingiu níveis críticos (Grossiord *et al.*, 2020; Waite *et al.*, 2023). Esse estresse atmosférico adicional pode antecipar o fechamento estomático, elevar a tensão no xilema e acelerar a ocorrência de falha hidráulica (Allen *et al.*, 2015; Nolan *et al.*, 2021). No entanto, a magnitude e o limiar dessas respostas variam entre espécies, refletindo diferenças intrínsecas na organização e funcionamento do sistema vascular, que condicionam a sensibilidade das plantas aos extremos climáticos.

Além da vulnerabilidade intrínseca do xilema, traços anatômicos e estruturais desempenham papel fundamental na modulação das respostas hidráulicas em situações de restrição hídrica. Características como densidade da madeira, diâmetro e comprimento dos vasos, espessura das paredes celulares e organização da rede vascular influenciam diretamente o balanço entre eficiência e segurança hidráulica (Gleason *et al.*, 2016; Lens *et al.*, 2022). Espécies com madeira mais densa e vasos mais estreitos tendem a apresentar maior resistência à embolia, embora frequentemente associada a menores taxas de crescimento, enquanto espécies que investem em xilemas de maior diâmetro alcançam maior produtividade em condições favoráveis, mas são mais suscetíveis ao colapso hidráulico sob déficit hídrico severo (Greenwood *et al.*, 2017; Lourenço Jr. *et al.*, 2022). Esses *trade-offs* estruturais (Tabela 2) refletem relações de compromisso funcionais, nas quais o investimento em características anatômicas que aumentam a eficiência do transporte de água ocorre à custa de menor segurança hidráulica. Esses padrões evidenciam que respostas hidráulicas não podem ser compreendidas isoladamente, mas devem ser interpretadas no contexto de estratégias funcionais integradas (Gleason *et al.*, 2016; Lourenço Jr. *et al.*, 2022).

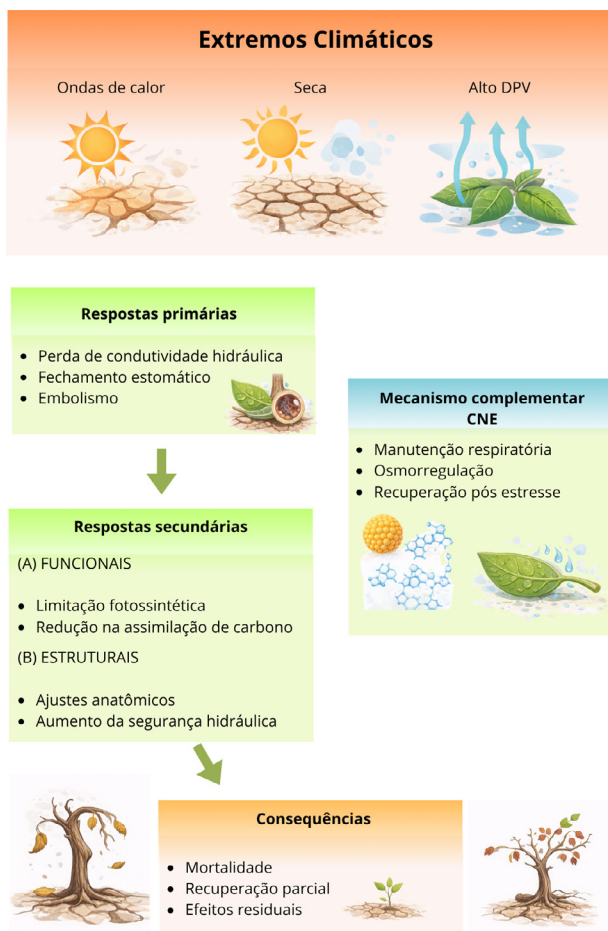
Tabela 2. Principais *trade-offs* ecofisiológicos em plantas tropicais sob eventos climáticos extremos e suas implicações para o balanço entre eficiência hidráulica, segurança hídrica e estratégias de carbono

<i>Trade-off</i>	Implicação funcional	Evidência em plantas tropicais
Eficiência hidráulica × Segurança	Vasos mais largos aumentam transporte, mas elevam risco de embolia.	Gradientes hidrotopográficos e variação interespecífica em florestas tropicais (Oliveira <i>et al.</i> , 2019; Lourenço Jr. <i>et al.</i> , 2022).
Assimilação de carbono × Conservação de água	Fechamento estomático reduz a fotossíntese, mas previne a desidratação.	Respostas sob DPV elevado e ondas de calor (Grossiord <i>et al.</i> , 2020; Teskey <i>et al.</i> , 2015).
Crescimento × Armazenamento de carbono	Alocação de CNE favorece sobrevivência, mas reduz crescimento.	Debate entre privação de carbono × falha hidráulica (Hartmann, 2011; Sevanto <i>et al.</i> , 2014).

Fonte: os autores.

Do ponto de vista ecofisiológico, a falha hidráulica, como uma das principais respostas a extremos climáticos, tem implicações profundas para a dinâmica e a resiliência das florestas tropicais. Eventos de mortalidade associados ao colapso hidráulico reduzem a biomassa viva, alteram a estrutura vertical da floresta, modificam o microclima e influenciam a regeneração e a competição por recursos, gerando efeitos legados que podem persistir por anos ou por múltiplos ciclos de crescimento (Reyer *et al.*, 2013; Greenwood *et al.*, 2017; Nolan *et al.*, 2021). Esse encadeamento entre estratégias ecofisiológicas primárias e de longo prazo após a exposição a um extremo climático é capaz de moldar trajetórias futuras das florestas tropicais, como sintetizado na **Figura 1**. Assim, compreender os processos hidráulicos que influenciam na sobrevivência arbórea é fundamental para prever como esses ecossistemas responderão à intensificação da seca e das ondas de calor projetadas em um clima em rápida mudança.

Figura 1. Esquema conceitual integrativo ilustrando as principais vias ecofisiológicas pelas quais eventos climáticos extremos



Regulação estomática, limitações fotossintéticas e balanço hídrico

A regulação estomática constitui um dos principais mecanismos de controle do balanço hídrico e de carbono em plantas tropicais sob estresse climático, atuando como resposta fisiológica imediata ao aumento do déficit de pressão de vapor (DPV) e à redução da disponibilidade hídrica do solo (Grossiord *et al.*, 2020; Aliniaiefard; van Meeteren, 2013). Em florestas tropicais, onde a copa é frequentemente conectada à atmosfera, a elevação do DPV tem sido apontada como um fator dominante na redução da condutância estomática, independentemente da umidade do solo (Grossiord *et al.*, 2020; Docherty *et al.*, 2023). Essa influência de fatores atmosféricos sobre a abertura estomática reflete uma estratégia de conservação de água, mas impõe restrições diretas à assimilação de carbono, estabelecendo um *trade-off* fundamental entre segurança hídrica e produtividade fotossintética (Grossiord *et al.*, 2020).

Sob condições de estresse moderado, a redução da assimilação líquida de carbono é predominantemente atribuída a limitações estomáticas, decorrentes da menor difusão de CO₂ para o interior da folha (Zhu *et al.*, 2015). No entanto, à medida que a intensidade ou a duração do estresse aumenta, tornam-se evidentes limitações não estomáticas, incluindo restrições à difusão mesofílica, redução da atividade enzimática do ciclo de Calvin e alterações na eficiência do aparato fotossintético (Zhu *et al.*, 2015; Yang *et al.*, 2020). Estudos em espécies tropicais indicam que secas prolongadas podem reduzir a eficiência fotoquímica do fotossistema II e comprometer a capacidade de recuperação da fotossíntese após o alívio do estresse, resultando em declínios persistentes da assimilação de carbono (Trueba *et al.*, 2019; Docherty *et al.*, 2023). Assim, sob estresse hídrico, o fechamento estomático seria uma resposta inicial, que pode ser seguida de limitação bioquímica quando há maior intensidade e/ou duração da seca.

A ocorrência concomitante de ondas de calor tende a amplificar essas limitações fotossintéticas ao levar os processos de assimilação de carbono a operar próximos aos seus limiares térmicos e aumentar os custos metabólicos associados à respiração (Drake *et al.*, 2018; López; Ramírez-Valiente;

Pita, 2022). Temperaturas elevadas podem intensificar a fotorrespiração, reduzir a estabilidade das membranas tilacoidais e aumentar a dissociação entre absorção de energia luminosa e fixação de carbono, elevando o risco de fotoinibição (Sage; Kubien, 2007; Yamori *et al.*, 2014). Evidências sugerem que, em florestas tropicais, eventos extremos de calor associados a alto DPV podem levar a declínios abruptos da assimilação de carbono, mesmo em espécies adaptadas a ambientes quentes, indicando que os limites térmicos da fotossíntese podem ser ultrapassados durante extremos climáticos (Doughty; Goulden, 2008; Drake *et al.*, 2018).

A interação entre regulação estomática e processos hidráulicos é particularmente crítica sob eventos extremos prolongados. O fechamento estomático atua inicialmente como mecanismo de proteção hidráulica ao reduzir a transpiração e, conseqüentemente, a tensão no xilema (Grossiord *et al.*, 2020; Anderegg *et al.*, 2015). No entanto, quando a quantidade de água no solo é limitada e o estresse atmosférico persiste, essa estratégia de fechar os estômatos pode se tornar insuficiente para impedir o aumento progressivo do risco de um colapso hidráulico (Anderegg *et al.*, 2015; Nolan *et al.*, 2021). Nesses cenários, o prolongamento do fechamento estomático resulta na redução da assimilação de carbono por longos períodos, contribuindo para o esgotamento funcional da planta e aumentando a probabilidade de mortalidade (Grossiord *et al.*, 2020; Anderegg *et al.*, 2015), conforme integrado no esquema conceitual apresentado na **Figura 1**.

Respostas estomáticas contrastantes entre espécies refletem estratégias funcionais distintas e estão intimamente associadas a *trade-offs* ecofisiológicos (Reyer *et al.*, 2013; Greenwood *et al.*, 2017). Espécies mais conservativas tendem a reduzir rapidamente a condutância estomática sob aumento do DPV, priorizando a manutenção do *status* hídrico, enquanto espécies mais aquisitivas mantêm maiores taxas de troca gasosa sob estresse moderado, favorecendo o crescimento em condições ainda favoráveis, mas assumindo maior risco de colapso funcional sob condições extremas (Greenwood *et al.*, 2017; Tan *et al.*, 2020). Esses *trade-offs* entre assimilação de carbono e conservação de água (Tabela 2) influenciam padrões de crescimento, sobrevivência e competitividade, contribuindo para mudanças na composição funcional das comunidades tro-

picais sob cenários de intensificação de extremos climáticos (Reyer *et al.*, 2013; Greenwood *et al.*, 2017). Nesse contexto, compreender a variação interespecífica nas estratégias estomáticas torna-se fundamental para identificar espécies mais vulneráveis ou com maior potencial de persistência frente aos futuros cenários climáticos.

Do ponto de vista ecológico, a recorrência de eventos extremos pode gerar efeitos legados persistentes sobre a fotossíntese e o balanço de carbono das florestas tropicais (Reyer *et al.*, 2013; Gessler *et al.*, 2020). Evidências indicam que a recuperação pós-estresse nem sempre é completa, resultando em declínios duradouros da produtividade e em maior vulnerabilidade a eventos subsequentes (Gessler *et al.*, 2020; Kannenberg *et al.*, 2019). Esses efeitos cumulativos conectam respostas fisiológicas de curto prazo a mudanças estruturais de longo prazo nas florestas tropicais, reforçando a necessidade de integrar regulação estomática, fotossíntese e hidráulica em abordagens preditivas capazes de capturar respostas não lineares sob um clima cada vez mais extremo, conforme sintetizado na **Figura 1** (Kannenberg *et al.*, 2019).

Papel dos carboidratos não estruturais (CNE) na tolerância e recuperação pós-extremo

Os carboidratos não estruturais (CNE), compostos principalmente por açúcares solúveis e amido, têm um papel importante no debate contemporâneo sobre os mecanismos de tolerância e resiliência das plantas frente aos eventos climáticos extremos (Hartmann; Trumbore, 2016; Sala *et al.*, 2012). Em florestas tropicais, a redução da assimilação de carbono decorrente do fechamento estomático e das limitações fotossintéticas sob seca e calor pode resultar em balanço de carbono negativo por um longo período de tempo, tornando as reservas de CNE essenciais para a manutenção da respiração, da integridade celular e de processos metabólicos básicos durante o estresse (Sevanto *et al.*, 2014). Nesse contexto, os CNE atuam como um armazenamento temporário, permitindo a sobrevivência sob condições em que a aquisição de carbono é severamente restringida (Hartmann; Trumbore, 2016).

Evidências empíricas em espécies tropicais indicam que a disponibilidade de CNE está associada à tolerância ao estresse hídrico, particularmente em estágios iniciais de desenvolvimento (O'Brien *et al.*, 2014; Piper; Paula, 2020). Estudos com plântulas demonstram que maiores reservas de CNE estão relacionadas à maior sobrevivência sob seca severa, bem como à capacidade de manter estável o potencial hídrico do caule e a integridade funcional dos tecidos durante o estresse (O'Brien *et al.*, 2014). Esses resultados sugerem que os CNE contribuem para a tolerância ao estresse ao sustentar o metabolismo de manutenção e ao favorecer ajustes osmóticos, conforme sintetizado na Tabela 1.

Apesar desse papel relevante, os CNE não previnem a ocorrência da falha hidráulica sob eventos climáticos extremos (Sevanto *et al.*, 2014; Hartmann *et al.*, 2018). Quando a perda de condutividade hidráulica ultrapassa limiares críticos, a disponibilidade de CNE não é suficiente para evitar o colapso funcional do sistema de transporte de água (Adams *et al.*, 2017; Hartmann *et al.*, 2020). Evidências mostram que plantas podem morrer mantendo níveis consideráveis de CNE, reforçando que a falha hidráulica precede, em muitos casos, a exaustão das reservas de carbono (Sevanto *et al.*, 2014; Hartmann; Trumbore, 2016). Assim, os CNE devem ser interpretados como mecanismo complementar à hidráulica, influenciando a duração da tolerância ao estresse e a trajetória funcional da planta, mas não como garantia de sobrevivência contra a mortalidade induzida por seca extrema.

A relevância dos CNE torna-se particularmente evidente durante a fase de recuperação pós-extremo (Gessler *et al.*, 2020; Piper; Paula, 2020). Após o alívio do estresse hídrico, a mobilização de açúcares solúveis pode sustentar a respiração dos tecidos remanescentes e favorecer a retomada de processos metabólicos e de crescimento, desde que a falha hidráulica não tenha sido irreversível (Hartmann *et al.*, 2018; Hagedorn *et al.*, 2016). Estudos em florestas tropicais indicam que espécies com maior capacidade de mobilização e redistribuição de CNE apresentam maior probabilidade de recuperação funcional após eventos de seca de curta a média duração (Tomasella *et al.*, 2019; O'Brien *et al.*, 2014). Esse papel dos CNE como moduladores da resiliência está explicitamente integrado no esquema conceitual apresentado na **Figura 1**.

A distribuição dos CNE entre diferentes órgãos também influencia fortemente as respostas funcionais sob extremos climáticos (Martínez-Vilalta *et al.*, 2016; Piper; Paula, 2020). Reservas alocadas em caules e raízes tendem a ser mais estáveis e menos suscetíveis a flutuações sazonais do que aquelas presentes em folhas, desempenhando papel crucial na sobrevivência durante secas prolongadas e na rebrota pós-estresse (O'Brien *et al.*, 2014; Hagedorn *et al.*, 2016). No entanto, dados empíricos sobre padrões organoespecíficos de CNE em plantas tropicais sob eventos extremos ainda são escassos, limitando a compreensão de como a alocação de carbono interage com a hidráulica e a anatomia funcional ao longo do gradiente solo-planta-atmosfera (Sala *et al.*, 2012; Hartmann *et al.*, 2018).

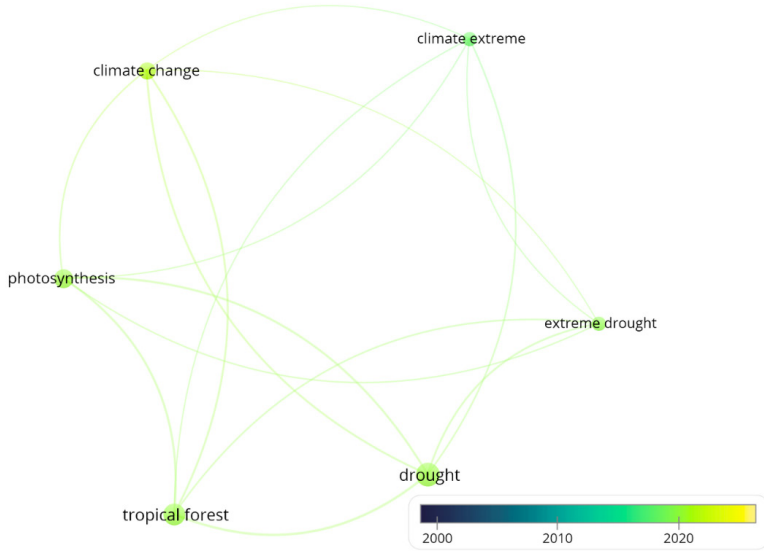
Do ponto de vista conceitual, o debate entre falha hidráulica e privação de carbono evoluiu de uma dicotomia para uma perspectiva integrativa, na qual esses mecanismos operam de forma interdependente (Sala *et al.*, 2012; Hartmann *et al.*, 2018). A falha hidráulica estabelece os limiares fisiológicos críticos associados à mortalidade, enquanto a dinâmica dos CNE modula a resiliência, a capacidade de recuperação e os efeitos legados após eventos extremos (Adams *et al.*, 2017; Hartmann *et al.*, 2020). Essa integração entre processos hidráulicos, estomáticos, fotossintéticos e metabólicos, sintetizada na **Figura 1** e nos *trade-offs* apresentados na Tabela 2, é essencial para compreender como plantas tropicais respondem a extremos climáticos cada vez mais frequentes e intensos.

Em escala ecológica, a capacidade diferencial de mobilização e utilização de CNE pode influenciar padrões de sobrevivência pós-extremo, afetando a regeneração, a competição por recursos e a trajetória sucessional das florestas tropicais (Piper; Paula, 2020; Kannenberg *et al.*, 2019). Assim, os CNE representam um elo crítico entre respostas fisiológicas de curto prazo e consequências ecológicas de longo prazo, reforçando a necessidade de abordagens integrativas que considerem simultaneamente hidráulica, balanço de carbono e processos de recuperação ao avaliar a resiliência das florestas tropicais sob futuros cenários de mudanças climáticas globais.

Tendências científicas recentes e lacunas de pesquisa

A análise bibliométrica exploratória revela uma intensificação marcante da produção científica dedicada à ecofisiologia de plantas tropicais sob extremos climáticos ao longo das últimas duas décadas, com crescimento particularmente acentuado a partir da década de 2010 (**Figura 2**). Esse padrão temporal sugere uma mudança de paradigma na área, na qual eventos extremos passaram a ser tratados como objetos centrais de investigação, e não apenas como perturbações episódicas inseridas em cenários de mudança climática gradual. O aumento mais expressivo no número de publicações ocorreu após 2015–2016, coincidindo com a ocorrência de um dos eventos *El Niño* mais intensos já registrados, reforçando o papel de eventos climáticos extremos como catalisadores tanto de impactos ecológicos quanto de avanços conceituais e empíricos na literatura científica (Allen *et al.*, 2015; Doughty *et al.*, 2015).

Figura 2. Rede de coocorrência de termos extraídos de títulos e resumos de artigos científicos sobre ecofisiologia de plantas tropicais sob extremos climáticos



Rede de coocorrência de termos extraídos de títulos e resumos de artigos científicos sobre ecofisiologia de plantas tropicais sob extremos climáticos, gerada por análise bibliométrica exploratória no *software* VOSviewer. O tamanho dos nós representa a frequência de ocorrência dos termos, enquanto as conexões indicam a força de associação entre eles. As cores dos nós refletem o ano médio de publicação dos artigos associados a cada termo, conforme a escala temporal apresentada na figura, permitindo visualizar a evolução temática da literatura ao longo do período analisado (2000–2025)

Fonte: os autores.

A rede de coocorrência de termos (**Figura 2**) evidencia a centralidade do estresse hídrico, com *drought* atuando como eixo estruturante que conecta abordagens clássicas sobre mudanças climáticas a temas mais recentes explicitamente associados a extremos, como *extreme drought* e *climate extreme*. A forte associação entre *drought* e *photosynthesis* indica que as respostas funcionais das plantas permanecem no núcleo das investigações ecofisiológicas, refletindo a busca por mecanismos capazes de explicar os padrões observados de declínio de produtividade e aumen-

to da mortalidade arbórea em florestas tropicais (Allen *et al.*, 2010; Choat *et al.*, 2018). Em contraste, termos diretamente relacionados a ondas de calor (*heatwave*, *high temperature*) aparecem de forma mais periférica e menos integrados à rede principal, sugerindo que os efeitos do estresse térmico ainda são subexplorados de maneira explícita em sistemas tropicais, especialmente quando considerados em interação com a seca (De Boeck *et al.*, 2018; Drake *et al.*, 2018).

Outro padrão emergente relevante é o crescimento recente da centralidade de conceitos associados à hidráulica do xilema, como *hydraulic failure*, *embolism* e *xylem vulnerability*. Esse deslocamento temático reflete o reconhecimento progressivo da falha hidráulica como mecanismo-chave da mortalidade arbórea sob eventos extremos (Allen *et al.*, 2015; Choat *et al.*, 2018), conforme discutido nas seções 3.1 e 3.2. No entanto, a análise bibliométrica também indica que estudos verdadeiramente integrativos — que abordam simultaneamente hidráulica, regulação estomática, fotossíntese, anatomia funcional e dinâmica de carboidratos não estruturais — ainda são relativamente escassos (Hartmann *et al.*, 2018; De Boeck *et al.*, 2018). Essa fragmentação temática limita a compreensão das respostas ecofisiológicas como processos sistêmicos e interdependentes, conforme sintetizado conceitualmente na **Figura 1** e operacionalizado nos mecanismos listados na **Tabela 1**.

A bibliometria também revela lacunas geográficas e ecossistêmicas importantes. A maioria dos estudos concentra-se em florestas tropicais úmidas de grande extensão, particularmente na Amazônia, enquanto ecossistemas costeiros, como manguezais e florestas de Restinga, permanecem sub-representados, apesar de sua elevada vulnerabilidade à combinação de estresse hídrico, térmico e, em muitos casos, salino (Alongi, 2008; Lovelock *et al.*, 2015; Scarano, 2009). Essa assimetria limita a generalização dos modelos ecofisiológicos atuais e reforça a necessidade de ampliar o escopo espacial das pesquisas, incorporando ecossistemas tropicais que operam próximos a limiares fisiológicos críticos e que podem responder de forma desproporcional à intensificação de eventos extremos.

Além disso, observa-se uma predominância de estudos de curta duração, frequentemente focados em respostas fisiológicas imediatas ao estresse, em detrimento de abordagens que considerem efeitos legados e processos de recuperação de médio e longo prazo (Reyer *et al.*, 2013; Kannenberg *et al.*, 2019). Considerando que eventos extremos podem gerar impactos persistentes sobre a estrutura da comunidade, a composição funcional e o balanço de carbono das florestas tropicais (Anderegg *et al.*, 2015; Kannenberg *et al.*, 2019), a ausência de séries temporais longas e de monitoramentos contínuos representa uma limitação crítica da literatura atual. Essa lacuna é particularmente relevante à luz da função dos carboidratos não estruturais como moduladores da resiliência e da recuperação pós-extremo, conforme discutido na seção 3.3, e dos *trade-offs* ecofisiológicos sintetizados na **Tabela 2**.

Em conjunto, essas tendências indicam que eventos extremos — e não apenas alterações graduais nas médias climáticas — emergem como os principais motores das respostas ecofisiológicas observadas em plantas tropicais. No entanto, o avanço do campo dependerá da superação de lacunas temáticas, geográficas e temporais, bem como da adoção de abordagens integrativas que considerem explicitamente eventos extremos compostos (seca × calor × estresse atmosférico) e seus efeitos legados (Smith, 2011; De Boeck *et al.*, 2018). A convergência entre análises bibliométricas, sínteses conceituais e estudos empíricos de longo prazo representa, portanto, um caminho promissor para aprimorar a capacidade preditiva dos modelos ecofisiológicos e compreender as trajetórias futuras das florestas tropicais sob um clima em rápida mudança.

Conclusões

A síntese apresentada neste capítulo evidencia que as respostas ecofisiológicas de plantas tropicais a extremos climáticos são governadas por um conjunto de mecanismos interdependentes. A falha hidráulica emerge como determinante primário da mortalidade sob secas severas e ondas de calor, enquanto a regulação estomática, a fotossíntese e a dinâmica dos carboidratos não estruturais modulam a tolerância ao estresse e a capacidade de recuperação pós-extremo. A integração desses processos revela

que eventos extremos — e não alterações graduais nas médias climáticas — atuam como motores centrais de mudanças funcionais e estruturais nas florestas tropicais, operando como filtros ecofisiológicos capazes de reconfigurar a composição funcional, a produtividade e a resiliência desses ecossistemas.

A literatura recente aponta avanços significativos na compreensão dos mecanismos hidráulicos e fotossintéticos, mas também expõe lacunas importantes, especialmente no que se refere aos estudos integrativos. A interação entre múltiplos estresses (seca, calor e déficit de pressão de vapor) aos efeitos legados e à sub-representação de ecossistemas tropicais costeiros como Manguezais e Restinga ainda é pouco compreendida. Avançar nesse campo exigirá abordagens que combinem monitoramento de longo prazo, experimentos multifatoriais e integração explícita entre hidráulica, anatomia funcional e balanço de carbono, permitindo capturar não apenas os limiares de colapso fisiológico, mas também os trajetos de recuperação e resiliência sob um clima cada vez mais extremo. Nesse contexto, a ecofisiologia emerge como ferramenta central para compreender e antecipar as trajetórias futuras das florestas tropicais frente às mudanças climáticas globais.

Referências

- ADAMS, HD; ZEPPEL, MJ; ANDEREGG, WR; HARTMANN, H *et al.* A multi-species synthesis of physiological mechanisms in drought-induced tree mortality. **Nature ecology & evolution**, [S. l.], v. 1, n. 9, p. 1285–1291, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0248-x>. Acesso em: 10 jan. 2026.
- ALINIAEIFARD, S; VAN MEETEREN, U. Can prolonged exposure to low VPD disturb the ABA signalling in stomatal guard cells? **Journal of Experimental Botany**, [S. l.], v. 64, n. 12, p. 3551–3566, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/ert192>. Acesso em: 6 jan. 2026.
- ALLEN, CD; MACALADY, AK; CHENCHOUNI, H *et al.* A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. **Forest ecology and management**, [S. l.], v. 259, n. 4, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.001>. Acesso em: 13 jan. 2026.

ALLEN, CD; BRESHEARSM, DD; MCDOWELL, NG. On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. **Ecosphere**, [S. l.], v. 6, n. 8, p. 1–55, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1890/ES15-00203.1>. Acesso em: 14 jan. 2026.

ALONGI, DM. Mangrove forests: resilience, protection from tsunamis, and responses to global climate change. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, [S. l.], v. 76, n. 1, p. 1–13, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.08.024>. Acesso em: 20 jan. 2026.

ANDEREGG, WRL; SCHWALM, C; BIONDI, F *et al.* Pervasive drought legacies in forest ecosystems and their implications for carbon cycle models. **Science**, [S. l.], v. 349, n. 6247, p. 528–532, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.aab1833>. Acesso em: 2 jan. 2026.

BITTENCOURT, PRL; OLIVEIRA, RS; COSTA, ACL *et al.* Amazonia trees have limited capacity to acclimate plant hydraulic properties in response to long-term drought. **Global Change Biology**, [S. l.], v. 26, n. 6, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.15040>. Acesso em: 3 jan. 2026.

BONAN, GB. Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. **Science**, [S. l.], v. 320, n. 5882, p. 1444–1449, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.1155121>. Acesso em: 14 jan. 2026.

CHOAT, B; BRODRIBB, TJ; BRODERSEN, CR; DUURSMA, RA; LÓPEZ, R; MEDLYN, BE. Triggers of tree mortality under drought. **Nature**, v. 558, n. 7711 p. 531–539, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0240-x>. Acesso em: 3 jan. 2026.

CUI, Y; OUYANG, S; ZHAO, Y; TIE, L; SHAO, C; DUAN, H. Plant responses to high temperature and drought: A bibliometrics analysis. **Frontiers in Plant Science**, [S. l.], v. 13, 1052660, 2022. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1052660>. Acesso em: 3 jan. 2026.

DE BOECK, HJ; BLOOR, JM; KREYLING, J; RANSIJN, JC; NIJS, I; JENTSCH, A; ZEITER, M. Patterns and drivers of biodiversity–stability relationships under climate extremes. **Journal of Ecology**, [S. l.], v. 106, n. 3, p. 890–902, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12897>. Acesso em: 19 jan. 2026.

DOCHERTY, EM; GLOOR, E; SPONCHIADO, D, *et al.* Long-term drought effects on the thermal sensitivity of Amazon forest trees. **Plant Cell and Environment**, [S. l.], v. 46, n. 1, p. 185–198, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1111/pce.14465>. Acesso em: 5 jan. 2026.

DOUGHTY, CE; GOULDEN, ML. Seasonal patterns of tropical forest leaf area index and CO₂ exchange. **Journal of Geophysical Research: Biogeosciences**, [S. l.], v. 113(G1), 2008. DOI: <https://doi.org/10.1029/2007JG000590>. Acesso em: 19 jan. 2026.

DOUGHTY, CE; METCALFE, DB; GIRARDIN, CAJ, *et al.* Drought impact on forest carbon dynamics and fluxes in Amazonia. **Nature**, [S. l.], v. 519, n. 7541, p. 78–82, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature14213>. Acesso em: 19 jan. 2026.

DRAKE, JE; TJOELKER, MG; VÅRHAMMAR, A, *et al.* Trees tolerate an extreme heatwave via sustained transpirational cooling and increased leaf thermal tolerance. **Global Change Biology**, [S. l.], v. 24, n. 6, p. 2390–2402, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.14037>. Acesso em: 13 jan. 2026.

FLEXAS, J; GAGO, J. A role for ecophysiology in the ‘omics’ era. **Plant Journal**, [S. l.], v. 96, n. 2, p. 251–259, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1111/tpj.14059>. Acesso em: 2 jan. 2026.

GESSLER, A; BOTTERO, A; MARSHALL, J; AREND, M. The way back: recovery of trees from drought and its implication for acclimation. **New Phytologist**, [S. l.], v. 228, n. 6, p. 1704–1709, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.16703>. Acesso em: 4 jan. 2026.

GLEASON, SM; WESTOBY, M; JANSEN, S, *et al.* Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world’s woody plant species. **New Phytologist**, [S. l.], v. 209, n. 1, p. 123–136, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.13646>. Acesso em: 4 jan. 2026.

GREENWOOD, S; RUIZ-BENITO, P; MARTÍNEZ-VILALTA, J, *et al.* Tree mortality across biomes is promoted by drought intensity, lower wood density and higher specific leaf area. **Ecology Letters**, [S. l.], v. 20, n. 4, p. 539–553, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1111/ele.12748>. Acesso em: 7 jan. 2026.

GROSSIORD, C; BUCKLEY, TN; CERNUSAK, LA, *et al.* Plant responses to rising vapor pressure deficit. **New Phytologist**, [S. l.], v. 226, n. 6, p. 1550–1566, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.16485>. Acesso em: 5 jan. 2026.

HAGEDORN, F; JOSEPH, J; PETER, M, *et al.* Recovery of trees from drought depends on belowground sink control. **Nature plants**, [S. l.], v. 2, n. 8, p. 1–5, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1038/NPLANTS.2016.111>. Acesso em: 13 jan. 2026.

HARTMANN, H. Will a 385 million year-struggle for light become a struggle for water and for carbon? – How trees may cope with more frequent climate change-type drought events. **Global Change Biology**, [S. l.], v. 17, p. 642–655, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02248.x>. Acesso em: 3 jan. 2026.

HARTMANN, H; TRUMBORE, S. Understanding the roles of nonstructural carbohydrates in forest trees—from what we can measure to what we want to know. **New phytologist**, [S. l.], v. 211, n. 2, p. 386–403, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.13955>. Acesso em: 3 jan. 2026.

HARTMANN, H; MOURA, CF; ANDEREGG, WR, *et al.* Research frontiers for improving our understanding of drought-induced tree and forest mortality. **New Phytologist**, [S. l.], v. 218, n. 1, p. 15–28, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.15048>. Acesso em: 3 jan. 2026.

HARTMANN, H; BAHN, M; CARBONE, M; RICHARDSON, AD. Plant carbon allocation in a changing world—challenges and progress. **The New Phytologist**, [S. l.], v. 227, n. 4, p. 981–988, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.16757>. Acesso em: 3 jan. 2026.

KANNENBERG, SA; NOVICK, KA; PHILLIPS, RP. Anisohydric behavior linked to persistent hydraulic damage and delayed drought recovery across seven North American tree species. **New Phytologist**, [S. l.], v. 222, n. 4, p. 1862–1872, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.15699>. Acesso em: 19 jan. 2026.

LENS, F; GLEASON, SM; BORTOLAMI, G; BRODERSEN, C; DELZON, S; JANSEN, S. Functional xylem characteristics associated with drought-induced embolism in angiosperms. **New Phytologist**, [S. l.], v. 236, n. 6, p. 2019–2036, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.18447>. Acesso em: 6 jan. 2026.

LI, XM; XI, BY; WU, XC, *et al.* Unlocking Drought-Induced Tree Mortality: Physiological Mechanisms to Modeling. **Frontiers in Plant Science**, [S. l.], v. 13, p. 1–15, 2022. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.835921>. Acesso em: 3 jan. 2026.

LÓPEZ, R; RAMÍREZ-VALIENTE, JA; PITA, P. How plants cope with heatwaves in a drier environment. **Flora**, [S. l.], v. 295, p. 1–6, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2022.152148>. Acesso em: 4 jan. 2026.

LOURENÇO JR, J; ENQUIST, BJ; VON ARX, G, *et al.* Hydraulic tradeoffs underlie local variation in tropical forest functional diversity and sensitivity to drought. **New Phytologist**, v. 234, n. 1, p. 50–63, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.17944>. Acesso em: 6 jan. 2026.

LOVELOCK, CE; CAHOON, DR; FRIESS, DA, *et al.* The vulnerability of Indo-Pacific mangrove forests to sea-level rise. **Nature**, v. 526, p. 559–563, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature15538>. Acesso em: 16 jan. 2026.

MALHI, Y; GARDNER, TA; GOLDSMITH, GR; SILMAN, MR; ZELAZOWSKI, P. Tropical forests in the Anthropocene. **Annual Review of Environment and Resources**, [S. l.], v. 39, n. 1, p. 125–159, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev-envi-ron-030713-155141>. Acesso em: 20 jan. 2026.

MANTOVA, M; HERBETTE, S; COCHARD, H; TORRES-RUIZ, JM. Hydraulic failure and tree mortality: from correlation to causation. **Trends in Plant Science**, [S. l.], v. 27, n. 4, p. 335–345, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2021.10.003>. Acesso em: 3 jan. 2026.

MARTÍNEZ-VILALTA, J; SALA, A; ASENSIO, D; GALIANO, L, *et al.* Dynamics of non-structural carbohydrates in terrestrial plants: a global synthesis. **Ecological Monographs**, [S. l.], v. 86, n. 4, p. 495–516, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1002/ecm.1231>. Acesso em: 16 jun. 2026.

NOLAN, RH; GAUTHEY, A; LOSSO, A, *et al.* Hydraulic failure and tree size linked with canopy die-back in eucalypt forest during extreme drought. **New Phytologist**, [S. l.], v. 230, n. 4, p. 1354–1365, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.17298>. Acesso em: 4 jan. 2026.

O'BRIEN, MJ; LEUZINGER, S; PHILIPSON, CD; TAY, J; HECTOR, A. Drought survival of tropical tree seedlings enhanced by non-structural carbohydrate levels. **Nature climate change**, [S. l.], v. 4, n. 8, p. 710–714, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1038/NCLIMATE2281>. Acesso em: 2 jan. 2026.

O'GORMAN, PA. Precipitation Extremes Under Climate Change. **Current Climate Change Reports**, [S. l.], v. 1, n. 2, p. 49–59, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1007/s40641-015-0009-3>. Acesso em: 2 jan. 2026.

OLIVEIRA, RS; COSTA, FRC; BAALEN, E, *et al.* Embolism resistance drives the distribution of Amazonian rainforest tree species along hydro-topographic gradients. **New Phytologist**, [S. l.], v. 221, n. 3, p. 1457–1465, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.15463>. Acesso em: 4 jan. 2026.

PAN, Y; BIRDSEY, RA; FANG, J, *et al.* A large and persistent carbon sink in the world's forests. **Science**, [S. l.], v. 333, n. 6045, p. 988–993, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.1201609>. Acesso em: 15 jan. 2026.

PIPER, FI; PAULA, S. The role of nonstructural carbohydrates storage in forest resilience under climate change. **Current Forestry Reports**, [S. l.], v. 6, n. 1, p. 1–13, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1007/s40725-019-00109-z>. Acesso: 18 jan. 2026.

REYER, CPO; LEUZINGER, S; RAMMIG, A, *et al.* A plant's perspective of extremes: terrestrial plant responses to changing climatic variability. **Global Change Biology**, v. 19, n. 1, p. 75–89, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.12023>. Acesso em: 3 jan. 2026.

RIFAI, SW; LI, S; MALHI, Y. Coupling of El Nino events and long-term warming leads to pervasive climate extremes in the terrestrial tropics. **Environmental Research Letters**, [S. l.], v. 14, n. 10, p. 1–11, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1088/1748-9326/ab402f>. Acesso em: 2 jan. 2026.

SALA, A; WOODRUFF, DR; MEINZER, FC. Carbon dynamics in trees: feast or famine? **Tree physiology**, [S. l.], v. 32, n. 6, p. 764–775, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/tpr143>. Acesso em: 16 jan. 2026.

SCARANO, FR. Plant communities at the periphery of the Atlantic rain forest: rare-species bias and its risks for conservation. **Biological conservation**, [S. l.], v. 142, n. 6, p. 1201–1208, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.02.027>. Acesso em: 12 jan. 2026.

SAGE, RF; KUBIEN, DS. The temperature response of C3 and C4 photosynthesis. **Plant, cell & environment**, [S. l.], v. 30, n. 9, p. 1086–1106, 2007. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01682.x>. Acesso em: 11 jan. 2026.

SEVANTO, S; MCDOWELL, NG; DICKMAN, LT; PANGLE, R; POCKMAN, WT. How do trees die? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses. **Plant, cell & environment**, [S. l.], v. 37, n. 1, p. 153–161, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1111/pce.12141>. Acesso em: 2 jan. 2026.

SMITH, MD. An ecological perspective on extreme climatic events: a synthetic definition and framework to guide future research. **Journal of Ecology**, [S. l.], v. 99, n. 3, p. 656–663, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01798.x>. Acesso em: 16 jan. 2026.

SOR, R; PARK, YS; BOETS, P; GOETHALS, PLM; LEK, S. Effects of species prevalence on the performance of predictive models. **Ecological Modelling**, [S. l.], v. 354, p. 11–19, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2017.03.006>. Acesso em: 15 jan. 2026.

SOUZA, MNA; ALMEIDA, EPO; BEZERRA, ALD. Bibliometrics: what is it? What is it used for? And how to do it? **Cuadernos de Educación y Desarrollo**, [S. l.], v. 16, n. 2, e3042–e3042, 2024. DOI: <https://doi.org/10.55905/cuadv16n2-021>. Acesso em: 7 jan. 2026.

TAN, PY; WONG, NH; TAN, CL; JUSUF, SK; SCHMIELE, K; CHIAM, ZQ. Transpiration and cooling potential of tropical urban trees from different native habitats. **Science of the Total Environment**, [S. l.], v. 705, p. 1–11, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.135764>. Acesso em: 5 jan. 2026.

TESKEY, R; WERTIN, T; BAUWERAERTS, I; AMEYE, M; MCGUIRE, MA; STEPPE, K. Responses of tree species to heat waves and extreme heat events. **Plant Cell and Environment**, [S. l.], v. 38, n. 9, p. 1699–1712, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1111/pce.12417>. Acesso em: 5 jan. 2026.

TOMASELLA, M; PETRUSSA, E; PETRUZZELLIS, F; NARDINI, A; CASOLO, V. The possible role of non-structural carbohydrates in the regulation of tree hydraulics. **International Journal of Molecular Sciences**, [S. l.], v. 21, n. 1, p. 144, 2019. DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms21010144>. Acesso em: 2 jan. 2026.

TRUEBA, S; PAN, R; SCOFFONI, C; JOHN, GP; DAVIS, SD; SACK, L. Thresholds for leaf damage due to dehydration: declines of hydraulic function, stomatal conductance and cellular integrity precede those for photochemistry. **New Phytologist**, v. 223, n. 1, p. 134–149, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.15779>. Acesso em: 4 jan. 2026.

WAITE, PA; LEUSCHNER, C; DELZON, S; TRIADIATI, T; SAAD, A; SCHULDT, B. Plasticity of wood and leaf traits related to hydraulic efficiency and safety is linked to evaporative demand and not soil moisture in rubber (*Hevea brasiliensis*). **Tree Physiology**, [S. l.], v. 43, n. 12, p. 2131–2149, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/tpad113>. Acesso em: 4 jan. 2026.

YAMORI, W; HIKOSAKA, K; WAY, DA. Temperature response of photosynthesis in C3, C4, and CAM plants: temperature acclimation and temperature adaptation. **Photosynthesis research**, [S. l.], v. 119, n. 1, p. 101–117, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11120-013-9874-6>. Acesso em: 18 jan. 2026.

YANG, J; DUURSMA, RA; KAUWE, MG; KUMARATHUNGE, D; JIANG, M; MAHMUD, K; GIMENO, TE; CROUS, KY; ELLSWORTH, DS; PETERS, J; CHOAT, B; EAMUS, D; MEDLYN, BE. Incorporating non-stomatal limitation improves the performance of leaf and canopy models at high vapour pressure deficit. **Tree Physiology**, [S. l.], v. 39, n. 12, p. 1961–1974, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/tpz103>. Acesso em: 5 jan. 2026.

ZHU, R; HU, TS; VICO, G; ZHANG, L; QIU, RJ; WANG, YP; LI, Y; LIU, Y. How stomatal, mesophyll, and biochemical limitations co-limit photosynthesis: A bilevel optimization model. **Agricultural and Forest Meteorology**, [S. l.], v. 375, p. 1–16, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2025.110829>. Acesso em: 5 jan. 2026.

CAPÍTULO VI.

Carboidratos não estruturais em florestas tropicais: avanços, lacunas e desafios metodológicos

João Pedro Zanardo de Andrade¹

Maria Cecília Zorzanelli²

Bernardo Pretti Macieira³

Gustavo de Souza Broetto⁴

Bárbara de Oliveira Ramaldes⁵

Marina Baron Okimoto⁶

Geraldo Rogério Faustini Cuzzuol⁷

DOI: 10.52695/978-65-5456-195-2.6

1 ID: <https://orcid.org/0000-0003-3829-4625>

2 ID: <https://orcid.org/0009-0004-1010-9103>

3 ID: <https://orcid.org/0000-0001-8283-2334>

4 ID: <https://orcid.org/0009-0003-7707-0437>

5 ID: <https://orcid.org/0000-0003-0333-093X>

6 ID: <https://orcid.org/0009-0006-9223-0867>

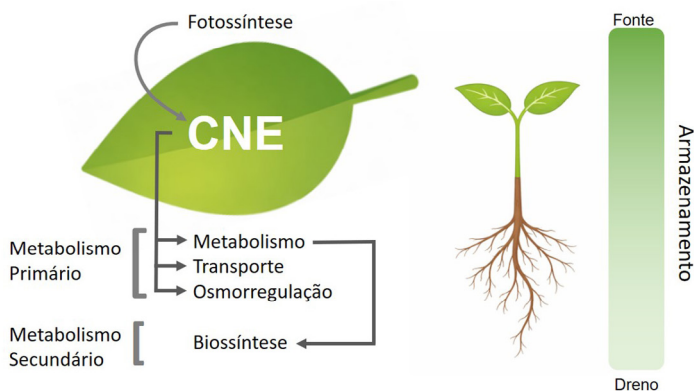
7 ID: <https://orcid.org/0000-0002-2055-492X>

1. Introdução

O aumento da frequência e intensidade de eventos climáticos extremos, como secas prolongadas e alterações nos regimes de precipitação, tem sido uma das principais manifestações das mudanças climáticas recentes (Cai *et al.*, 2014). Essas variações ambientais impõem forte estresse fisiológico às plantas e podem alterar a dinâmica das comunidades florestais tropicais (Aguirre-Gutiérrez *et al.*, 2020; Bravo-Avila; Feeley, 2023), com potenciais impactos sobre o balanço de carbono dos ecossistemas. Em condições de estresse hídrico e térmico, reduções na produção primária bruta (PPB), associadas a alterações na respiração das plantas, podem comprometer o papel dessas florestas como dreno de carbono (Tian *et al.*, 1998; Cavaleri *et al.*, 2017). Considerando que as florestas tropicais concentram uma das maiores frações da biomassa viva terrestre (Pan *et al.*, 2013) e respondem por aproximadamente metade da PPB global (Beer *et al.*, 2010), mudanças persistentes no regime climático podem enfraquecer sua capacidade de sequestrar carbono.

Os carboidratos não estruturais (CNE), compostos principalmente por açúcares solúveis (glicose, frutose e sacarose) e amido, representam a fração do carbono recentemente assimilado que não é imediatamente incorporado ao crescimento estrutural (Figura 1) (Martínez-Vilalta *et al.*, 2016; Hartmann; Trumbore, 2016). Esses compostos exercem papel central na economia de carbono das plantas, atuando como reservas móveis que integram processos de assimilação, crescimento, respiração e manutenção metabólica (Hartmann; Trumbore, 2016). Suas concentrações e dinâmica refletem o balanço entre oferta e demanda de carbono, variando em resposta às condições ambientais, às alterações na atividade fotossintética e às exigências metabólicas (Figura 1) (Hartmann; Trumbore, 2016; Signori-Müller *et al.*, 2021; Wang *et al.*, 2025).

Figura 1: Possíveis vias fisiológicas dos carboidratos não estruturais (CNE), principais produtos da fotossíntese



Possíveis vias fisiológicas dos carboidratos não estruturais (CNE), principais produtos da fotossíntese. Os CNE sustentam todos os processos metabólicos (catabólicos e anabólicos) e podem ser armazenados para posterior mobilização. O gradiente verde na parte lateral representa os estoques de CNE ao longo do corpo da planta, sendo a parte mais escura onde há maior concentração e a parte mais clara onde há menor concentração. A dinâmica e o tempo de armazenamento de CNE dependem, entre outros fatores, da proximidade entre os tecidos de reserva e as fontes fotossintéticas.

Fonte: Os autores.

Além de sua função como reserva energética, os açúcares solúveis desempenham papel osmorregulador, contribuindo para o ajuste osmótico e a manutenção do potencial hídrico celular sob condições de estresse hídrico e térmico (Wang *et al.*, 2025). Nesse contexto, a quantificação e a dinâmica dos CNE têm sido amplamente empregadas como indicadores do estado fisiológico das plantas, fornecendo inferências sobre sua capacidade de resistência e recuperação frente a eventos climáticos extremos (O'Brien *et al.*, 2014; Signori-Müller *et al.*, 2021). Em ecossistemas tropicais, onde a sazonalidade hídrica e a frequência de eventos extremos tendem a se intensificar, compreender o papel dos CNE é fundamental para interpretar como as espécies modulam a alocação, o armazenamento e a mobilização de carbono, equilibrando crescimento, manutenção metabólica e sobrevivência, com implicações para sua persistência e dinâmica a longo

prazo (Sala *et al.*, 2010; Sala *et al.*, 2012; O'Brien *et al.*, 2014; Dickman *et al.*, 2019; Signori-Müller *et al.*, 2021).

Apesar de os CNE serem reconhecidos como importantes indicadores das respostas das plantas a estresses ambientais e como reguladores do balanço de carbono (Martínez-Vilalta *et al.*, 2016), ainda persiste uma lacuna significativa de conhecimento sobre a dinâmica desses compostos em espécies de florestas tropicais (Dickman, 2019). Grande parte do arcabouço teórico atual sobre a dinâmica dos CNE deriva de estudos conduzidos em regiões temperadas, sistemas agrícolas ou experimentos sob condições controladas, como casas de vegetação, nos quais variáveis ambientais são manipuladas isoladamente e a complexidade ecológica é substancialmente reduzida (Würth *et al.*, 2005; Martínez-Vilalta *et al.*, 2016).

Por outro lado, evidências provenientes de estudos de campo em ecossistemas tropicais permanecem limitadas, fragmentadas e metodologicamente heterogêneas (Newell, 2002; Würth *et al.*, 2005; Dickman, 2019). Essa lacuna é particularmente preocupante, considerando que as florestas tropicais concentram elevada diversidade funcional (Wright, 2004; Reich, 2014) e estão entre os ecossistemas mais vulneráveis ao aumento da frequência e intensidade de secas e a eventos climáticos extremos (Phillips, 2009; McDowell, 2018). Além disso, diferenças nos protocolos de amostragem, incluindo variações no órgão analisado, período de coleta, profundidade amostral, métodos de extração e quantificação, dificultam comparações entre estudos e a construção de sínteses robustas (Quentin *et al.*, 2015; Landhäusser *et al.*, 2018).

Frente a essas questões, ampliar investigações padronizadas e baseadas em pesquisa de campo em floresta tropicais é fundamental para compreender como espécies com distintas estratégias ecológicas modulam suas reservas de carbono frente às mudanças climáticas, permitindo avançar na previsão de respostas ecossistêmicas e na modelagem do ciclo do carbono em escala global (Fisher *et al.*, 2007; Signori-Müller *et al.*, 2021; Friedlingstein *et al.*, 2023).

Nesse cenário, torna-se fundamental avaliar criticamente o estado atual do conhecimento sobre a dinâmica dos CNE em plantas tropicais.

Assim, este capítulo tem como objetivo sintetizar e analisar as evidências disponíveis acerca do uso dos CNE como ferramenta para compreender as respostas fisiológicas de plantas nativas tropicais às variações ambientais. A partir dessa análise, buscamos identificar padrões emergentes, lacunas conceituais e metodológicas, bem como as potencialidades e limitações do uso dos CNE como indicadores de estresse ambiental. Dessa maneira, espera-se contribuir para uma interpretação mais integrada de seu papel na ecologia, resistência e persistência das plantas tropicais frente às mudanças climáticas.

2. Seleção dos artigos e uso dos dados

2.1. Estratégia de busca e seleção dos estudos

A presente revisão foi conduzida a partir de uma busca estruturada da literatura científica em bases de dados internacionais indexadas (ex.: *Web of Science*, *Scopus* e *Google Scholar*), contemplando publicações entre os anos de 2000 e 2026. Foram utilizados os termos *non-structural carbohydrates* e *tropical*, associados por operadores booleanos. Além disso, utilizaram-se variações desses termos em português e siglas como “NSC” ou “CNE”, para que pudéssemos ter uma grande abrangência de artigos com diversas abordagens sobre o tema (Page *et al.*, 2021).

Inicialmente, foram selecionados 174 artigos que abordavam explicitamente CNE em ecossistemas tropicais, independentemente do delineamento experimental ou da abordagem metodológica empregada, compondo a base ampla de referência conceitual desta revisão. A partir desse conjunto, realizou-se uma seleção direcionada, com base na leitura de títulos e resumos, de estudos conduzidos em condições de campo com espécies nativas de florestas tropicais. Ao todo, 24 artigos foram selecionados para esta análise mais aprofundada e utilizados como suporte empírico ao longo do capítulo. A seleção não se propôs a uma cobertura integral da literatura nem a uma abordagem excludente, sendo conduzida como uma amostragem intencional com o objetivo de aprofundar a análise das metodologias empregadas em ambientes naturais e ilustrar,

com exemplos empíricos, as abordagens utilizadas na quantificação e interpretação dos CNE sob condições reais de estresse ambiental (Arksey; O'Malley, 2005; Page *et al.*, 2021).

2.2. Tratamento e organização dos dados

Os 174 artigos inicialmente selecionados foram exportados e organizados em formato compatível com o *software VOSviewer*, com o objetivo de realizar uma análise exploratória de coocorrência de termos e identificar tendências temáticas na literatura sobre CNE. Foram analisados títulos, resumos e palavras-chave fornecidos pelos autores. Também foram retirados termos genéricos e irrelevantes através de limpeza manual, permitindo a visualização de redes de termos mais recorrentes e de agrupamentos conceituais predominantes ao longo do período investigado.

Essa etapa possibilitou identificar eixos temáticos centrais, os quais orientaram a estruturação dos tópicos de resultados e discussão do presente capítulo. Assim, a organização temática não foi definida *a priori*, mas fundamentada nas tendências emergentes da própria literatura.

Paralelamente, as informações extraídas dos 24 estudos selecionados para análise aprofundada foram compiladas em planilhas no *Microsoft Excel®*, permitindo a sistematização de variáveis metodológicas e ecofisiológicas relevantes. Foram organizados dados referentes às espécies estudadas, ambiente de coleta, órgãos analisados, forma de quantificação dos CNE, variáveis fisiológicas associadas e principais resultados reportados. Essa compilação possibilitou a comparação entre abordagens metodológicas e subsidiou a síntese integrativa apresentada nas seções subsequentes.

2.3. Critérios de inclusão e categorização

Os 24 estudos selecionados para análise aprofundada foram organizados a partir de critérios descritivos e comparativos, com o objetivo de identificar padrões metodológicos e abordagens recorrentes na investigação de CNE em condições de campo tropical. Esses estudos foram classificados de acordo com: (I) as metodologias empregadas para

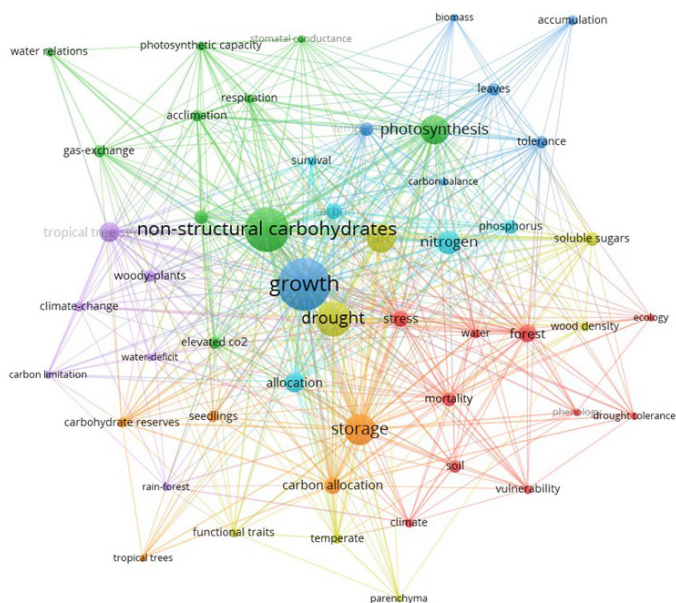
quantificação dos CNE, incluindo técnicas analíticas, tipo de extração e forma de expressão dos resultados; (II) o hábito das plantas analisadas (árvores, arbustos ou herbáceas); (III) os órgãos avaliados (folhas, caule e raízes), com atenção à compartimentalização do carbono; e (IV) as variáveis fisiológicas associadas investigadas em conjunto com os CNE, tais como assimilação líquida de carbono, condutância estomática, traços hidráulicos, crescimento e mortalidade.

Essa categorização permitiu identificar tendências metodológicas, lacunas de abordagem e níveis de integração entre dinâmica de carbono e funcionamento ecofisiológico nas florestas tropicais. Além disso, permitiu comparar criticamente as diferenças entre protocolos de coleta e procedimentos analíticos empregados.

3. Panorama conceitual da literatura

A literatura científica tem apresentado os CNE como componentes centrais do funcionamento vegetal, integrando processos de assimilação de carbono, alocação e desempenho sob variações ambientais. De modo geral, os CNE não são tratados como um atributo isolado, mas como parte de um sistema funcional que conecta fotossíntese, crescimento e resposta ao ambiente, especialmente à disponibilidade hídrica (Myers, 2007; Poorter; Kitajima, 2007; Poorter, 2010; Rowland, 2015; Dickman, 2019; Macieira, 2021; Signori-Müller, 2022; Macieira, 2023; Bartholomew, 2026). Esse enquadramento tem orientado investigações que relacionam reservas de carbono tanto ao crescimento vegetativo quanto à sobrevivência e à recuperação após distúrbios, consolidando os CNE como variável-chave na interpretação de estratégias funcionais em espécies tropicais. Nesse contexto, diversos estudos têm examinado a dinâmica temporal dos CNE em associação com taxas de crescimento e índices de sobrevivência, buscando integrar métricas fisiológicas e demográficas (Figura 2) (Poorter *et al.*, 2010; Signori-Müller *et al.*, 2022).

Figura 2: Rede de coocorrência de palavras-chave relacionadas aos carboidratos não estruturais em plantas tropicais



Rede de coocorrência de palavras-chave relacionadas aos carboidratos não estruturais em plantas tropicais, originada a partir de análise bibliométrica no VOS-viewer. O tamanho dos nós é proporcional à frequência de ocorrência dos termos na literatura, enquanto as conexões representam a força de coocorrência entre eles. As cores indicam diferentes agrupamentos temáticos.

Fonte: Os autores.

Evidências empíricas indicam que variações nas concentrações e nos estoques de CNE refletem padrões de alocação que modulam o desempenho das plantas sob condições ambientais contrastantes (Hartmann; Trumbore, 2016). Em espécies de florestas úmidas submetidas ao déficit hídrico, por exemplo, Poorter *et al.* (2010) demonstraram uma associação entre as maiores concentrações e estoques de CNE com elevadas taxas de sobrevivência de plântulas, enquanto o crescimento apresentou redução, sugerindo um *trade-off* entre expansão estrutural e manutenção de reservas. Em conjunto, esse corpo de evidências sustenta a interpretação dos CNE como elo funcional entre assimilação de carbono, crescimento e

sobrevivência, estabelecendo a base conceitual para análises integradas da dinâmica carbono–crescimento em florestas tropicais (Sala *et al.*, 2012; O'Brien *et al.*, 2014; Rowland *et al.*, 2015; Hartmann; Trumbore, 2016).

Devido ao seu papel como indicador fisiológico das respostas das plantas a estresses ambientais, os CNE têm sido amplamente empregados em estudos que investigam a variabilidade hídrica em ecossistemas tropicais, permitindo inferir a capacidade de tolerância, resiliência e ajuste metabólico sob secas mais frequentes e prolongadas associadas a eventos climáticos extremos (Rowland *et al.*, 2015; Li, 2016; Zhang, 2022). Evidências indicam que a dinâmica de concentração e estoque do CNE acompanha flutuações na disponibilidade de água, refletindo tanto restrições à assimilação quanto mudanças na alocação de carbono. Em florestas montanas tropicais nubladas, por exemplo, Bartholomew (2026) demonstrou que árvores submetidas à seca prolongada do solo mantiveram a integridade hidráulica e evitaram depleção crítica de carbono por meio de regulação metabólica e armazenamento estratégico de CNE, reforçando o papel dessas reservas como componente central da resposta ecofisiológica à seca.

Análises de trocas gasosas e atributos morfológicos foliares também emergem como uma coocorrência recorrente na literatura sobre CNE em florestas tropicais (Myers, 2007; Poorter, 2010; Rowland, 2015; Dickman, 2019; Macieira, 2020; Signori–Müller, 2021; Zhang, 2022; Bartholomew, 2026). Estudos que combinam assimilação fotossintética, condutância estomática e características estruturais da folha, como área foliar, espessura e densidade estomática, partem do pressuposto funcional de que os CNE constituem o principal reservatório transitório do carbono recentemente assimilado, mediando a dinâmica fonte–dreno e conectando a atividade fotossintética aos padrões de transporte, armazenamento e alocação estrutural (Dietze *et al.*, 2014; Hartmann; Trumbore, 2016). Dickman (2019), ao investigar um gradiente de precipitação durante a seca associada ao *El Niño* de 2015–2016, observou uma relação negativa significativa entre concentrações de CNE e taxas de trocas gasosas, interpretada como resultado de retroalimentação fonte–dreno. Nesse mecanismo, o acúmulo de açúcares solúveis nos ramos, associado à redução do transporte floemático e à diminuição da força do dreno, teria contribuído para a inibição

da fotossíntese. Esses achados reforçam o papel dos CNE como ponto de convergência entre regulação metabólica de curto prazo e respostas ecológicas observadas em escalas temporais mais amplas (Sala *et al.*, 2012; Rowland *et al.*, 2015; Hartmann; Trumbore, 2016; Dickman *et al.*, 2019).

Em conjunto, os padrões identificados indicam que a pesquisa sobre CNE em plantas tropicais tem evoluído para além da simples quantificação de reservas, consolidando-se como um campo voltado à elucidação dos mecanismos que conectam fisiologia, crescimento e resposta ambiental. Nesse enquadramento, os CNE não são apresentados apenas como estoques de carbono, mas como um componente integrador para compreender como plantas tropicais ajustam o balanço fonte-dreno sob variabilidade climática.

4. Trocas gasosas e dinâmica de carboidratos não estruturais sob estresse ambiental

A dinâmica dos CNE está intrinsecamente associada à assimilação líquida de carbono (A), uma vez que o carbono fixado pode ser particionado entre crescimento, respiração, manutenção metabólica e armazenamento, sendo alocado como açúcares solúveis ou convertido em amido, forma predominante de reserva de médio a longo prazo (Hoch, 2013; Hartmann; Trumbore, 2016; Hartmann *et al.*, 2018). Esse particionamento é dinâmico e regulado pelo balanço entre assimilação fotossintética e demanda metabólica, sendo fortemente modulado por condições ambientais, como disponibilidade hídrica, temperatura e radiação. Esses fatores alteram as taxas de assimilação e respiração e, consequentemente, o equilíbrio fonte-dreno e os padrões de alocação e armazenamento de carbono (Wurth, 2005; Dietze *et al.*, 2014; Hartmann; Trumbore, 2016).

Em períodos de ausência ou forte limitação da assimilação, como o estresse hídrico severo ou em fases de dormência, a respiração e outros processos metabólicos passam a depender exclusivamente das reservas previamente acumuladas de CNE (Stitt; Zeeman, 2012; Hartmann; Trumbore, 2016). Além de refletirem o balanço entre fixação e consumo de carbono, os estoques de CNE também exercem influência regulatória sobre as trocas gasosas e a própria atividade fotossintética, evidenciando a rela-

ção dos estoques de CNE no processo fotossintético (Smith; Stitt, 2007; Sala, 2012; Dietze *et al.*, 2014).

Assim, o tamanho do reservatório de CNE em árvores resulta do equilíbrio dinâmico entre entrada de carbono através da fotossíntese (fonte) e sua utilização para respiração, crescimento, defesa e outras demandas metabólicas (dreno), constituindo um indicador integrador do estado funcional da planta (Dietze *et al.*, 2014; Körner, 2015; Hartmann; Trumbore, 2016). Esse balanço fonte-dreno, em contexto das mudanças climáticas, assume um papel central na determinação da vulnerabilidade de florestas tropicais (McDowell *et al.*, 2011; Rowland *et al.*, 2015). O aumento da temperatura média, a maior frequência e intensidade de secas e de eventos climáticos extremos tendem a reduzir a assimilação líquida de carbono por meio do fechamento estomático, ao mesmo tempo em que elevam as taxas respiratórias e os custos de manutenção metabólica (Hoch, 2013; Hartmann; Trumbore, 2016; Buchanan; Wolosiuk, 2017). Assim, alterações persistentes nas trocas gasosas, mediadas por estresse térmico e hídrico, podem aumentar o risco de mortalidade, seja por limitação de carbono, seja pela interação entre esgotamento de reservas e falhas hidráulicas (Rowland, 2015). Dessa forma, a integração entre padrões de trocas gasosas e variação dos CNE fornece uma base essencial para compreender a resiliência ou a vulnerabilidade das florestas tropicais frente às mudanças climáticas contemporâneas.

De acordo com o levantamento bibliográfico feito, foi constatado que, apesar de o balanço fonte-dreno apresentar uma redução da fotossíntese em função do fechamento estomático, enquanto a respiração autotrófica se mantém estável, estudos mostram resultados diferentes do esperado. Bartholomew (2026) implementou um experimento de exclusão de precipitação durante 5 anos em uma floresta nublada montana tropical, em que as plantas podem adotar estratégias conservadoras sob seca prolongada, reduzindo sua demanda metabólica para evitar danos a longo prazo. Observou-se redução da fotossíntese e da assimilação de CO₂, acompanhada por diminuição proporcional da respiração autotrófica, o que levou à redução do crescimento. Essa resposta sugere uma estratégia coordenada de conservação de carbono, na qual tanto a fixação quanto o consumo de

carbono são reduzidos. Tal ajuste metabólico pode contribuir para a preservação dos estoques de CNE, fundamentais para a manutenção do metabolismo basal, ajuste osmótico e reparo celular durante períodos de estresse hídrico (Atkin; Macherel, 2009; Doughty *et al.*, 2015; Rowland, 2015).

No estudo de Dickman *et al.* (2019), conduzido durante o evento *El Niño* de 2015–2016 ao longo de um gradiente de precipitação no Panamá, verificou-se que, apesar da manutenção dos teores totais de CNE em folhas e ramos, emergiram associações significativas entre trocas gasosas e frações específicas desses compostos. Os açúcares solúveis nos ramos apresentaram correlação negativa com a taxa fotossintética média diária e positiva com a temperatura foliar, além de correlação negativa com a densidade do xilema, sugerindo um possível mecanismo de inibição por retroalimentação associado ao acúmulo de açúcares e às limitações no transporte floemático (McCormick; Watt; Cramer, 2009; Paul; Foyer, 2001; Thompson; Holbrook, 2003). Adicionalmente, os CNE totais foliares correlacionaram-se positivamente com a massa foliar por área (LMA – *Leaf Mass per Area*), enquanto o amido nos ramos aumentou com o ponto de perda de turgor, evidenciando uma integração funcional entre assimilação de carbono, traços hidráulicos e estratégias de tolerância à seca (Dickman *et al.*, 2019).

As evidências indicam que a dinâmica dos CNE é resultado de uma relação entre assimilação, respiração e demandas metabólicas, sendo modulada por condições ambientais e por estratégias funcionais das espécies (Hartmann; Trumbore, 2016; Martínez-Vilalta, 2016). Tanto a redução coordenada de fotossíntese e respiração sob seca prolongada quanto a manutenção relativamente homeostática dos estoques totais de CNE, acompanhada por ajustes nas frações solúveis e no amido, demonstram que as árvores tropicais regulam ativamente o balanço fonte–dreno para preservar reservas estratégicas de carbono (Würth, 2005; Hartmann; Trumbore, 2016; Dickman, 2019). Assim, a integração entre trocas gasosas, traços hidráulicos e armazenamento de CNE emerge não apenas como mecanismo central de resistência e resiliência fisiológica, mas também como eixo conceitual fundamental para elucidar os limites entre regulação adaptativa e colapso funcional em florestas tropicais sob eventos climáticos extremos (McDowell *et al.*, 2008; Rowland *et al.*, 2015; Dickman *et al.*, 2019).

5. Desafios metodológicos e lacunas de conhecimento

Apesar do avanço significativo na compreensão do papel dos CNE na ecofisiologia de plantas, especialmente sob estresse hídrico, persistem importantes desafios metodológicos e lacunas conceituais que limitam a comparação entre os estudos e a capacidade de generalização para ecossistemas tropicais naturais. Esses desafios são especialmente críticos em pesquisas de campo, onde a variabilidade ambiental e estrutural das florestas tropicais impõe complexidade adicional às inferências ecológicas (Dickman, 2019)

5.1. Falta de padronização de protocolos analíticos

A análise aprofundada dos estudos selecionados evidenciou expressiva heterogeneidade nos métodos empregados para quantificação de CNE. Isso configura um dos principais entraves para a comparação entre investigações de campo em regiões tropicais, como já apontado em avaliações interlaboratoriais e propostas de padronização metodológica (Quentin *et al.*, 2015; Landhäusser *et al.*, 2018). Entre os 24 estudos analisados, foram identificadas quatro abordagens principais: métodos cromatográficos (com o uso de Cromatografia de Troca Aniônica de Alta Eficiência com Detecção Amperométrica Pulsada – HPAEC/PAD; ou Cromatografia Líquida de Alta Eficiência – HPLC), métodos enzimáticos, métodos colorimétricos (utilizando antrona e fenol-ácido sulfúrico como reagentes) e, em menor escala, Espectroscopia de Infravermelho Próximo (NIRS).

Métodos cromatográficos são amplamente considerados referência por permitirem a separação e quantificação individual de glicose, frutose e sacarose com alta sensibilidade e especificidade. Entretanto, diferenças nos procedimentos de extração, na inativação enzimática e na conservação das amostras podem alterar substancialmente os resultados (Martínez-Vilalta *et al.*, 2016; Landhäusser *et al.*, 2018; Macieira, 2023). Protocolos enzimáticos, por sua vez, baseiam-se em reações específicas para determinação de açúcares solúveis e amido após etapas de hidrólise, mas variam quanto à eficiência de extração e às condições de digestão do amido, o que compromete a comparabilidade entre laboratórios (Smith;

Zeeman, 2006; Rowland, 2015; Landhäusser *et al.*, 2018). Métodos colorimétricos, frequentemente utilizados pela simplicidade e pelo baixo custo, estimam açúcares solúveis totais por meio da formação de compostos cromogênicos detectados por espectrofotometria. Contudo, esses métodos apresentam menor especificidade e maior suscetibilidade à interferência de outros metabólitos solúveis, podendo superestimar frações de açúcares redutores (Dubois *et al.*, 1956; Myers, 2007; Hartmann; Trumbore, 2016; Macieira, 2021). O uso de espectroscopia no infravermelho próximo (NIRS), embora promissor para análises rápidas e não destrutivas, depende de modelos de calibração robustos e frequentemente específicos para espécie e tecido, limitando sua transferibilidade entre estudos (Ramirez *et al.*, 2015; Landhäusser *et al.*, 2018; Ramirez, 2021).

Em conjunto, essas diferenças metodológicas dificultam a integração de dados em sínteses globais e comprometem inferências comparativas sobre a dinâmica de CNE em florestas tropicais sob estresses ambientais (Quentin *et al.*, 2015; Landhäusser *et al.*, 2018). Além disso, cerca de 30% dos estudos restringiram-se à quantificação de carboidratos não-estruturais totais (CNET), sem discriminação entre açúcares solúveis e amido, o que limita interpretações funcionais sobre o papel diferencial dessas frações. Essa diversidade metodológica amplia a incerteza comparativa e dificulta a construção de sínteses quantitativas robustas para ecossistemas tropicais (Quentin *et al.*, 2015; Landhäusser *et al.*, 2018).

Landhäusser *et al.* (2018) propuseram diretrizes padronizadas para amostragem, preservação e quantificação de CNE, mas a adoção dessas recomendações ainda é desigual, especialmente em estudos tropicais conduzidos em condições logísticas desafiadoras. A implementação de protocolos universais é condição essencial para reduzir incertezas e permitir comparações robustas entre pesquisas e biomas.

5.2. Problemas de amostragem sazonal e resolução temporal

A dinâmica de CNE apresenta forte variabilidade intra-anual associada à fenologia, às variações ambientais e à intensidade de crescimento (Wurth, 2005; Richardson *et al.*, 2013; Furze *et al.*, 2019). Em regiões tro-

picais, mesmo onde as estações do ano não são bem definidas, a sazonalidade hídrica pode induzir flutuações marcantes nas concentrações de CNE (O'Brien *et al.*, 2014; Martínez-Vilalta *et al.*, 2016). No entanto, muitos estudos de campo baseiam suas coletas em campanhas pontuais ou amostragens restritas a uma única estação, o que dificulta inferências sobre padrões dinâmicos.

A pesquisa de Zhang *et al.* (2022), por exemplo, ao investigar padrões globais de CNE em 90 espécies de angiospermas distribuídas em climas temperados, mediterrâneos e tropicais, baseou-se em coletas realizadas em períodos específicos do ano, o que permitiu comparações interespecíficas amplas, porém restritas a um recorte temporal único. Embora essa estratégia seja válida para análises comparativas funcionais, ela não captura a variabilidade intra-anual nem as flutuações associadas aos eventos extremos, apresentando resultados influenciados por questões ambientais do momento da coleta.

Em contraste, Rowland *et al.* (2015), ao avaliarem experimentalmente os efeitos de seca prolongada em parcelas permanentes, acompanharam, ao longo de dois anos, as concentrações de CNE em 21 árvores, produzindo uma série temporal contínua, capaz de revelar as variações nas concentrações de CNE ao longo do período analisado. A comparação entre esses desenhos amostrais evidencia que inferências sobre o papel dos CNE sob estresse hídrico podem variar substancialmente, dependendo da resolução temporal adotada. Estratégias amostrais que integrem múltiplos períodos ao longo do ano e que incluam fases fenológicas distintas são necessárias para reduzir incertezas interpretativas.

5.3. Escassez de estudos ao longo de gradientes espaciais

Embora haja evidências de que a dinâmica dos CNE esteja associada à limitação hidráulica e ao balanço de carbono sob estresse (McDowell *et al.*, 2008; Anderegg *et al.*, 2012), ainda são escassos os estudos conduzidos ao longo de amplos gradientes espaciais que integrem diferentes regiões tropicais sob uma mesma abordagem metodológica (Hartmann; Trumbore, 2016; Martínez-Vilalta *et al.*, 2016). A ausência de delineamentos que en-

globem múltiplos gradientes ambientais limita a capacidade de identificar padrões biogeográficos consistentes na alocação e no armazenamento de CNE. Em ecossistemas tropicais marcados por elevada heterogeneidade ambiental, essa lacuna espacial restringe a generalização de resultados e a construção de modelos preditivos robustos sobre a vulnerabilidade das florestas sob mudanças climáticas.

Embora escassos, alguns esforços em ampla escala demonstram o potencial de abordagens integradas. Li *et al.* (2016), por exemplo, desenvolveram um transecto abrangendo nove florestas distribuídas entre regiões temperadas frias, temperadas, subtropicais e tropicais no leste da China, analisando, em um mesmo período, folhas de espécies arbóreas predominantes ao longo do gradiente latitudinal. O estudo revelou que os padrões espaciais de CNE foliares e suas relações com temperatura, precipitação, radiação fotossinteticamente ativa e área foliar específica refletem adaptações das comunidades vegetais às variações ambientais em escala continental. Ainda que essa abordagem seja predominantemente espacial e não temporal, ela ilustra como desenhos amostrais integrados podem ampliar a compreensão sobre a variabilidade dos CNE, além de contextos locais isolados.

5.4. Sub-representação de órgãos subterrâneos

Raízes finas e estruturas subterrâneas representam compartimentos estratégicos para armazenamento e redistribuição de CNE (Wurth, 2005; Sala *et al.*, 2012; O'Brien *et al.*, 2014). No entanto, os estudos de campo com espécies tropicais que analisamos concentram-se principalmente em folhas, ramos e caules, devido à facilidade de amostragem. A escavação e separação de raízes por diâmetro são logisticamente complexas e raramente realizadas de forma sistemática em campo. É possível observar a análise de raiz principalmente em estudos em que as plantas são envasadas e acomodadas em casas de vegetação (O'Brien *et al.*, 2014; Martínez-Vilalta *et al.*, 2016).

Evidências experimentais reforçam a relevância funcional das reservas subterrâneas, ainda que grande parte dessas informações derive de estudos

em sistemas controlados. Myers e Kitajima (2007), ao investigarem a sobrevivência de espécies neotropicais sob limitação severa de luz, quantificaram os CNET em caules, raízes e cotilédones de reserva de mudas transplantadas do sub-bosque e submetidas ao estresse por sombreamento extremo e desfolha. O estudo demonstrou que maiores estoques de CNET em caules e raízes aumentaram significativamente a sobrevivência a longo prazo, indicando que o armazenamento subterrâneo constitui um traço funcional central para tolerância a estresses bióticos e abióticos. De forma semelhante, O'Brien *et al.* (2014) avaliaram a dinâmica de CNE em folhas, caules e raízes ao longo de 120 dias sob variações de luminosidade e disponibilidade hídrica, evidenciando respostas coordenadas entre compartimentos e destacando o papel das raízes na manutenção do balanço de carbono sob estresse hídrico. Contudo, ambos os estudos foram conduzidos com plantas envasadas e condições experimentais controladas, o que reduz a complexidade estrutural e edáfica típica de florestas tropicais primárias.

Estudos realizados diretamente com árvores adultas em campo permanecem escassos, mas existem alguns trabalhos desenvolvendo metodologias para esse tipo de coleta. Signori-Müller *et al.* (2022), ao analisarem espécies amazônicas com traços associados a estratégias de crescimento rápido e baixa densidade da madeira *versus* estratégias conservativas de crescimento lento, realizaram escavações próximas à base do tronco e coletaram raízes grossas em diferentes profundidades (5, 55 e 105 cm). Essa abordagem permitiu estimar variações nas concentrações de CNE em árvores inteiras sob condições naturais, revelando associações entre reservas subterrâneas e estratégias de sobrevivência. O esforço metodológico envolvido ilustra por que esse tipo de amostragem ainda é pouco representado na literatura de floresta tropical. Assim, embora evidências apontem para a importância estratégica das raízes no armazenamento de carbono, a predominância de estudos com mudas ou em ambientes controlados indica uma lacuna crítica na compreensão da dinâmica subterrânea em árvores adultas sob condições reais de campo.

Essa lacuna pode levar a interpretações incompletas sobre estratégias de armazenamento, uma vez que reservas radiculares podem sustentar a rebrota ou a manutenção metabólica durante períodos de estresse (Poor-

ter; Kitajima, 2007; Hartmann; Trumbore, 2016). A criação de metodologias não destrutivas para uso em órgãos subterrâneos em campo é crucial para estimativas realistas de estoque total ou concentrações gerais de CNE em florestas tropicais.

6. Considerações finais

Este capítulo demonstra que os carboidratos não-estruturais (CNE) constituem uma ferramenta conceitual relevante para compreender as respostas fisiológicas de plantas tropicais às variações ambientais. As evidências indicam que sua dinâmica reflete o equilíbrio ativo entre assimilação, alocação e demanda metabólica, integrando trocas gasosas, funcionamento hidráulico, crescimento e sobrevivência. Em contextos de estresse hídrico, os CNE emergem como componentes regulatórios do sistema fonte-dreno, modulando estratégias de resistência e resiliência e oferecendo uma lente interpretativa para entender a vulnerabilidade ou persistência de espécies tropicais sob mudanças climáticas.

Apesar dos avanços alcançados, persistem lacunas que limitam generalizações robustas, incluindo a heterogeneidade metodológica, a predominância de análises baseadas em concentração dos CNE, a baixa resolução temporal de muitos estudos e a sub-representação de órgãos subterrâneos. Além disso, controvérsias sobre o papel da limitação de carbono na mortalidade vegetal reforçam a necessidade de abordagens integradas que considerem simultaneamente CNE, hidráulica e dinâmica demográfica. Assim, o potencial dos CNE como indicadores de estresse ambiental depende de investigações padronizadas, multiorgânicas e de longo prazo em condições naturais, capazes de consolidar seu papel na previsão do futuro das florestas tropicais frente às mudanças climáticas.

7. Referências bibliográficas

AGUIRRE-GUTIÉRREZ, J. et al. Tropical forests in the Americas are changing too slowly to track climate change. **Science**, [S. l.], v. 387, p. ead15414, 2025. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.ad15414>.

ANDEREGG, W. R. *et al.* The roles of hydraulic and carbon stress in a widespread climate-induced forest die-off. **Proc. Natl Acad. Sci. USA**, [S. l.], v. 109, p. 233–237, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.1107891109>

ARKSEY, H.; O'MALLEY, L. Scoping studies: towards a methodological framework. **International Journal of Social Research Methodology**, [S. l.], v. 8 n. 1, p. 19–32, 2005.

ATKIN, O. K.; MACHEREL, D. The Crucial Role of Plant Mitochondria in Orchestrating Drought Tolerance. **Annals of Botany**, [S. l.], v. 103, p. 581–597, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcn094>.

BARTHOLOMEW, D. C. *et al.* Tropical montane cloud forests have high resilience to five years of severe soil drought. **Global Change Biology**, [S. l.], v. 32, p. e70670, 2026. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.70670>.

BEER, C.; REICHSTEIN, M.; TOMELLERI, E.; CIAIS, P.; JUNG, M.; CARVALHAIS, N.; PAPALE, D. Terrestrial gross carbon dioxide uptake: Global distribution and co-variation with climate. **Science**, [S. l.], v. 329, p. 834–838, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.1184984>

BRAVO-AVIL, C. H.; FEELEY, K. J. Variation in the drought tolerance of tropical understory plant communities across an extreme elevation and precipitation gradient. **Plants**, [S. l.], v. 12, p. 2957, 2023.

CAI, W.; BORLACE, S.; LENGAINNE, M.; VAN RENSCH, P.; COLLINS, M.; VECCHI, G.; JIN, F. Increasing frequency of extreme El Niño events due to greenhouse warming. **Nature Climate Change**, [S. l.], v. 4, p. 111–116, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1038/nclimate2100>.

CAVALERI, M. A.; COBLE, A. P.; RYAN, M. G.; BAUERLE, W. L.; LOESCHER, H. W.; OBERBAUER, S. F. Tropical rainforest carbon sink declines during El Niño as a result of reduced photosynthesis and increased respiration rates. **New Phytologist**, [S. l.], v. 216, p. 136–149, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.14724>.

CHAVES, M. M.; MAROCO, J. P.; PEREIRA, J. S. Understanding plant responses to drought—from genes to the whole plant. **Functional Plant Biology**, [S. l.], v. 30, p. 239–264, 2003. DOI: <https://doi.org/10.1071/FP02076>.

DICKMAN, L. T. *et al.* Homeostatic maintenance of nonstructural carbohydrates during the 2015–2016 El Niño drought across a tropical forest precipitation gradient. **Plant, Cell & Environment**, [S. l.], v. 42, p. 1705–1714, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1111/pce.13501>.

DIETZE, M. C. *et al.* Nonstructural carbon in woody plants. **Annual review of plant biology**, [S. l.], v. 65, p. 667–687, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev-v-arplant-050213-040054>.

DOUGHTY, C. E. *et al.* Drought impact on forest carbon dynamics and fluxes in Amazonia. **Nature**, [S. l.], v. 519, p. 78–82, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature14213>.

DUBOIS, M. *et al.* Colorimetric method for determination of sugars and related substances. **Analytical chemistry**, [S. l.], v. 28, p. 350–356, 1956. DOI: <https://doi.org/10.1021/ac60111a017>.

FISHER, R. A. *et al.* The response of an Eastern Amazonian rain forest to drought stress: results and modelling analyses from a throughfall exclusion experiment. **Glob. Chang. Biol.**, [S. l.], v. 13, p. 2361–2378, 2007. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01417.x>.

FRIEDLINGSTEIN, P. *et al.* Global carbon budget 2023. **Earth System Science Data**, [S. l.], v. 15, p. 5301–5369, 2023. DOI: <https://doi.org/10.5194/essd-15-5301-2023>.

FURZE, M. E.; HUGGETT, B. A.; AUBRECHT, D. M.; STOLZ, C. D.; CARBONE, M. S.; RICHARDSON, A. D. Whole-tree nonstructural carbohydrate storage and seasonal dynamics in five temperate species. **New Phytol**, [S. l.], v. 221, p. 1466–1477, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.15462>.

HARTMANN, H.; TRUMBORE, S. Understanding the roles of nonstructural carbohydrates in forest trees—from what we can measure to what we want to know. **New phytologist**, [S. l.], v. 211, p. 386–403, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.13955>.

HARTMANN, H. *et al.* Research frontiers for improving our understanding of drought-induced tree and forest mortality. **New Phytologist**, [S. l.], v. 218, p. 15–28, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.15048>.

HOCH, G. *et al.* Fruit production in three masting tree species does not rely on stored carbon reserves. **Oecologia**, [S. l.], v. 171, p. 653–662, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2579-2>.

KÖRNER, C. Paradigm shift in plant growth control. **Current opinion in plant biology**, [S. l.], v. 25, p. 107–114, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2015.05.003>.

LANDHÄUSSER, S. M. *et al.* Standardized protocols and procedures can precisely and accurately quantify non-structural carbohydrates. **Tree physiology**, [S. l.], v. 38, p. 1764–1778, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/tpy118>.

LI, N. *et al.* Leaf non-structural carbohydrates regulated by plant functional groups and climate: Evidences from a tropical to cold-temperate forest transect. **Ecological Indicators**, [S. l.], v. 62, p. 22–31, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.11.017>.

MACIEIRA, B. P. B. *et al.* Stem and leaf functional traits allow successional classification in six pioneer and non-pioneer tree species in Tropical Moist Broadleaved Forests. **Ecological Indicators**, [S. l.], v. 113, p. 106254, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106254>.

MACIEIRA, B. P. B. *et al.* Will climate change shift carbon allocation and stem hydraulics? Insights on a systemic view of carbon-and water-related wood traits in an anisohydric tropical tree species (*Hymenaea courbaril*, Leguminosae). **Ecological Indicators**, [S. l.], v. 128, p. 107798, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107798>.

MACIEIRA, B. P. B. *et al.* Climatic regulation of the non-structural and structural carbon in the pioneer *Senna multijuga* and non-pioneer *Hymenaea aurea* trees of a humid tropical rainforest. **Trees**, [S. l.], v. 37, p. 1355–1367, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00468-023-02427-z>.

MARTÍNEZ-VILALTA, J. *et al.* Dynamics of non-structural carbohydrates in terrestrial plants: a global synthesis. **Ecological monographs**, [S. l.], v. 86, p. 495–516, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1002/ecm.1231>.

MCCORMICK, A. J.; WATT, D. A.; CRAMER, M. D. Supply and demand: sink regulation of sugar accumulation in sugarcane. **Journal of experimental botany**, [S. l.], v. 60, p. 357–364, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/ern310>.

MCDOWELL, N. G. *et al.* Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought?. **New phytologist**, [S. l.], v. 178, p. 719–739, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02436.x>.

MCDOWELL, N. G. Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. **Plant physiology**, [S. l.], v. 155, p. 1051–1059, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.110.170704>.

MCDOWELL, N. *et al.* Drivers and mechanisms of tree mortality in moist tropical forests. **New Phytologist**, [S. l.], v. 219, p. 851–869, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.15027>.

MYERS, J. A.; KITAJIMA, K. Carbohydrate storage enhances seedling shade and stress tolerance in a neotropical forest. **Journal of Ecology**, [S. l.], p. 383–395, 2007. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01207.x>.

NEWELL, E. A.; MULKEY, S. S.; WRIGHT, J. S. Seasonal patterns of carbohydrate storage in four tropical tree species. **Oecologia**, [S. l.], v. 131, p. 333–342, 2002. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00442-002-0888-6>.

O'BRIEN, M. J. *et al.* Drought survival of tropical tree seedlings enhanced by non-structural carbohydrate levels. **Nature climate change**, [S. l.], v. 4, p. 710–714, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1038/nclimate2281>.

PAGE, M. J. *et al.* The PRISMA 2020 statement: an updated guideline for reporting systematic reviews. **BMJ**, [S. l.], v. 372, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1136/bmj.n71>

PAN, Y. *et al.* The structure, distribution, and biomass of the world's forests. **Annual review of ecology, evolution, and systematics**, [S. l.], v. 44, n. 1, p. 593–622, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110512-135914>.

PAUL, M. J.; FOYER, C. H. Sink regulation of photosynthesis. **Journal of Experimental Botany**, [S. l.], v. 52, n. 360, p. 1383–1400, 2001. DOI: <https://doi.org/10.1093/jexbot/52.360.1383>.

PHILLIPS, O. L. *et al.* Drought sensitivity of the Amazon rainforest. **Science**, [S. l.], v. 323, n. 5919, p. 1344–1347, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.1164033>.

POORTER, L. *et al.* Resprouting as a persistence strategy of tropical forest trees: relations with carbohydrate storage and shade tolerance. **Ecology**, [S. l.], v. 91, p. 2613–2627, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1890/09-0862.1>.

POORTER, L.; KITAJIMA, K. Carbohydrate storage and light requirements of tropical moist and dry forest tree species. **Ecology**, [S. l.], v. 88, p. 1000–1011, 2007. DOI: <https://doi.org/10.1890/06-0984>.

QUENTIN, A. G. *et al.* Non-structural carbohydrates in woody plants compared among laboratories. **Tree physiology**, [S. l.], v. 35, p. 1146–1165, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/tpv073>.

RAMIREZ, J. A. *et al.* Near-infrared spectroscopy (NIRS) predicts non-structural carbohydrate concentrations in different tissue types of a broad range of tree species. **Methods in Ecology and Evolution**, [S. l.], v. 6, p. 1018–1025, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12391>.

RAMIREZ, J. A. *et al.* Non-structural carbohydrate concentrations in woody organs, but not leaves, of temperate and tropical tree angiosperms are independent of the 'fast-slow' plant economic spectrum. **BioRxiv**, [S. l.], p. 2021.04, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1101/2021.04.20.440698>.

REICH, P. B. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. **Journal of ecology**, [S. l.], v. 102, p. 275–301, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12211>.

RICHARDSON, A. D.; CARBONE, M. S.; KEENAN, T. F.; CZIMCZIK, C. I.; HOLLINGER, D. Y.; MURAKAMI, P. *et al.* Seasonal dynamics and age of stemwood nonstructural carbohydrates in temperate forest trees. **New Phytol.**, [S. l.], v. 197, p. 850–861, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.12042>.

ROWLAND, L. *et al.* Death from drought in tropical forests is triggered by hydraulics not carbon starvation. **Nature**, [S. l.], v. 528, p. 119–122, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature15539>.

SALA, A.; PIPER, F.; HOCH, G. Physiological mechanisms of drought-induced tree mortality are far from being re-solved. **New Phytologist**, [S. l.], v. 186, n. 2, p. 274–281, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03167.x>

SALA, A.; WOODRUFF, D. R.; MEINZER, F. C. Carbon dynamics in trees: Feast or famine? **Tree Physiology**, [S. l.], v. 32, n. 6, p. 764–775, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/tp143>.

SIGNORI-MÜLLER, C. *et al.* Non-structural carbohydrates mediate seasonal water stress across Amazon forests. **Nature Communications**, [S. l.], v. 12, p. 2310, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41467-021-22378-8>.

SIGNORI-MÜLLER, C. *et al.* Variation of non-structural carbohydrates across the fast-slow continuum in Amazon Forest canopy trees. **Functional Ecology**, [S. l.], v. 36, p. 341–355, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13971>.

SMITH, A. M.; ZEEMAN, S. C. Quantification of starch in plant tissues. **Nature protocols**, [S. l.], v. 1, p. 1342–1345, 2006. DOI: <https://doi.org/10.1038/nprot.2006.232>.

SMITH, A. M.; STITT, M. Coordination of carbon supply and plant growth. **Plant, Cell & Environment**, [S. l.], v. 30, n. 9, p. 1126–1149, 2007. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01708.x>.

STITT, M.; ZEEMAN, S. C. Starch turnover: pathways, regulation and role in growth. **Curr Opin Plant Biol.**, [S. l.], v. 15, p. 282–292, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2012.03.016>.

BUCHANAN, B. B.; WOLOSUIK, R. A. Metabolismo de carboidratos. In: TAIZ, L.; ZEIGER, E. (org.). **Fisiologia e desenvolvimento vegetal**. 6. ed. Porto Alegre: Artmed, 2017. p. 203–244.

THOMPSON, M. V.; HOLBROOK, N. M. Application of a single-solute non-steady-state phloem model to the study of long-distance assimilate transport. **Journal of Theoretical Biology**, [S. l.], v. 220, n. 4, p. 419–455, 2003. DOI: <https://doi.org/10.1006/jtbi.2003.3115>.

TIAN, H.; MELILLO, J. M.; KICKLIGHTER, D. W.; MCGUIRE, A. D.; HELFRICH, J. V. K. III; MOORE, B. III; VÖRÖSMARTY, C. J. Effect of interannual climate variability on carbon storage in Amazonian ecosystems. **Nature**, v. 396, p. 664–667, 1998. DOI: <https://doi.org/10.1038/25328>.

WANG, Z.; WANG, C. Dynamics of nonstructural carbohydrates during drought and subsequent recovery: a global meta-analysis. **Agricultural and Forest Meteorology**, [S. l.], v. 363, p. 110429, 2025. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2025.110429>.

WRIGHT, I. J. *et al.* The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, [S. l.], v. 428, p. 821–827, 2004. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature02403>.

WÜRTH, M. K. R. *et al.* Non-structural carbohydrate pools in a tropical forest. **Oecologia**, [S. l.], v. 143, p. 11–24, 2005. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1773-2>.

ZHANG, G. *et al.* Non-structural carbohydrates and morphological traits of leaves, stems and roots from tree species in different climates. **BMC research notes**, [S. l.], v. 15, p. 251, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1186/s13104-022-06136-7>.

CAPÍTULO VII.

Nanoemulsões de óleos essenciais como biodefensivos

Hildegardo Seibert França¹

Luana da Silva Oliveira²

Luciana Barbosa Soares Chamoun³

Marina Reis Peres⁴

Plucia Franciane Ataíde Rodrigues⁵

Sheila Souza da Silva Ribeiro⁶

Perla Carrie Rocha dos Santos⁷

DOI: 10.52695/978-65-5456-195-2.7

1 ID: <https://orcid.org/0000-0001-6129-8793>

2 ID: <https://orcid.org/0009-0001-9651-0536>

3 ID: <https://orcid.org/0000-0002-1715-4351>

4 ID: <https://orcid.org/0000-0001-8434-7287>

5 ID: <https://orcid.org/0000-0002-9445-7962>

6 ID: <https://orcid.org/0009-0005-8626-6188>

7 ID: <https://orcid.org/0009-0003-7658-2094>

Introdução

A agricultura contemporânea enfrenta o desafio crescente de reduzir a dependência de pesticidas sintéticos sem comprometer a eficácia no manejo de pragas e doenças. Nesse cenário, o Manejo Integrado de Pragas (MIP) surge como uma abordagem estratégica que combina diferentes táticas de controle e prioriza soluções sustentáveis, alinhadas à redução de riscos ecotoxicológicos e à mitigação da resistência de organismos-alvo (Dara, 2019; Stenberg, 2017; Zhou *et al.*, 2024). A intensificação do uso repetido de ingredientes ativos convencionais (fungicidas, inseticidas e herbicidas) tem acelerado a seleção de populações resistentes, tornando necessária a diversificação de modos de ação e a incorporação de tecnologias inovadoras, capazes de manter a produtividade agrícola com menor impacto ambiental (Sparks; Nauen, 2015).

Entre as alternativas promissoras, os óleos essenciais (OEs) destacam-se por sua complexidade química e pelo amplo espectro de atividades antimicrobianas, antifúngicas e alelopáticas, apresentando potencial como biodefensivos naturais em sistemas agrícolas sustentáveis (Chang *et al.*, 2022; Chamoun *et al.*, 2021; Lima; Souza; França, 2022). Contudo, limitações intrínsecas, como volatilidade, baixa solubilidade em água e instabilidade físico-química, restringem a aplicação direta desses compostos em formulações agrícolas, especialmente em sistemas aquosos, como pulverizações foliares e tratamentos de sementes (Chamoun *et al.*, 2021). Além disso, a variabilidade composicional desses metabólitos vegetais impõe desafios adicionais relacionados à padronização química e à reprodutibilidade dos efeitos biológicos.

Nesse contexto, a nanotecnologia, especialmente por meio de nanoemulsões óleo-em-água (O/A), surge como uma estratégia capaz de superar essas limitações ao aumentar a dispersibilidade, a estabilidade e a biodisponibilidade dos compostos bioativos. Sistemas nanoemulsionados apresentam uma maior área interfacial e melhor interação com superfícies biológicas, favorecendo o contato com patógenos e tecidos vegetais e, potencialmente, reduzindo a necessidade de altas doses de ativos (Donsi; Ferrari, 2016; Mustafa; Hussein, 2020). Estudos recentes demonstram que nanoemulsões de óleos essenciais podem atuar como

ferramentas multifuncionais no MIP, incluindo aplicações em tratamento de sementes, controle foliar e proteção pós-colheita, com resultados positivos na supressão de fungos, bactérias e plantas daninhas (Abbasi; Ebrahimi; Farzaneh, 2025; Mosa *et al.*, 2023; Savitharani *et al.*, 2024).

Apesar do avanço tecnológico, a adoção de nanoemulsões como biodefensivos agrícolas ainda depende do estabelecimento de critérios robustos de padronização química, controle de qualidade e validação em condições reais de uso. A integração entre a caracterização composicional, a estabilidade físico-química e a avaliação de eficácia biológica torna-se essencial para garantir a reprodutibilidade, segurança e aplicabilidade dessas formulações dentro das diretrizes do MIP e dos princípios da agricultura sustentável (WHO, 2011; FDA, 2016; Mushtaq *et al.*, 2023). Assim, este capítulo discute o papel das nanoemulsões de óleos essenciais como uma solução tecnológica promissora para superar limitações dos biodefensivos naturais, explorando seus fundamentos, desenvolvimento e os desafios à aplicação prática no contexto agrícola.

Problema agrícola

O Manejo Integrado de Pragas (MIP) é uma abordagem sistêmica baseada no monitoramento, na tomada de decisão por níveis de ação e na combinação de táticas (culturais, genéticas, biológicas, físicas e químicas) para manter as populações de pragas e fitopatógenos abaixo do limiar de dano econômico, priorizando o uso racional e a minimização de riscos associados aos pesticidas. A consolidação do MIP tem sido acompanhada por uma pressão crescente para reduzir a dependência de pesticidas sintéticos, seja por demandas de mercado ou por metas de sustentabilidade e mitigação de riscos ecotoxicológicos. Nesse cenário, o MIP passa a ser tratado como um sistema decisório em que intervenções químicas (quando necessárias) devem ser posicionadas de forma cautelosa e estratégica, defendendo-se a integração de soluções inovadoras sem comprometer a eficácia do controle (Dara, 2019; Stenberg, 2017; Zhou *et al.*, 2024).

Um dos principais motores dessa transição é a resistência de populações-alvo (insetos, fungos fitopatogênicos, bactérias fitopatogênicas e

plantas daninhas) a ingredientes ativos com modos de ação repetidamente empregados, o que aumenta a pressão de seleção e acelera a perda de desempenho no campo. A alternância de modos de ação e, quando aplicável, o uso de estratégias em janelas de aplicação, frequentemente combinadas a misturas e a medidas não químicas, podem reduzir a probabilidade de fixação de alelos de resistência e de resistência cruzada (Sparks; Nauen, 2015).

No âmbito da agronomia sustentável, a substituição de agroquímicos sintéticos por extratos e óleos essenciais de plantas fundamenta-se na exploração da complexidade química do metabolismo secundário vegetal. A utilização desses produtos vegetais como bioherbicidas, biofungicidas e agentes antimicrobianos representa uma estratégia biodegradável, menos prejudicial à saúde humana e capaz de mitigar a resistência de fitopatógenos (Chamoun *et al.*, 2021; Lima; Souza; França, 2022).

Os biodefensivos baseados em produtos naturais ganham importância agrícola, pois se relacionam com a função preventiva no MIP, contribuindo para diversificar os modos de ação e reduzir a dependência de moléculas sintéticas. Entre as alternativas de base natural, os OEs destacam-se como fontes de compostos bioativos de amplo espectro, ricos em terpenos, fenóis, aldeídos e outros metabólitos secundários com atividade antimicrobiana e/ou fitotóxica, frequentemente associada a efeitos sobre membranas, parede celular e redes metabólicas que, do ponto de vista da gestão de resistência, tendem a ser mais difíceis de contornar por mutações pontuais (embora isso não elimine a necessidade de estratégias antirresistência). Ao mesmo tempo, os OEs exigem cautela em razão de potenciais efeitos de fitotoxicidade em doses elevadas e da variabilidade composicional entre lotes, o que impõe requisitos de padronização e formulação (Chang *et al.*, 2022).

O potencial bioativo dos OEs está associado ao papel ecológico de defesa e interação das plantas com o ambiente. Contudo, o uso desses insumos em formulações agrícolas enfrenta limitações bem estabelecidas, como a natureza lipofílica, a volatilidade e a instabilidade em meios aquosos, o que dificulta sua aplicação em sistemas à base de água — condição

típica de tratamentos foliares, suspensões para sementes e outras formas de uso no campo. Essa restrição é explicitada como um entrave relevante para o desenvolvimento de novos biopesticidas, reforçando a necessidade de estratégias de formulação que aumentem a solubilidade, a estabilidade e a biodisponibilidade (Chamoun *et al.*, 2021).

Nesse contexto, as nanoemulsões (sistemas óleo em água) surgem como uma tecnologia capaz de mitigar tais limitações por meio de gotículas em escala nanométrica (entre 50 e 200 nm) estabilizadas por tensoativos, conferindo melhor dispersão, molhabilidade, penetração e estabilidade quando comparadas a emulsões convencionais. Com isso, aumenta a área interfacial da nanoemulsão, o que favorece o contato com superfícies biológicas (cutícula foliar, tegumento de sementes, biofilmes bacterianos e hifas fúngicas), além de apresentar potencial para intensificar efeitos sobre a permeabilidade da membrana e processos de colonização e infecção (Donsi; Ferrari, 2016; Mustafa; Hussein, 2020). As nanoformulações à base de OEs têm sido propostas como uma alternativa para substituir pesticidas sintéticos de maior toxicidade e impacto ecossistêmico, alinhando-se à demanda por insumos mais seguros e sustentáveis (Chamoun *et al.*, 2021).

Do ponto de vista da implementação, os cenários de aplicação de nanoemulsões de OEs como biodefensivos abrangem diferentes etapas e matrizes do agroecossistema, podendo ser utilizadas tanto em contextos alimentares quanto agrícolas, incluindo a preservação de produtos armazenados, proteção contra fungos e bactérias e aplicações na agricultura, como o controle de plantas indesejáveis. Esse potencial é atribuído, entre outros fatores, à pronta solubilização em água, à bioeficácia aumentada e à liberação controlada do ativo (Chamoun *et al.*, 2021).

No tratamento de sementes, as nanoemulsões podem ser enquadradas como *nano-priming* (*priming* com nanossistemas), atuando simultaneamente como barreira protetora e fonte de compostos antifúngicos/antibacterianos. Um exemplo é o uso de nanoemulsões à base de óleo de *Nigella sativa* contra *Penicillium verrucosum* em sementes de milho, com inibição expressiva do patógeno e efeitos positivos sobre germinação e vigor, sugerindo viabilidade como camada protetora para sementes arma-

zenadas (Mosa; Youssef; Hamed; Hashim, 2023). Em sistemas bacterianos, nanoemulsões de OE de *Anisomeles indica* foram avaliadas contra *Xanthomonas oryzae* e *Xanthomonas citri*, incluindo ensaios de permeabilidade de membrana (vazamento de DNA/RNA e proteínas) e estudos em casa de vegetação com grupos de tratamento de semente e pulverização foliar, indicando redução substancial da severidade e efeitos promotores de crescimento, sem penalizar o desenvolvimento da planta hospedeira (Savitharani *et al.*, 2024).

Na aplicação foliar, o uso de nanoemulsões relaciona-se diretamente ao MIP, pois essas formulações podem atuar como ferramenta de supressão em janelas críticas, reduzindo a dependência de fungicidas sintéticos e servindo como componente em programas de rotação de modos de ação. Em cucurbitáceas, por exemplo, nanoemulsões de óleos essenciais foram testadas contra o oídio do pepino em condições de estufa, com avaliação não apenas de controle, mas também de efeitos sobre o metabolismo fenólico e o perfil de compostos bioativos, reforçando a ideia de que tais formulações podem combinar ação direta sobre o patógeno e respostas fisiológicas da planta (Abbasi; Ebrahimi; Farzaneh, 2025; Zhou *et al.*, 2024).

O estudo de Barros *et al.* (2024) apresenta uma revisão narrativa sobre as atividades biológicas do eugenol, principal fitoconstituente do óleo essencial de *Syzygium aromaticum*. O composto demonstra elevada atividade antioxidante, além de ação antifúngica e antibacteriana contra patógenos alimentares, como *Staphylococcus aureus*, *Escherichia coli* e *Salmonella*. Seu mecanismo envolve a desestabilização da membrana celular microbiana e a inibição de processos metabólicos essenciais. Estudos apontam eficácia na conservação de frutas, carnes e grãos, prolongando a vida útil dos alimentos. Assim, o eugenol destaca-se como um promissor conservante natural para a indústria alimentícia, embora ainda sejam necessários estudos sobre concentrações ótimas e aplicação em escala industrial.

Para solo/substrato (incluindo doenças radiculares), o desafio é maior devido às interações com a matéria orgânica, adsorção, microbiota e dinâmica de difusão; porém, ainda há evidências de aplicabilidade, como no uso de nanoemulsões de OE de *Foeniculum vulgare* contra *Fusarium oxysporum* associado à podridão radicular, com redução expressiva da

concentração inibitória mínima (CIM) e análises integradas de transcritômica/metabolômica, sugerindo impactos em parede/membrana e metabolismo energético do fungo, além de eficácia *in vivo* (Nie *et al.*, 2024). Esses resultados sugerem que as nanoemulsões podem funcionar como ferramenta complementar para patógenos de solo, desde que otimizadas para a persistência e a seletividade.

O sucesso no uso de nanoformulações de OEs é justificado pela amplitude dos alvos biológicos, como fungos fitopatogênicos — com relevância para sementes e pós-colheita (Lima; Souza; França, 2022) — e bactérias fitopatogênicas, para as quais as nanoemulsões podem ampliar a atividade antimicrobiana e atuar diante de perfis multirresistentes (Barraqui *et al.*, 2025). Em plantas daninhas, o uso do OE de *Rosmarinus officinalis* formulado em nanoemulsão promoveu efeitos alelopáticos dose-dependentes sobre a germinação e o crescimento inicial, com indicação de potencial como bioherbicida natural, bem como melhorou o desempenho e reduziu a geração de resíduos tóxicos (Chamoun *et al.*, 2021). Assim, ao integrar evidências de eficácia racional de formulação e aplicabilidade em diferentes pontos do sistema de produção, as nanoemulsões de OEs se consolidam como um eixo promissor para biodefensivos no âmbito do MIP.

A adoção de nanoemulsões de OE como biodefensivos deve ser discutida à luz de lacunas e critérios técnicos que condicionam sua viabilidade e escalonamento, incluindo a necessidade de padronização química e controle de qualidade por ferramentas como GC-MS (cromatografia gasosa acoplada à espectrometria de massas) e uso de marcadores, bem como a validação em condições de campo, com ênfase na robustez sob chuva e radiação UV (ultravioleta), e a avaliação sistemática de riscos para organismos não alvo, microbiomas e funções ecossistêmicas. Adicionalmente, para que essas tecnologias sejam efetivamente integradas ao MIP e sustentáveis no longo prazo, torna-se necessário o alinhamento às diretrizes de manejo de resistência, contemplando a alternância de modo de ação e posicionamento em janelas de aplicação, uma vez que o arcabouço de resistência e a classificação por modos de ação reforçam a necessidade de gerir biodefensivos como componentes de programas de rotação e integração, e não como soluções isoladas.

Óleo essencial

Os óleos essenciais são definidos como misturas complexas de substâncias lipofílicas e voláteis, derivadas do metabolismo secundário das plantas. O conceito abrange diversos aspectos fundamentais, desde a sua composição química até a função ecológica e a instabilidade intrínseca. Os óleos essenciais são constituídos predominantemente por três classes principais de compostos químicos: monoterpenos, sesquiterpenos e fenilpropanoides (Chamoun *et al.*, 2021; Gava *et al.*, 2025). Dentre eles, podem ser citados o citronelol, linalol, eugenol e mentol, pertencentes à classe dos terpenos, os quais são compostos orgânicos naturais ou sintéticos amplamente utilizados como substâncias aromáticas e fragrâncias em cosméticos e perfumes. Esses compostos constituem componentes majoritários de diversos óleos essenciais.

Alguns dos principais óleos essenciais com potencial uso como bio-defensivos incluem os de citronela, capim-limão, eucalipto, menta-piperita e melaleuca. No OE de citronela, encontram-se predominantemente compostos como o citronelal e o geraniol (Seixas; Castro; Santos; Cardoso, 2011). O citronelal também constitui o composto majoritário no OE de eucalipto, juntamente com o neo-isopulegol (de Souza *et al.*, 2016). No óleo essencial de capim-limão, predominam geranial, neral e mirceno (Pinto; Mantovani; Melo; Sediya; Vieira, 2014), enquanto o OE de menta-piperita apresenta como compostos majoritários mentol e mentona (Leal, 2001). Além disso, o limoneno é um dos constituintes recorrentes, sendo encontrado em todos os óleos essenciais supracitados. A composição desses óleos explica, em parte, as propriedades biológicas, como atividades antimicrobianas, anti-inflamatórias e antioxidantes, observadas nessas espécies vegetais e em seus respectivos derivados voláteis.

Matéria-prima vegetal e obtenção do óleo essencial

Os óleos essenciais podem ser extraídos de diferentes partes vegetais, como folhas, frutos, flores, raízes ou rizomas. No entanto, flores, folhas e caules são os órgãos vegetais nos quais se encontram com maior frequência as estruturas secretoras. O rendimento e a composição do óleo

essencial extraído variam conforme diversos fatores fisiológicos, ambientais, geográficos e genéticos (Figueiredo; Pedro; Barroso, 2014). Além disso, o método e o tempo de extração também podem influenciar esses parâmetros, conforme observado no estudo de Prins, Lemos e Freitas (2006).

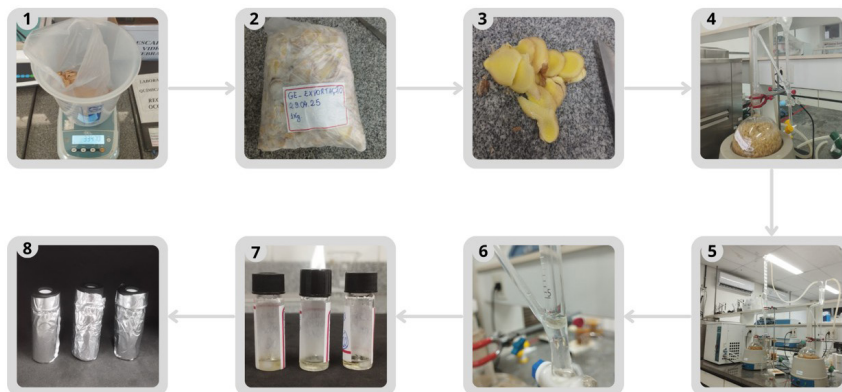
O método de extração mais antigo e comumente utilizado é a hidrodestilação (Kant; Kumar, 2022). Entretanto, também podem ser empregados métodos como a destilação por arraste a vapor, a destilação a seco e a prensagem a frio, sendo esta última comumente utilizada para cascas de frutos cítricos (Serrano; Figueiredo, 2018). Ademais, métodos de extração química com solventes também podem ser utilizados (Watanabe; Nosse; Garcia; Pinheiro, 2006).

O material vegetal empregado na extração pode ser seco ou fresco; contudo, o pré-processamento interfere diretamente no rendimento e na composição final do óleo essencial, conforme demonstrado por Magalhães, Koketsu, Gonçalves, Cornejo e Marques (1997). Outros estudos indicam que, dependendo da espécie vegetal, o rendimento obtido a partir do material seco pode ser superior àquele obtido do material fresco (Borges; Pereira; Cardoso; Alves; Lucena, 2012).

A hidrodestilação pode ser realizada por meio de destilação simples ou utilizando o aparelho de *Clevenger* (Figura 1). Ambos os métodos são eficazes; entretanto, a destilação sem o uso do aparelho de *Clevenger* apresenta melhor custo-benefício e maior versatilidade, embora dificulte a quantificação do óleo. Por sua vez, a hidrodestilação com aparelho de *Clevenger* permite maior precisão na quantificação e facilidade na coleta do óleo, além de proporcionar maior rendimento; contudo, o custo de aquisição do equipamento é elevado (De Lima; Dos Santos; Silva; Ramos, 2024).

Para facilitar a extração do óleo essencial, o vegetal deve ser previamente fragmentado. Dependendo da parte da planta selecionada, pode ser necessário fatar, triturar ou macerar o material, uma vez que estruturas mais rígidas, como caules e raízes, exigem maior ruptura das paredes celulares, favorecendo, assim, a liberação do óleo essencial (Borges, 2024).

Figura 1. Processo de extração do óleo essencial



Processo de extração do óleo essencial. 1- Pesagem do material vegetal; 2- Armazenamento e congelamento do material; 3- Fatiamento do material; 4- Adição do material ao balão volumétrico com água destilada; 5- Extração do óleo essencial com aparelho *Clevenger*; 6- Separação do óleo essencial; 7- Armazenamento do óleo essencial; 8- Proteção do óleo essencial ao abrigo da luz.

Fonte: os autores.

Limitações tecnológicas

Conforme citado anteriormente, os óleos essenciais podem constituir uma alternativa promissora no controle de pragas agrícolas; entretanto, algumas limitações tecnológicas estão associadas ao seu uso. Entre as principais, destacam-se a baixa estabilidade devido à alta volatilidade, que favorece a rápida vaporização, e a suscetibilidade à oxidação de seus compostos químicos (Gonsalves *et al.*, 2009; Borges, 2024).

Outro fator limitante refere-se à variabilidade química dos óleos essenciais, bem como à sua insolubilidade em água (Oliveira; Alvarenga; Venâncio; Balduino; Cardoso, 2021). Fatores endógenos, como anatomia, fisiologia, genética, vias biossintéticas do metabolismo secundário e eficiência enzimática, assim como fatores exógenos, incluindo luz, precipitação, local de cultivo e características do solo, influenciam diretamente a composição e a quantidade de compostos dos OEs (Barra, 2009). Além disso, o estágio de desenvolvimento da planta e a parte vegetal utilizada

na extração também contribuem para a variabilidade do perfil químico. Estudos indicam ainda que a sazonalidade pode interferir significativamente no rendimento e na qualidade do óleo essencial (McGimpsey, 1994; Hussain *et al.*, 2008; Gazim *et al.*, 2010).

Aspectos relacionados ao armazenamento também devem ser considerados, uma vez que os óleos essenciais podem sofrer fotodegradação. Esse processo ocorre devido à formação de espécies reativas de oxigênio geradas por reações fotoquímicas mediadas por sensibilizadores endógenos, como a riboflavina. Essas espécies reativas interagem com os constituintes do óleo essencial, desencadeando reações de oxidação que resultam na alteração da composição química, na redução da estabilidade e no comprometimento da atividade biológica do produto. Adicionalmente, fatores ambientais, como temperatura e disponibilidade de oxigênio, também contribuem para a degradação dos compostos (Dimarco Palencia *et al.*, 2020).

Padronização química, reprodutibilidade e limites experimentais em bioensaios com produtos naturais

Produtos naturais de origem vegetal, como extratos e óleos essenciais, apresentam elevada complexidade química e variação natural associada a elementos botânicos, ambientais e tecnológicos. Segundo Fiorese *et al.* (2021), essa heterogeneidade reflete a diversidade de espécies e quimiotipos, as condições edafoclimáticas e as técnicas utilizadas nos processos de extração e preparo da matéria-prima.

Em bioensaios, a variabilidade do material testado afeta diretamente a análise dos resultados, a comparação entre estudos e a reprodutibilidade dos efeitos observados. A literatura reconhece que esse comportamento é característico de produtos vegetais e deve ser incorporado de forma sistemática ao desenho experimental, uma vez que impacta a qualidade, a segurança e a eficácia das formulações (Riswanto *et al.*, 2022). Nesse contexto, a padronização química não corresponde à busca por uma composição fixa, mas à definição de critérios controlados de variação, capazes de assegurar consistência funcional entre lotes (Fiorese *et al.*, 2021; Gomes; Corte; França, 2024; Perini *et al.*, 2025).

Gomes, Corte e França (2024) demonstram que variações quantitativas ou qualitativas na composição química têm influência direta sobre respostas biológicas, incluindo efeitos alelopáticos, antimicrobianos, antifúngicos, citotóxicos e antioxidantes. Alterações na proporção relativa dos constituintes podem modificar tanto a intensidade quanto a previsibilidade desses efeitos. Quando essas variações não são controladas ou descritas adequadamente, a comparação entre estudos independentes se fragiliza, reduzindo a reprodutibilidade dos bioensaios e dificultando a extrapolação dos resultados para aplicações agronômicas, farmacológicas ou ambientais (Fiorese *et al.*, 2021).

Como resposta a esse desafio metodológico, a definição de marcadores químicos consolidou-se como estratégia central no controle da variabilidade em produtos vegetais. De acordo com Corrêa *et al.* (2017), marcadores podem corresponder a metabólitos biologicamente relevantes ou a compostos analíticos representativos da matriz, desde que apresentem estabilidade química, detectabilidade analítica, recorrência entre lotes e representatividade adequada do material estudado. Essa abordagem sustenta o controle de qualidade, a rastreabilidade e a comparabilidade interlotes (Santana *et al.*, 2019).

Em produtos vegetais submetidos a etapas adicionais de preparo, o monitoramento de marcadores específicos tende a assumir importância ainda maior. Santana *et al.* (2019), ao avaliarem dispersões obtidas a partir de *Mikania glomerata*, demonstraram que o acompanhamento do teor de cumarina ao longo do processo forneceu um indicador objetivo de consistência e apoiou a interpretação do desempenho biológico.

A definição de marcadores viabiliza o estabelecimento de faixas aceitáveis de variação por lote, compatíveis com a variabilidade natural da matéria-prima vegetal. Esses limites não buscam homogeneizar artificialmente o produto, mas oferecer referências operacionais coerentes com sistemas biológicos complexos. Pesquisas com óleos essenciais de *Ocimum gratissimum* e *Schinus terebinthifolia* indicam que diferenças quantitativas de composição podem resultar em mudanças relevantes na atividade antimicrobiana e antifúngica, reforçando a necessidade de limites químicos bem definidos (Lima *et al.*, 2024; Barraqui *et al.*, 2025).

Embora marcadores individuais sejam ferramentas úteis, eles nem sempre representam adequadamente sistemas multicomponentes. Nessa perspectiva, o *fingerprinting* químico atua como estratégia complementar ao fornecer um perfil global por técnicas cromatográficas e espectrométricas, permitindo a comparação entre lotes e a detecção de variações sutis não captadas pela quantificação isolada de um único composto (Corrêa *et al.*, 2017; Barros *et al.*, 2024; Carranco *et al.*, 2018).

A relação entre composição química e eficácia biológica permanece como um dos principais desafios na padronização de produtos naturais, uma vez que a atividade de extratos e óleos essenciais raramente se explica por um composto isolado, sendo frequentemente resultado da interação entre diversos metabólitos, inclusive constituintes minoritários (Fiorese *et al.*, 2021). Mesmo com estratégias de padronização, bioensaios envolvendo produtos naturais permanecem sujeitos a vieses metodológicos e analíticos, como a interferência do veículo de solubilização e os efeitos de turbidez e coloração em leituras por absorbância, fatores que podem mascarar respostas biológicas reais e exigem controles adequados (Santana *et al.*, 2019; Chamoun *et al.*, 2021; Barros *et al.*, 2024).

Outro ponto crítico refere-se à estabilidade físico-química do produto durante o ensaio. Materiais considerados estáveis em curto prazo podem sofrer alterações ao longo do período experimental, modificando a exposição efetiva do sistema ao composto ativo. Assim, o monitoramento da estabilidade antes e após os ensaios constitui uma medida básica para sustentar a interpretação dos resultados (Santana *et al.*, 2019; Gava *et al.*, 2025).

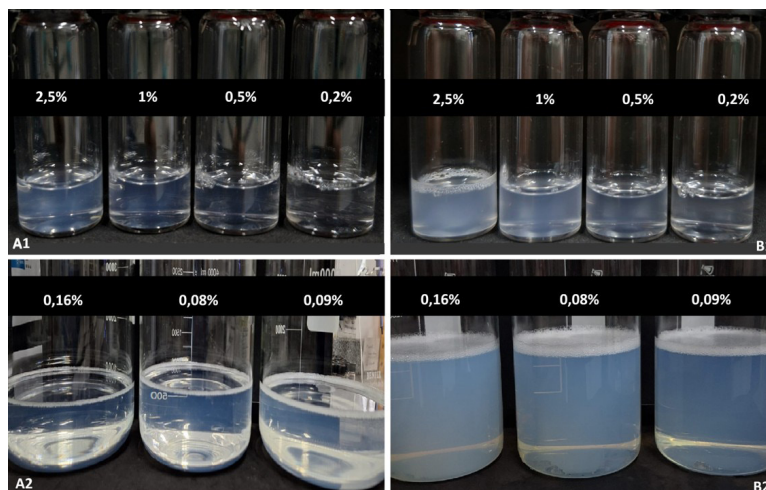
De forma geral, dados reprodutíveis e cientificamente consistentes em estudos com produtos naturais complexos dependem da integração entre padronização química, conhecimento da composição e desenho experimental compatível com essa complexidade, conforme diretrizes internacionais aplicáveis a produtos botânicos e controle de qualidade (WHO, 2011; FDA, 2016).

Nanoemulsões

No campo da nanobiotecnologia vegetal, as nanoemulsões são definidas como sistemas coloidais cineticamente estáveis, compostos por dois líquidos imiscíveis, geralmente óleo e água, estabilizados por agentes tensoativos (surfactantes) (Figura 2) (Chamoun *et al.*, 2021; Gava *et al.*, 2025).

A transformação de óleos essenciais em nanoemulsões é uma estratégia tecnológica fundamental que visa superar as limitações intrínsecas desses metabólitos secundários e maximizar seu potencial biotecnológico, por meio da estabilização e proteção de compostos voláteis (Gava *et al.*, 2025; Santana *et al.*, 2019), da superação da lipofilicidade e do aumento da solubilidade (Santana *et al.*, 2019; Chamoun *et al.*, 2021; Gava *et al.*, 2025), da potencialização da biodisponibilidade, facilitando a entrada dos ativos nas células vegetais (Chamoun *et al.*, 2021; Gava *et al.*, 2025), bem como da extensão do tempo de ação (Santana *et al.*, 2019; Gava *et al.*, 2025). Do ponto de vista econômico e ecológico, é possível atingir a mesma eficácia biológica utilizando concentrações significativamente menores de óleo essencial, o que otimiza a cadeia produtiva (Santana *et al.*, 2019; Barraqui *et al.*, 2025), além de reduzir a geração de resíduos tóxicos, oferecendo uma alternativa biodegradável aos defensivos sintéticos na agricultura (Chamoun *et al.*, 2021).

Figura 2. Nanoemulsão de *Cymbopogon winterianus* e *Eucalyptus globulus* em diferentes concentrações. A1 e A2: *Cymbopogon winterianus* 1mL e 500mL, respectivamente. B1 e B2: *Eucalyptus globulus* 1mL e 500 mL



Fonte: Os autores.

Por que nanoemulsões?

Nanoemulsões são sistemas coloidais cineticamente estáveis, formados por gotículas de dimensões nanométricas dispersas em fase aquosa e estabilizadas por tensoativos apropriados. A aplicação dessa tecnologia a óleos essenciais tem sido investigada como uma alternativa para contornar limitações como a baixa solubilidade em água, a volatilidade e a instabilidade físico-química, ampliando as possibilidades de uso em sistemas biológicos e agronômicos (Chamoun *et al.*, 2021; Gava *et al.*, 2025).

A redução do tamanho das gotículas melhora a dispersibilidade e a estabilidade do sistema, promovendo uma distribuição mais homogênea do ativo e ampliando a área superficial de contato com o alvo biológico. Em condições agronômicas, isso se traduz em melhor cobertura superficial e deposição mais uniforme sobre tecidos vegetais, o que pode aumentar a

eficiência em comparação ao óleo não formulado (Lima *et al.*, 2024; Barraqui *et al.*, 2025).

Além da eficácia inicial, sistemas com baixa polidispersidade tendem a apresentar maior estabilidade coloidal, prolongando a disponibilidade do ativo e reduzindo perdas por volatilização ou degradação. Comparações em doses equivalentes indicam ainda que a nanoestruturação pode permitir a redução da quantidade de óleo necessária para alcançar respostas semelhantes ou superiores, contribuindo para o uso mais racional do recurso e para a mitigação de riscos ambientais (Chamoun *et al.*, 2021; Lima *et al.*, 2024).

Somados a esses aspectos, a interação com a superfície foliar constitui um fator determinante para o desempenho dessas formulações. A redução do tamanho das gotículas, associada às propriedades dos tensoativos, favorece uma maior molhabilidade, adesão e espalhamento sobre a cutícula vegetal, resultando em aumento da retenção e da eficiência de contato, além de reduzir perdas por escorrimento ou lavagem (Gava *et al.*, 2025). Ainda que não eliminem todas as limitações próprias dos óleos essenciais, as nanoemulsões contribuem para ampliar a previsibilidade e a consistência do seu uso em sistemas agrícolas.

Desenvolvimento da nanoemulsão

• Tipo: O/A (óleo em água) e justificativa para aplicação agrícola

Os óleos essenciais (OEs) são misturas complexas de compostos orgânicos voláteis, produzidos no metabolismo vegetal e amplamente reconhecidos por suas atividades biológicas. Apesar do potencial de aplicação em diferentes áreas (Alves *et al.*, 2022; Angane *et al.*, 2022; Aqeel *et al.*, 2023; Duque *et al.*, 2023), incluindo a agricultura, sua utilização direta é limitada pela elevada volatilidade, lipofilicidade e baixa estabilidade físico-química. Essas características comprometem a dispersão em meio aquoso, a biodisponibilidade e a persistência dos compostos ativos.

A aplicação da nanotecnologia, especialmente por meio de nanoemulsões, tem sido proposta como estratégia para superar essas limitações.

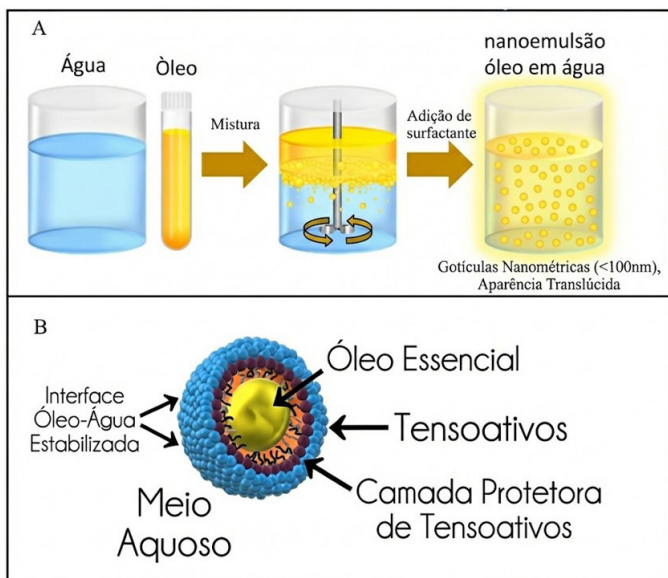
Nanoemulsões do tipo óleo em água (O/A) apresentam vantagens para o uso agrícola, como a facilidade de diluição, a compatibilidade com sistemas de pulverização e a melhor distribuição dos ativos. Além disso, esses sistemas favorecem a estabilização e a manutenção da biodisponibilidade dos compostos bioativos quando comparados a soluções convencionais, contribuindo para uma maior eficiência de aplicação (Sousa, 2025).

- **Seleção de tensoativo: HLB, tensoativos não iônicos e biossurfactantes**

A escolha do tensoativo é um dos fatores mais críticos no desenvolvimento de nanoemulsões estáveis. O sistema de Equilíbrio Hidrofílico-Lipofílico (HLB) é amplamente utilizado para orientar essa seleção, permitindo prever o tipo de emulsão formada. O sistema HLB baseia-se em uma escala semiempírica utilizada para expressar o equilíbrio entre as frações hidrofílica (“cabeça”) e lipofílica (“cauda”) das moléculas de surfactantes (De *et al.*, 2015). Para sistemas O/A, são necessários tensoativos com valores de HLB elevados, capazes de promover maior afinidade com a fase aquosa e reduzir a tensão interfacial (Figura 3).

Tensoativos não iônicos são frequentemente empregados devido à sua menor sensibilidade a variações de pH e de força iônica, além de apresentarem menor toxicidade. A seleção adequada do HLB ótimo contribui para a formação de gotículas menores, com menor polidispersidade e maior estabilidade cinética da nanoemulsão. Podem ainda ser empregados biossurfactantes, desde que apresentem compatibilidade com a formulação e desempenho adequado na estabilização do sistema (Pinheiro; Costa; Abreu, 2021).

Figura 3. Esquema ilustrativo da formação de uma nanoemulsão óleo-em-água (O/W) e da organização estrutural da gotícula



Fonte: Os autores.

• Método de preparo: baixa energia versus alta energia

Os métodos de preparo de nanoemulsões podem ser classificados em técnicas de alta e baixa energia (Gauthier; Capron, 2021). Os métodos de alta energia, como homogeneização de alta pressão e ultrassonicação, utilizam forças mecânicas intensas para reduzir o tamanho das gotículas. Embora eficientes, esses métodos demandam elevado consumo energético e podem promover a degradação de compostos sensíveis.

Os métodos de baixa energia baseiam-se em alterações nas propriedades físico-químicas do sistema, como a inversão de fase por temperatura (PIT) ou por composição (PIC). Esses métodos permitem a formação de nanoemulsões com menor consumo energético e maior controle do processo, sendo especialmente adequados para formulações contendo óleos essenciais e outros compostos termossensíveis (Gauthier; Capron, 2021; Øye *et al.*, 2023).

- **Variáveis críticas do processo de nanoemulsificação**

A estabilidade e o desempenho das nanoemulsões dependem do controle rigoroso de variáveis críticas, como a ordem de adição dos componentes, a temperatura, o tempo de processamento, a intensidade de energia aplicada, a concentração de tensoativo e a fração oleosa. Alterações nesses parâmetros podem resultar em aumento do tamanho das gotículas e em maior índice de polidispersão (Santa Rosa, 2022). Além disso, a composição da fase oleosa e a solubilidade do óleo na fase contínua influenciam fenômenos de instabilidade, como a maturação de Ostwald (Guerrero *et al.*, 2023). O ajuste adequado dessas variáveis é essencial para garantir a reprodutibilidade, estabilidade físico-química e eficiência do sistema formulado.

Desenvolvimento da nanoemulsão

- **Tamanho de gota e distribuição**

O tamanho médio das gotículas e a distribuição de tamanho são parâmetros fundamentais para a caracterização de nanoemulsões, influenciando diretamente a estabilidade e o desempenho do sistema. Técnicas como espalhamento dinâmico de luz (DLS) são amplamente utilizadas para determinar o diâmetro hidrodinâmico e a distribuição das gotículas. A faixa de tamanho na qual as nanoemulsões se enquadram é objeto de discussão; entretanto, embora não haja consenso, os autores geralmente as situam entre 50 e 200 nm (Almeida *et al.*, 2023).

Valores reduzidos de tamanho médio e distribuições estreitas indicam maior estabilidade cinética e menor tendência a processos de instabilidade física. Em alguns casos, técnicas complementares, como difração a laser, podem ser empregadas para avaliação da distribuição de tamanho em sistemas específicos (Coelho *et al.*, 2018).

- **Índice de polidispersão, potencial zeta e propriedades reológicas**

O índice de polidispersão (PDI) fornece informações sobre a homogeneidade do sistema, sendo valores baixos indicativos de uma distribuição uniforme das gotículas. O potencial zeta, quando aplicável, pode ser

utilizado como indicativo da estabilidade eletrostática da nanoemulsão; valores elevados, positivos ou negativos, indicam maior repulsão eletrostática entre as partículas, o que contribui para a estabilidade do sistema, ao evitar floculação e coalescência (Tadros, 2016).

A viscosidade e o comportamento reológico também são parâmetros relevantes, especialmente para aplicações agrícolas, pois influenciam a aplicação por pulverização e a estabilidade durante o armazenamento. A análise reológica permite determinar se o sistema apresenta comportamento pseudoplástico, caracterizado pela redução da viscosidade com o aumento do cisalhamento, ou comportamento newtoniano, no qual a viscosidade permanece constante independentemente da força aplicada. Tais caracterizações contribuem para a compreensão do comportamento físico do sistema formulado (Øye *et al.*, 2023).

- **Efeito de pH, força iônica, temperatura e diluição**

A estabilidade das nanoemulsões pode ser afetada por variações de pH, força iônica, temperatura e diluição, condições frequentemente encontradas durante o armazenamento e a aplicação em campo. Alterações nesses fatores podem comprometer a integridade das gotículas e favorecer processos de instabilidade (Sousa, 2025). Ensaios que avaliam o comportamento da nanoemulsão frente a essas variáveis são importantes para prever seu desempenho em diferentes condições ambientais, incluindo o uso de água dura e diferentes níveis de diluição.

- **Estabilidade física: cremação, coalescência, floculação e maturação de Ostwald**

Processos de instabilidade física, como cremação, coalescência, floculação e maturação de Ostwald, podem comprometer a qualidade das nanoemulsões ao longo do tempo (Gauthier; Capron, 2021). A cremação refere-se ao movimento ascendente das gotículas dispersas causado pela diferença de densidade entre as fases, sem alteração do tamanho das gotículas. A coalescência ocorre quando gotículas se fundem, formando gotas maiores e levando à separação de fases.

A floculação corresponde à agregação reversível das gotículas, sem fusão entre elas, podendo alterar a distribuição de tamanho e favorecer outros mecanismos de instabilidade. Já a maturação de Ostwald está associada à difusão de moléculas da fase oleosa de gotículas menores para maiores, resultando no crescimento progressivo do tamanho médio das gotículas. A avaliação desses fenômenos permite identificar mecanismos predominantes de instabilidade e orientar ajustes na formulação.

Ensaio Biológicos Agrícolas

- **Antifúngico *in vitro*: inibição de crescimento micelial, germinação de esporos e MIC/IC₅₀**

Testes *in vitro* com nanoemulsões avaliam a inibição do crescimento micelial e da germinação de esporos, o que compromete o desenvolvimento e a propagação fúngica por meio da interação com a membrana celular. A eficácia antifúngica é quantificada pela Concentração Mínima Inibitória (CIM), que indica a menor concentração inibitória, e pelo IC₅₀, correspondente à redução de 50% do crescimento. O estudo de Lima (2024) demonstrou que extratos de *Ocimum gratissimum* e nanoemulsões de eugenol apresentam atividade antifúngica em sementes de feijão e milho, inibindo o crescimento micelial e a germinação de esporos. Os extratos etanólico e diclorometânico preservaram melhor a qualidade fisiológica das sementes, enquanto a nanoemulsão de eugenol, embora eficaz, reduziu o vigor das sementes.

- **Antifúngico *in vivo*: ensaios em frutos/pós-colheita; folhas destacadas; casa de vegetação**

Os ensaios em frutos pós-colheita avaliam a eficácia das nanoemulsões em prolongar a vida útil das frutas, protegendo contra infecções fúngicas durante o armazenamento. A técnica de folhas destacadas testa a eficácia antifúngica das nanoemulsões diretamente nas folhas, sem a interferência de outros fatores biológicos. Na casa de vegetação, as nanoemulsões são testadas em condições controladas para proteger as plantas contra patógenos fúngicos.

O estudo de Rashid, Awla e Sijam (2023) avaliou a eficácia de uma nanoemulsão de *Rhus coriaria* em patógenos do tomateiro, mostrando que a formulação foi eficaz contra *Fusarium oxysporum*, *Colletotrichum boninense*, *Xanthomonas vesicatoria* e *Ralstonia solanacearum*. A redução da intensidade das doenças e o aumento do crescimento das plantas indicam que essa nanoemulsão pode ser uma alternativa econômica e ecológica aos pesticidas químicos, especialmente em cultivos controlados.

- **Antibacteriano: crescimento, inibição, biofilme**

Os testes de inibição bacteriana com nanoemulsões monitoram o crescimento bacteriano em meios de cultura, nos quais as nanoemulsões alteram a membrana bacteriana, impedindo a proliferação das bactérias. Essas formulações são eficazes contra biofilmes bacterianos, que são comunidades bacterianas protegidas por uma matriz extracelular, frequentemente resistentes a tratamentos convencionais. As nanoemulsões penetram essa camada protetora, inibindo a adesão e o crescimento das bactérias.

O estudo de Adamu *et al.* (2021) avaliou nanoemulsões de óleos essenciais de gengibre no controle da queima bacteriana das folhas em arroz, causada por *Xanthomonas oryzae* *pv.* *oryzae* (Xoo). Os resultados mostraram que as nanoemulsões foram eficazes na inibição do crescimento bacteriano, na prevenção da formação de biofilmes e no controle da doença. Além disso, demonstraram ser uma alternativa promissora aos antibióticos sintéticos, aumentando a produtividade do arroz em condições de casa de vegetação.

- **Alelopatia/herbicida: germinação, alongamento radicular/hipocótilo, fitotoxicidade**

A alelopatia é um processo no qual uma planta libera compostos que influenciam o crescimento de outras, sendo explorada em estratégias de controle de plantas daninhas. Nanoemulsões herbicidas têm mostrado eficácia na inibição da germinação, no crescimento radicular e no alongamento do hipocótilo de plantas, interferindo em processos fisiológicos, como a absorção de água e nutrientes e a síntese de proteínas. Esses efeitos são fundamentais em ensaios de fitotoxicidade e controle de plantas daninhas.

Chamoun *et al.* (2021) mostraram que nanoemulsões de óleo essencial de *Rosmarinus officinalis* reduziram, de forma dose-dependente, a germinação e o crescimento radicular de *Lactuca sativa*, além de afetarem o hipocótilo. Observou-se redução da atividade da peroxidase, sem alterações na catalase e no superóxido-dismutase, indicando o potencial das nanoemulsões como bioherbicidas ecológicos.

Variáveis determinantes de estabilidade e desempenho

• Tamanho de gota/PDI versus persistência e eficácia

O tamanho de gota e o índice de polidispersidade (PDI) são determinantes para a persistência e a eficácia das nanoemulsões. Gotículas menores aumentam a área superficial, favorecendo a liberação do ativo, sua biodisponibilidade e a interação com tecidos biológicos, resultando em maior atividade biológica. Um PDI controlado garante a distribuição uniforme das gotículas, maior estabilidade e maior persistência da formulação no local de aplicação, sendo fatores essenciais para maximizar a eficiência da nanoemulsão. Touayar *et al.* (2023) avaliaram a influência do tamanho das gotículas na eficácia antibacteriana de nanoemulsões de citral e de óleo de citronela em maçãs frescas cortadas e revestidas com polissacarídeos. Os resultados demonstraram que as nanoemulsões com gotículas menores (< 100 nm) apresentaram melhores efeitos antibacterianos contra *Listeria monocytogenes* e *Escherichia coli*.

• Quimiotipo/teor do ativo versus Reprodutibilidade

O quimiotipo e o teor do ativo são fatores determinantes para a reprodutibilidade dos ensaios biológicos com nanoemulsões, pois variações na composição química afetam diretamente a eficácia. A padronização do princípio ativo é essencial para garantir a consistência entre lotes e a comparabilidade dos resultados. Rodrigues *et al.* (2021) demonstraram que nanoemulsões de *Ayapana triplinervis* com diferentes quimiotipos apresentaram composições químicas distintas, mas mantiveram a eficácia larvicide contra *Aedes aegypti*. Além disso, demonstraram perfil ecotoxicológico favorável, indicando potencial para o controle de doenças transmitidas por esse vetor.

- **Tensoativo: tipo e concentração versus estabilidade/fitotoxicidade**

O tipo e a concentração do tensoativo são fatores críticos para a estabilidade e para a fitotoxicidade de nanoemulsões. Tensoativos não iônicos, como o polissorbato 80, são amplamente utilizados por apresentarem boa estabilidade e menor toxicidade, enquanto tensoativos aniônicos e catiônicos tendem a ter maior potencial fitotóxico. A concentração deve ser cuidadosamente otimizada, pois valores baixos comprometem a estabilidade e concentrações elevadas podem induzir fitotoxicidade. Pavoni *et al.* (2020) mostraram que o tipo de surfactante afeta significativamente a estabilidade, mas não o tamanho das gotículas, com sistemas variando de semanas a meses, conforme a estrutura química. Esses resultados ressaltam a necessidade de equilibrar a estabilidade coloidal e a segurança biológica na seleção do tensoativo.

Óleo livre versus Nanoemulsão

- **Dose equivalente de ativo**

A comparação entre óleo livre e nanoemulsão deve ser baseada na padronização do teor do ingrediente ativo, evitando a superestimação da eficácia das nanoemulsões. A nanoemulsificação aumenta a dispersão, a biodisponibilidade e a persistência do ativo, podendo resultar em maior eficiência em doses equivalentes ou menores. Barraqui *et al.* (2025) demonstraram que nanoemulsões de *Schinus terebinthifolia* apresentaram atividade antibacteriana superior ao óleo essencial puro, especialmente contra *Escherichia coli* e *Staphylococcus aureus*, resultado atribuído ao maior contato com as células microbianas. Nesse contexto, as nanoemulsões tendem a apresentar maior persistência no alvo em comparação ao óleo livre, devido à menor volatilização, à maior adesão a superfícies biológicas e à liberação mais controlada do ativo.

- **Toxicidade relativa e seletividade**

A nanoemulsificação pode reduzir ou aumentar a fitotoxicidade, dependendo da formulação, da dose e da cultura-alvo. Embora a maior dispersão do ativo possa diminuir efeitos tóxicos em comparação ao óleo livre, o aumento da biodisponibilidade pode reduzir a margem de segurança entre

doses eficazes e tóxicas, comprometendo a seletividade. Estudos com sementes de feijão e milho tratados com *Ocimum gratissimum* mostraram que a nanoemulsão de eugenol foi eficaz no controle fúngico, mas reduziu o vigor das sementes, enquanto o extrato etanólico apresentou menor impacto fisiológico. Esses resultados reforçam a necessidade de avaliar a fitotoxicidade relativa e a seletividade das nanoemulsões conforme a cultura e a dose aplicada (Lima *et al.*, 2024).

Padronização química e reprodutibilidade

A padronização química e a reprodutibilidade são aspectos centrais para o desenvolvimento de nanoemulsões de óleos essenciais como biodefensivos, uma vez que o desempenho biológico do produto final depende diretamente do processo de nanoemulsificação, da escolha dos emulsificantes e das condições de armazenamento, que podem modificar o teor relativo dos compostos bioativos (Mushtaq *et al.*, 2023; Ashaolu, 2021).

Estudos indicam que a nanoemulsificação pode alterar a disponibilidade e a estabilidade desses compostos bioativos. Dessa forma, torna-se necessário estabelecer faixas aceitáveis de marcadores químicos por lote baseadas no produto final, e não apenas na composição do óleo de origem (Santana *et al.*, 2019; Gava *et al.*, 2025). Isso possibilita a redução de variações interlotes associadas tanto à matéria-prima quanto ao processamento, assegurando maior previsibilidade funcional da nanoemulsão (Bamisaye *et al.*, 2023).

No entanto, somente marcadores químicos individuais podem ser insuficientes para a realização do controle de qualidade; assim, a aplicação de *fingerprinting* químico surge como ferramenta complementar, por meio do uso de técnicas cromatográficas, possibilitando detectar variações sutis no conjunto dos compostos presentes no sistema nanoformulado mesmo quando os teores dos marcadores permanecem dentro das faixas aceitáveis. Essa estratégia fortalece a garantia de *batch-to-batch consistency* e contribui para uma avaliação mais robusta da qualidade do produto final, alinhando a padronização química à eficácia biológica da nanoemulsão (Xiong; Yu; Qu, 2013; Gawin-Mikołajewicz *et al.*, 2021).

Estudos indicam que pequenas variações composicionais podem resultar em alterações significativas na resposta biológica, mesmo quando parâmetros físico-químicos permanecem constantes (Chamoun *et al.*, 2021; Gava *et al.*, 2025). Dessa forma, a padronização química em nanoemulsões deve ser conduzida de maneira integrada à avaliação de eficácia, assegurando a reprodutibilidade, a confiabilidade e a aplicabilidade do produto nanoformulado como biodefensivo agrícola (Mustafa; Hussein, 2020; Kaur; Panigrahi; Agarwal; Khuntia; Sahoo, 2024).

Considerações finais

As nanoemulsões de óleos essenciais representam uma estratégia promissora para ampliar a aplicação de biodefensivos na agricultura, ao melhorar a estabilidade, a dispersibilidade e a eficácia dos compostos bioativos, contribuindo para práticas de manejo mais sustentáveis.

Contudo, sua consolidação depende da implementação de protocolos rigorosos de padronização química, de controle de qualidade e de validação em diferentes condições de uso, garantindo a reprodutibilidade, a segurança e a aplicabilidade dessas formulações em sistemas agrícolas.

Referências

Antifungal efficacy of plant essential oil nanoemulsions against cucumber powdery mildew. **Scientific Reports**, [S. l.], v. 15, p. 40291, 2025. DOI: 10.1038/s41598-025-24039-y.

ADAMU, A.; AHMAD, K.; SIDDIQUI, Y.; ISMAIL, I. S.; ASIB, N.; KUTAWA, A. B.; BERAHIM, Z. Ginger essential oils-loaded nanoemulsions: potential strategy to manage bacterial leaf blight disease and enhanced rice yield. **Molecules**, [S. l.], v. 26, n. 13, p. 3902, 2021. DOI: 10.3390/molecules26133902.

ALVES, N. V.; SILVA, J. A.; SANTOS, M. R.; OLIVEIRA, P. C. Potencial farmacológico dos óleos essenciais: uma atualização. **Editora Científica Digital**, [S. l.], v. 2, p. 144-160, 2022.

ANGANE, M.; KUMAR, R.; PATEL, S.; SHARMA, A.; VERMA, N.; KHAN, M. Essential oils and their major components: an updated review on antimicrobial activities, mechanism of action and their potential application in the food industry. **Foods**, [S. l.], v. 11, n. 3, p. 464, 2022. DOI: <https://doi.org/10.3390/foods11030464>.

AQEEL, U.; HASSAN, M.; KHAN, S.; AHMED, F.; MALIK, R.; HUSSAIN, A. Regulation of essential oil in aromatic plants under changing environment. **Journal of Applied Research on Medicinal and Aromatic Plants**, [S. l.], v. 32, p. 100441, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jarmap.2022.100441>.

ASHAOLU, T. J. Nanoemulsions for health, food, and cosmetics: a review. **Environmental Chemistry Letters**, v. 19, n. 4, p. 3381–3395, 2021. DOI: 10.1007/s10311-021-01216-9. <https://doi.org/10.1007/s10311-021-01216-9>.

BAMISAYE, A.; ADEGOKE, K. A.; ALLI, Y.; BAMIDELE, M. O.; IDOWU, M. A.; OGUNJINMI, O. E. Recent advances in nanoemulsion for sustainable development of farm-to-fork systems. **Journal of Cleaner Production**, [S. l.], v. 429, p. 139226, 2023. 10.1016/j.jclepro.2023.139226.

BARRA, A. Factors affecting chemical variability of essential oils: A review of recent developments. **Natural Product Communications**, [S. l.], v. 4, n. 8, p. 1934578X0900400827, 2009. DOI: 10.1177/1934578X0900400827.

BARRAQUI, N. S. G.; GARCIA, E. F.; LOPES, G. A.; FERNANDES, C. P.; SILVA, Q. M.; FRANÇA, H. S. Antibacterial activity of nanoemulsion of essential oil from Brazilian pepper tree (*Schinus terebinthifolia* Raddi.) against sensitive and multidrug-resistant strains. **Brazilian Journal of Biology**, [S. l.], v. 85, p. e286942, 2025. DOI: 10.1590/1519-6984.286942.

BARROS, D. M.; MOURA, D. F.; MONTE, Z. S.; RIBEIRO, A. N. S.; ROCHA, T. A.; PIMENTEL, P. R. G.; RODRIGUES, T. H. G.; SILVA, A. A.; SILVA, H. M. L.; SILVA, F. A.; SILVA, E. S.; BARBOSA, M. M. F.; SANTOS, C. C.; FERREIRA, S. A. O.; FONTE, R. A. B. Atividades biológicas do eugenol e sua potencial utilização na conservação dos alimentos. **Revista Contemporânea**, [S. l.], v. 4, n. 6, p. 1-19, 2024. DOI: 10.56083/RCV4N6-163.

BORGES, A. M.; PEREIRA, J.; CARDOSO, M. G.; ALVES, J. A.; LUCENA, E. M. P. Determinação de óleos essenciais de alfavaca (*Ocimum gratissimum* L.), orégano (*Origanum vulgare* L.) e tomilho (*Thymus vulgaris* L.). **Revista Brasileira de Plantas Mediciniais**, [S. l.], v. 14, p. 656-665, 2012. DOI: 10.1590/S1516-05722012000400013.

BORGES, G. G. **Técnicas de extração de óleo essenciais**: revisão e estudo de caso de hortelã-pimenta. 2024.

CARRANCO, N.; FARRÉZ-CEBRIÁN, M. N. O.; SAURINA, J.; NÚÑEZ, O. Authentication and quantitation of fraud in extra virgin olive oils based on HPLC-UV fingerprint and multivariate calibration. **Foods**, [S. l.], v. 7, n. 4, p. 1-15, 2018. DOI: 10.3390/foods7040044.

CHAMOUN, L. B. S.; RODRIGUES FILHO, J.; CORTE, V. B.; PERIN, I. T. A. L.; FERNANDES, C. P.; CRUZ, R. A. S.; FRANÇA, H. S. A nanoemulsion of *Rosmarinus officinalis* L. essential oil with allelopathic effect against *Lactuca sativa* L. seeds. **Brazilian Journal of Development**, [S. l.], v. 7, n. 9, p. 86752–86771, 2021. DOI: 10.34117/bjdv7n9-031.

CHANG, Y.; HARMON, P. F.; TREADWELL, D. D.; CARRILLO, D.; SARKHOSH, A.; BRECHT, J. K. Biocontrol Potential of Essential Oils in Organic Horticulture Systems: From Farm to Fork. **Frontiers in Nutrition**, [S. l.], v. 8, p. 805138, 2022. DOI: 10.3389/fnut.2021.805138.

COELHO, M. O.; REZENDE, S. O.; PENA, M. G. R.; COSTA, F. F. Estudo da ação emulsificante da polpa de abacate associada às proteínas do soro de leite. **Revista do Instituto de Laticínios Cândido Tostes**, [S. l.], v. 73, n. 3, p. 677–699, 2018. <https://doi.org/10.14295/2238-6416.v73i3.677>

CORRÊA, A. L.; FRANÇA, H. S.; TIETBOHL, L. A. C.; LUNA, B. N.; SANTOS, M. G.; FREIRAS, M. F.; OLIVEIRA, A. P.; ROCHA, L. Volatile constituents of three *Myrsine* L. species from Brazil. **Records of Natural Products**, [S. l.], v. 11, p. 82–87, 2017.

DARA, S. K. The new integrated pest management paradigm for the modern age. **Journal of Integrated Pest Management**, [S. l.], v. 10, n. 1, p. 12, 2019. DOI: 10.1093/jipm/pmz010.

DE LIMA, V. M. S.; DOS SANTOS, R. B.; SILVA, S. S.; RAMOS, L. P.; PARENTE, S. G. Comparação dos métodos de extração do óleo essencial de alecrim. In: CONGRESSO de Inovação, Ciência e Tecnologia do IFSP, 15., 2024. **Anais [...]**. São Paulo: IFSP, 2024.

DE S., J. A.; SANTOS, M. R.; OLIVEIRA, P. C.; SILVA, A. B.; COSTA, F. D. A review on natural surfactants. **RSC Advances**, [S. l.], v. 5, n. 81, p. 65757–65767, 2015. DOI: 10.1039/C5RA11101C.

DE SOUZA, L. P.; ZAGO, H. B.; PINHEIRO, P. F.; VALBON, W. R.; ZUIM, V.; PRATISSOLI, D. Composição química e toxicidade do óleo essencial de eucalipto sobre o ácaro-rajado. **Comunicata Scientiae**, [S. l.], v. 7, n. 4, p. 486–493, 2016. DOI: 10.14295/cs.v7i4.1502.

DIMARCO PALENCIA, F. C.; MUÑOZ, V. A.; POSADAZ, A. C.; CIFUENTE, D. A.; MISKOSKI, S.; FERRARI, G. V.; MONTAÑA, M. P. Oregano essential oil interactions with photogenerated singlet molecular oxygen. **Photochemistry and Photobiology**, [S. l.], v. 96, n. 5, p. 1005–1013, 2020. DOI: 10.1111/php.13265.

DONSÌ, F.; FERRARI, G. Essential oil nanoemulsions as antimicrobial agents in food. **Journal of Biotechnology**, [S. l.], v. 233, p. 106–120, 2016. DOI: 10.1016/j.jbiotec.2016.07.005.

DUQUE, J. E.; GARCÍA, M. A.; TORRES, R. F.; MORALES, S. P.; CRUZ, L. M.; RODRÍGUEZ, A. C. Insecticidal activity of essential oils from American native plants against *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae): an introduction to their possible mechanism of action. **Scientific Reports**, [S. l.], v. 13, p. 2989, 2023.

FIGUEIREDO, A. C.; PEDRO, L. G.; BARROSO, J. G. Plantas aromáticas e medicinais – óleos essenciais e voláteis. **Revista da APH**, [S. l.], n. 114, p. 30, 2014. Disponível em: https://arquivo.pt/wayback/20210301235550mp_/http://cbv.fc.ul.pt/2014_Revista_da_APH_114_20_PAM.pdf. Acesso em: 10 jun. 2026.

IORESE, R. S.; RODRIGUES, J. F.; PERIN, I. T. A. L.; DA SILVA, R. W.; DOS SANTOS, C. R.; BORGES CORTE, V.; FRANÇA, H. S. Efeito alelopático de *Solanum pim-pinellifolium* L. sobre a germinação e crescimento inicial de *Lactuca sativa* e *Bidens pilosa*. **Scientia Plena**, [S. l.], v. 17, p. 6, 2021. DOI: 10.14808/sci.plena.2021.060201.

GAUTHIER, G.; CAPRON, I. Pickering nanoemulsions: an overview of manufacturing processes, formulations, and applications. **JCIS Open**, [S. l.], v. 4, p. 100036, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jciso.2021.100036>.

GAVA, J. S.; SIMÕES, G. A.; PORTES, D. B.; CRUZ, J. V.; MADDALENO, A. S.; VINARDELL, M. P.; MITJANS, M.; FRANÇA, H. S.; FRONZA, M. Nanoemulsification enhances the regenerative and safety profile of *Ocimum gratissimum* essential oil in vitro. **ACS Omega**, [S. l.], 2025. DOI: 10.1021/acsomega.5c00000.

GAWIN-MIKOŁAJEWICZ, A.; NARTOWSKI, K. P.; DYBA, A. J.; GOŁKOWSKA, A. M.; MALEC, K.; KAROLEWICZ, B. Ophthalmic nanoemulsions: From composition to technological processes and quality control. **Molecular Pharmaceutics**, [S. l.], v. 18, n. 10, p. 3719–3740, 2021.

GAZIM, Z. C.; AMORIM, A. C. L.; HOVELL, A. M. C.; REZENDE, C. M.; NASCIMENTO, I. A.; FERREIRA, G. A.; CORTEZ, D. A. G. Seasonal variation, chemical composition, and analgesic and antimicrobial activities of the essential oil from leaves of *Tetradenia riparia* (Hochst.) Codd in Southern Brazil. **Molecules**, [S. l.], v. 15, n. 8, p. 5509–5524, 2010. DOI: 10.3390/molecules15085509.

GOMES, A. B.; CORTE, V. B.; FRANÇA, H. S. Allelopathic potential of ethanolic extract and its fractions from leaves of *Geonoma schottiana* Mart. **Comunicata Scientiae**, [S. l.], v. 15, p. e4151, 2024. DOI: 10.14295/cs.v15.4151.

GONSALVES, J. K. M. C.; COSTA, A. M. B.; DE SOUSA, D. P.; CAVALCANTI, S. C. H.; NUNES, R. S. Microencapsulação do óleo essencial de *Citrus sinensis* (L) Osbeck pelo método da coacervação simples. **Scientia Plena**, [S. l.], v. 5, n. 11, 2009. Disponível em: <https://scientiaplena.org.br/sp/article/view/750>. Acesso: 10 jun. 2026.

GUERRERO, B. G. G.; BELTRÁN, C. A.; MONTERO-MONTERO, J. C.; VALDÉS-RESTREPO, M. P. Encapsulação de compostos bioativos por emulsão Pickering: revisão. **Revista Colombiana de Investigaciones Agroindustriales**, [S. l.], v. 10, n. 1, p. 1-12, 2023. Disponível em: <https://dialnet.unirioja.es/servlet/articulo?codigo=8739341>. Acesso em: 10 jun. 2026.

HUSSAIN, A. I.; ANWAR, F.; SHERAZI, S. T. H.; PRZYBYLSKI, R. Chemical composition, antioxidant and antimicrobial activities of basil (*Ocimum basilicum*) essential oils depends on seasonal variations. **Food Chemistry**, [S. l.], v. 108, n. 3, p. 986-995, 2008. DOI: 10.1016/j.foodchem.2007.12.010.

KANT, R.; KUMAR, A. Review on essential oil extraction from aromatic and medicinal plants: Techniques, performance and economic analysis. **Sustainable Chemistry and Pharmacy**, [S. l.], v. 30, p. 100829, 2022. DOI: 10.1016/j.scp.2022.100829.

KAUR, G.; PANIGRAHI, C.; AGARWAL, S.; KHUNTIA, A.; SAHOO, M. Recent trends and advancements in nanoemulsions: Production methods, functional properties, applications in food sector, safety and toxicological effects. **Food Physics**, [S. l.], v. 1, p. 100024, 2024. DOI: 10.1016/j.foodp.2024.100024.

LEAL, F. P. **Desenvolvimento, produção e composição de óleo essencial da *Mentha piperita* L., cultivada em solução nutritiva com diferentes níveis de nitrogênio**. 2001. Dissertação (Mestrado em Agronomia) — Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Botucatu, 2021. Disponível em: <http://hdl.handle.net/11449/93575>. Acesso em: 10 jun. 2026.

LIMA, J. T.; DE SOUZA, A. F.; BRUNORO, I.; DE ARAUJO, L. M.; FRANÇA, H. S. Evaluate the physiological and sanitary quality of bean and maize seeds treated with *Ocimum gratissimum* extracts and eugenol-pure oil nanoemulsion. **Austrian Journal of Crop Science**, [S. l.], v. 18, n. 10, p. 620-627, 2024. DOI:10.21475/ajcs.24.18.10.p45.

LIMA, J. T.; SOUZA, A. F.; FRANÇA, H. S. *Ocimum gratissimum* L.: A natural alternative against fungi associated with bean and maize seeds during storage. **Agronomía Colombiana**, [S. l.], v. 40, n. 3, p. 395-402, 2022. DOI:10.15446/agron.colomb.v40n3.105851.

LOBATO RODRIGUES, A. B.; MARTINS, R. L.; RABELO, É. D. M.; TOMAZI, R.; SANTOS, L. L.; BRANDÃO, L. B.; DE ALMEIDA, S. S. M. D. S. Development of nano-emulsions based on *Ayapana triplinervis* essential oil for the control of *Aedes aegypti* larvae. **PLoS One**, [S. l.], v. 16, n. 7, p. e0254225, 2021. DOI:10.1371/journal.pone.0254225.

MAGALHÃES, M. T.; KOKETSU, M.; GONÇALVES, S. L.; CORNEJO, F. E. P.; MARQUES, L. M. R. Gengibre (*Zingiber officinale* roscoe) brasileiro: aspectos gerais, óleo essencial e oleoresina. Parte 2 – secagem, óleo essencial e oleoresina. **Food Science and Technology**, [S. l.], v. 17, p. 132–136, 1997. DOI: 10.1590/S0101-20611997000200013.

McGIMPSEY, J. A.; DOUGLAS, M. H.; VAN KLINK, J. W.; BEAUREGARD, D. A.; PERRY, N. B. Seasonal variation in essential oil yield and composition from naturalized *Thymus vulgaris* L. in New Zealand. **Flavour and Fragrance Journal**, [S. l.], v. 9, n. 6, p. 347–352, 1994. DOI: 10.1002/ffj.2730090613.

MOSA, M. A.; YOUSSEF, K.; HAMED, S. F.; HASHIM, A. F. Antifungal activity of eco-safe nanoemulsions based on *Nigella sativa* oil against *Penicillium verrucosum* infecting maize seeds: Biochemical and physiological traits. **Frontiers in Microbiology**, [S. l.], v. 13, p. 1108733, 2023. DOI: 10.3389/fmicb.2022.1108733.

MUSHTAQ, A.; WANI, S. M.; MALIK, A.; GULL, A.; RAMNIWAS, S.; NAYIK, G. A.; ER-CISLI, S.; MARC, R. A.; ULLAH, R.; BARI, A. Recent insights into Nanoemulsions: Their preparation, properties and applications. **Food Chemistry: X**, [S. l.], v. 18, p. 100684, 2023. DOI: 10.1016/j.fochx.2023.100684.

MUSTAFA, I. F.; HUSSEIN, M. Z. Synthesis and technology of nanoemulsion-based pesticide formulation. **Nanomaterials**, [S. l.], v. 10, n. 8, p. 1608, 2020. DOI: 10.3390/nano10081608.

NIE, H.; LIAO, H.; WEN, J.; LING, C.; ZHANG, L.; XU, F.; DONG, X. *Foeniculum vulgare* essential oil nanoemulsion inhibits *Fusarium oxysporum* causing *Panax notoginseng* root-rot disease. **Journal of Ginseng Research**, [S. l.], v. 48, n. 2, p. 236–244, 2024. DOI: 10.1016/j.jgr.2023.12.002.

OLIVEIRA, C. D.; ALVARENGA, G. F.; VENÂNCIO, A. H.; BALDUINO, B. A.; CARDOSO, M. D. G. Utilização dos óleos essenciais nos alimentos: uma revisão. In: CONGRESSO INTERNACIONAL DA AGROINDÚSTRIA – CIAGRO, 1., 2021, Recife. **Anais [...]**. Recife: Ciagro, 2021. DOI: <https://doi.org/10.31692/IICIAGRO.0255>.

ØYE, G.; SIMON, S.; RUSTAD, T.; ANDERSEN, K. M.; JOHNSON, B. R.; PETERSON, D. L. Trends in food emulsion technology: Pickering, nano-, and double emulsions. **Current Opinion in Food Science**, [S. l.], v. 50, p. 101003, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cofs.2023.101003>.

PAVONI, L.; PERINELLI, D. R.; CIACCIARELLI, A.; QUASSINTI, L.; BRAMUCCI, M.; MIA-
NO, A.; PALMIERI, G. F. Properties and stability of nanoemulsions: how relevant
is the type of surfactant?. **Journal of Drug Delivery Science and Technology**,
[S. l.], v. 58, p. 101772, 2020. DOI: 10.1016/j.jddst.2020.101772.

PERINI, F. M.; SANTOS, M. A.; OLIVEIRA, R. C.; SILVA, P. D.; COSTA, J. B. Leaf ex-
tracts of *Clusia fluminensis* Planch. & Triana with allelopathic potential. **Revista**
Ceres, [S. l.], v. 72, p. e72015, 2025. DOI: 10.1590/0034-737X202572015.

PINHEIRO, H. N.; COSTA, E. F.; ABREU, F. O. M. S. Síntese e caracterização de
nanoemulsões poliméricas de goma xantana e goma arábica encapsulantes
de óleo essencial de *Eucalyptus citriodora* L. **Ambiente: Gestão e Desenvolvi-**
mento, [S. l.], v. 1, n. 1, 2021. Disponível em: <https://periodicos.uerr.edu.br/index.php/ambiente/article/view/929>. Acesso em: 10 jun. 2026.

PINTO, D. A.; MANTOVANI, E. C.; MELO, E. D. C.; SEDIYAMA, G. C.; VIEIRA, G. H.
S. Produtividade e qualidade do óleo essencial de capim-limão, *Cymbopo-*
gon citratus, DC., submetido a diferentes lâminas de irrigação. **Revista Bra-**
sileira de Plantas Medicinais, [S. l.], v. 16, p. 54–61, 2014. DOI: 10.1590/S1516-
05722014000100008.

PRINS, C. L.; LEMOS, C. S. L.; FREITAS, S. P. Efeito do tempo de extração sobre a
composição e o rendimento do óleo essencial de alecrim (*Rosmarinus offici-*
nalis). **Revista Brasileira de Plantas Medicinai**s, [S. l.], v. 8, n. 4, p. 92–95, 2006.

RASHID, T. S.; AWLA, H. K.; SIJAM, K. Efficacy of the nanoemulsion formulation of
Rhus coriaria extract on selected tomato pathogens under greenhouse condi-
tion. **Biocatalysis and Agricultural Biotechnology**, [S. l.], v. 51, p. 102785, 2023.
DOI: 10.1016/j.bcab.2023.102785.

RISWANTO, F. D. O.; WINDARSIH, A.; LUKITANINGSIH, E.; RAFI, M.; FADZILAH, N.
A.; ROHMAN, A. Metabolite fingerprinting based on ¹H-NMR spectroscopy and
liquid chromatography for the authentication of herbal products. **Molecules**,
[S. l.], v. 27, n. 4, p. 1198, 2022. DOI: 10.3390/molecules27041198.

SANTA ROSA, D. L. **Influência do tempo de armazenamento nas proprie-**
dades físico-químicas de nanoemulsões e nanofluidos contendo o óleo
essencial do cravo-da-Índia. 2022. Trabalho de Conclusão de Curso (Gra-
duação) – Universidade Federal do Pará, Ananindeua, 2022. Disponível em:
[https://bdm.ufpa.br/server/api/core/bitstreams/18d583ea-61c9-4ad4-ae0e-
261d8dfc7612/content](https://bdm.ufpa.br/server/api/core/bitstreams/18d583ea-61c9-4ad4-ae0e-261d8dfc7612/content).

SANTANA, E. A.; RODRIGUES, R. F.; ALMEIDA, F. B.; OLIVEIRA, A. E. M. D. M.; CRUZ, R. A. S.; FRANÇA, H. S.; BATITUCCI, M. D. P.; DUTRA, J. C. V.; FERREIRA, P. D.; AMADO, J. R. R. Simultaneous extraction and obtention of a novel nano-dispersion from *Mikania glomerata* Spreng: Monitoring coumarin content and increasing the biological and industrial potential of a classical cultivated herb. **Industrial Crops and Products**, [S. l.], v. 135, p. 49–56, 2019. DOI: 10.1016/j.indcrop.2019.04.006.

SAVITHARANI, M.; KUMAR, V. T.; MANJUNATH, T.; RUKSANA, F.; VISHALA, E.; PRATHAP, H. M. Biopesticide potential of *Anisomeles indica* Kuntze leaf essential oil and its nanoemulsion against bacterial blight – *Xanthomonas* strains. **Journal of Natural Pesticide Research**, [S. l.], v. 8, p. 100075, 2024. DOI:10.1016/j.nape-re.2024.100075.

SEIXAS, P. T. L.; CASTRO, H. C.; SANTOS, G. R.; CARDOSO, D. P. Controle fitopatológico do *Fusarium subglutinans* pelo óleo essencial do capim-citrone-la (*Cymbopogon nardus* L.) e do composto citronelal. **Revista Brasileira de Plantas Mediciniais**, [S. l.], v. 13, n. spe, p. 523–526, 2011. DOI: 10.1590/S1516-05722011000500003.

SERRANO, C.; FIGUEIREDO, A. C. Métodos de obtenção dos óleos essenciais e outros extratos. In: COELHO, I. S.; PESTANA, M. (ed.). **A Fileira das Plantas Aromáticas e o Desenvolvimento Local**. Lisboa: INIAV, 2018. p. 83–96.

SOUSA, B. A. **Caracterização química e potencial biotecnológico de nanoemulsões óleo-em-água (O/A) incorporadas com óleo essencial de *Dizygostemon riparius***. 2025. Dissertação (Mestrado em Química) – Universidade Federal do Maranhão, São Luís, 2025. Disponível em: <https://tede2.ufma.br/jspui/bitstream/tede/6090/2/BRENDHA%20ARAUJO%20DE%20SOUSA.pdf>. Acesso em: 10 jun. 2026.

SPARKS, T. C.; NAUEN, R. IRAC: Mode of action classification and insecticide resistance management. **Pesticide Biochemistry and Physiology**, [S. l.], v. 121, p. 122–128, 2015. DOI: 10.1016/j.pestbp.2014.11.014.

STENBERG, J. A. A conceptual framework for integrated pest management. **Trends in Plant Science**, [S. l.], v. 22, n. 9, p. 759–769, 2017. DOI: 10.1016/j.tplants.2017.06.010.

TADROS, T. F. **Emulsions: formation, stability, industrial applications**. Berlin: De Gruyter, 2016.

UNITED STATES FOOD AND DRUG ADMINISTRATION. **Botanical Drug Development: Guidance for Industry**. Silver Spring, 2016.

TOUAYAR, M.; ZAYANI, R.; MESSAOUD, C.; SALMAN, H. Influence of droplet size on the antibacterial efficacy of citral and citronella oil nanoemulsions in polysaccharide coated fresh-cut apples. **Scientific Reports**, [S. l.], v. 13, p. 10460, 2023. DOI: 10.1038/s41598-023-37528-9.

VILAS BOAS DE ALMEIDA, B.; GOMES DOS SANTOS, M.; TESCAROLLO, I. L. Nanotecnologia: revisão integrativa sobre uso de nanoemulgeis em cosmeceuticos. **Revista Ensaaios Pioneiros**, [S. l.], v. 7, n. 1, 2023. Disponível em: <https://revistaensaiosempioneiros.usf.edu.br/ensaaios/article/view/291>.

WATANABE, C. H.; NOSSE, T. M.; GARCIA, C. A.; PINHEIRO POVH, N. Extração do óleo essencial de menta (*Mentha arvensis* L.) por destilação por arraste a vapor e extração com etanol. **Revista Brasileira de Plantas Mediciniais**, [S. l.], v. 8, n. 4, p. 76-86, 2006.

WORLD HEALTH ORGANIZATION. **Quality control methods for herbal materials**. Geneva: OMS, 2011.

XIONG, H.; YU, L. X.; QU, H. Batch-to-batch quality consistency evaluation of botanical drug products using multivariate statistical analysis of the chromatographic fingerprint. **AAPS PharmSciTech**, v. 14, n. 2, p. 802-810, 2013. DOI:10.1208/s12249-013-9966-9.

ZHOU, W.; ARCOT, Y.; MEDINA, R. F.; BERNAL, J.; CISNEROS-ZEVALLOS, L.; AKBULUT, M. E. S. Integrated Pest Management: An Update on the Sustainability Approach to Crop Protection. **ACS Omega**, [S. l.], v. 9, p. 41130-41147, 2024. DOI:10.1021/acsomega.4c06628.

CAPÍTULO VIII.

Técnicas de *priming* em sementes de *Solanum lycopersicum* L. (tomate) sob toxicidade por ferro

Anny Nogueira Fraga¹

Viviana Borges Corte²

Hildegardo Seibert França³

Josinei Rodrigues Filho⁴

Marina Reis Pires⁵

Perla Carrie Rocha dos Santos⁶

DOI: 10.52695/978-65-5456-195-2.8

1 ID: <https://orcid.org/0009-0000-1979-673X>

2 ID: <https://orcid.org/0000-0002-5488-6578>

3 ID: <https://orcid.org/0000-0001-6129-8793>

4 ID: <https://orcid.org/0000-0002-9446-322X>

5 ID: <https://orcid.org/0000-0001-8434-7287>

6 ID: <https://orcid.org/0009-0003-7658-2094>

Introdução

O *Solanum lycopersicum* L. (tomate), pertencente à família *Solanaceae*, apresenta elevada importância econômica e nutricional. No Brasil, o tomate está presente em refeições tradicionais, lanches e produtos de *fast food*, ocupando posição de destaque na cadeia agroalimentar (Batista, 2018; Conab, 2019). Em novembro de 2025, foi observada uma redução de 26,15% nos preços médios ponderados do tomate nos mercados atacadistas, atribuída à elevada oferta do produto nas Centrais de Abastecimento (Conab, 2025). Somado a isso, o Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE) indica que, em 2025, a área destinada à colheita de tomate no país foi estimada em aproximadamente 64 mil hectares, com produção em torno de 4,8 milhões de toneladas. Esses indicadores evidenciam a relevância do tomateiro para o agronegócio brasileiro e para a segurança alimentar do país.

O *S. lycopersicum* apresenta sensibilidade a estresses abióticos, especialmente durante a fase de germinação e o estabelecimento inicial das plântulas. Plantas de *S. lycopersicum* expostas ao excesso de ferro (5mM Fe-EDTA) apresentaram redução severa no crescimento da parte aérea e das raízes, além de aumento do vazamento eletrolítico e da morte celular, indicando comprometimento da integridade das membranas celulares. O excesso de ferro promoveu ainda um desbalanço redox, caracterizado pelo acúmulo de espécies reativas de oxigênio (ROS), resultando em lesões oxidativas associadas à ineficiência do sistema antioxidante em plantas sensíveis (Das *et al.*, 2020).

O ferro é um micronutriente essencial ao metabolismo vegetal, desempenhando papel fundamental em processos fisiológicos centrais, como o transporte de elétrons na fotossíntese e na respiração celular. Entretanto, apesar de sua importância, quando presente em concentrações elevadas, esse elemento pode se tornar tóxico às plantas, comprometendo seu crescimento e desenvolvimento (Harish *et al.*, 2023; Shi *et al.*, 2025).

A toxicidade por ferro pode ter origem tanto em atividades antrópicas relacionadas ao seu processamento quanto em condições naturais do solo, configurando-se como um relevante problema ambiental. Esse fenômeno

é particularmente recorrente em solos encharcados, resultantes de irrigação inadequada, elevação do lençol freático, chuvas intensas em áreas com drenagem deficiente ou em ambientes de várzea. Além disso, pode ocorrer em solos naturalmente ricos em ferro, como afloramentos ferruginosos e solos sulfatados ácidos (Lapaz *et al.*, 2021).

A toxicidade se manifesta quando a concentração de ferro na solução do solo excede a capacidade das plantas de regular sua absorção e o transporte interno desse elemento. As plantas absorvem o ferro exclusivamente na forma ferrosa (Fe^{2+}), cuja disponibilidade é favorecida em ambientes com baixa aeração, típicos de solos encharcados. Em contrapartida, em solos bem aerados, predomina o ferro férrico (Fe^{3+}), que forma compostos pouco solúveis e apresenta baixa disponibilidade para as raízes. Para garantir o suprimento adequado desse micronutriente essencial, as plantas possuem mecanismos específicos de captação, mediados por proteínas transportadoras que permitem a entrada do Fe^{2+} nos tecidos radiculares (Krohling *et al.*, 2016; Harish *et al.*, 2023).

Uma vez absorvido em excesso, o ferro pode desencadear reações de Fenton, nas quais o Fe^{2+} reage com o peróxido de hidrogênio (H_2O_2), sendo oxidado a Fe^{3+} , gerando radicais livres altamente reativos. Esse processo intensifica a produção e o acúmulo de espécies reativas de oxigênio (ROS), promovendo estresse oxidativo e causando danos às estruturas celulares, como lipídios, proteínas e ácidos nucleicos. Esses danos comprometem o metabolismo celular e, consequentemente, o desenvolvimento das plantas (Harish *et al.*, 2023; Shi *et al.*, 2025).

O acúmulo excessivo de ferro pode comprometer a homeostase nutricional, interferindo na absorção e na disponibilidade de outros micronutrientes essenciais, como zinco, cobre e manganês. Esse desequilíbrio nutricional potencializa os efeitos da toxicidade férrica, manifestando-se por sintomas fisiológicos, como redução do crescimento, clorose foliar e necrose tecidual, com impactos negativos sobre o desempenho fisiológico, a produtividade e a qualidade das culturas (Harish *et al.*, 2023; Kumari *et al.*, 2023).

Concentrações elevadas de ferro podem reduzir a atividade mitótica do meristema embrionário e induzir danos cromossômicos de natureza

clastogênica. Adicionalmente, o excesso desse elemento pode interferir no transporte de água durante a embebição das sementes, comprometendo o processo germinativo. Como resultado, ocorre diminuição da taxa e da velocidade de germinação, associada ao acúmulo de ferro nas mitocôndrias, o que prejudica o metabolismo respiratório e reduz o vigor germinativo (Rodrigues Filho *et al.*, 2020).

Diante dos efeitos da toxicidade por ferro, é necessária a adoção de estratégias que minimizem seus impactos durante as fases iniciais do desenvolvimento vegetal. Nesse contexto, a técnica de *priming* de sementes tem se destacado como uma alternativa promissora para aumentar a tolerância das plantas a estresses abióticos, especialmente durante a germinação e o estabelecimento inicial (Rifna *et al.*, 2019).

O *priming* consiste na hidratação controlada das sementes até níveis suficientes para ativar o metabolismo germinativo, sem permitir a protrusão da radícula, promovendo maior uniformidade e velocidade de germinação (Santos *et al.*, 2008). Essa técnica está associada à ativação antecipada de mecanismos fisiológicos e bioquímicos de defesa, incluindo a mobilização de reservas, a regulação da expressão gênica e o aumento da atividade de enzimas antioxidantes, contribuindo para maior tolerância a condições ambientais adversas (Sher *et al.*, 2019; Ferreira; Perez–Marin, 2022).

Os agentes de *priming* empregados foram o nitroprussiato de sódio (SNP), o nitrato de potássio (KNO_3) e o polietilenoglicol (PEG 6000). O SNP atua como doador de óxido nítrico (NO), uma molécula sinalizadora envolvida na proteção celular e na regulação de processos metabólicos sob condições de estresse abiótico (Ali *et al.*, 2017). O KNO_3 contribui para a promoção da germinação, o aumento do vigor das sementes e a estimulação do sistema antioxidante, especialmente sob estresse salino (Rehman *et al.*, 2024). O PEG 6000, por sua vez, atua como agente osmótico devido ao seu elevado peso molecular, reduzindo o potencial hídrico da solução e simulando condições de déficit hídrico, o que favorece a ativação antecipada de respostas fisiológicas e bioquímicas associadas à chamada “memória de estresse” (Akran *et al.*, 2025). Dessa forma, o uso desses agentes pode contribuir para a melhoria da germinação, do crescimento inicial das plântulas, do aumento da atividade antioxidante e da redução da peroxidação lipídica.

O objetivo foi avaliar o efeito de diferentes tipos de *priming* — osmopriming (PEG 6000), halopriming (KNO_3) e quimiopriming (SNP) — na tolerância de sementes de *S. lycopersicum* cultivar ‘Tomate salada’ à toxicidade por ferro, por meio da análise de parâmetros germinativos, do crescimento inicial de plântulas e de respostas fisiológicas associadas, incluindo a atividade das enzimas antioxidantes catalase (CAT) e peroxidase (POX), e a peroxidação lipídica, avaliada pelo teor de malondialdeído (MDA).

Material e métodos

Área experimental e material vegetal

Os testes de germinação e a mensuração do comprimento de raízes e da parte aérea foram realizados no Laboratório de Interações Vegetais (LIVE) da Universidade Federal do Espírito Santo (UFES), localizado no município de Vitória, Espírito Santo. As análises fisiológicas, incluindo a determinação de proteínas solúveis da atividade de enzimas antioxidantes e do teor de malondialdeído (MDA), foram conduzidas no Laboratório de Desenvolvimento de Bioprodutos do Instituto Federal do Espírito Santo (IFES), *Campus* Vila Velha, Espírito Santo.

Para a condução dos experimentos, foram utilizadas sementes de *S. lycopersicum* cv. ‘Tomate salada’ da marca comercial *Topseed*, adquiridas em estabelecimento comercial localizado no município de João Neiva (ES). De acordo com as informações fornecidas pelo fabricante, o lote apresenta pureza de 99%, sendo considerado adequado para a realização dos testes.

Técnicas de *priming*, germinação e indução à toxicidade por ferro

As sementes de *S. lycopersicum* foram submetidas a diferentes técnicas de *priming*: osmopriming, halopriming e quimiopriming. No osmopriming, utilizou-se polietilenoglicol (PEG 6000) como agente osmótico em soluções com potenciais de $-0,4$ e $-0,8$ MPa, nas quais as sementes permaneceram imersas por 24h (Pallaoro *et al.*, 2016). O halopriming foi realizado com nitrato de potássio (KNO_3) nas concentrações de 25 e 50 mM, mantendo-se as sementes em solução por 24 h (Nawaz *et al.*, 2011).

Para o quimiopriming, empregou-se nitroprussiato de sódio (SNP) nas concentrações de 0,1 e 0,2 mM, com tempo de exposição de 12 h (Ali *et al.*, 2017). Durante os tratamentos, as sementes foram dispostas em placas de Petri forradas com papel *Germitest*®, mantidas em câmara tipo BOD (*Biochemical Oxygen Demand*) a 25 °C e iluminação contínua (24 h de luz), a fim de permitir a ocorrência das fases I (embebição) e II (ativação metabólica) da germinação.

Antes do início da fase III da germinação (protrusão da radícula), as sementes foram submetidas à secagem superficial em papel toalha, à temperatura ambiente. Em seguida, foram destinadas aos testes de germinação sob condição de toxicidade por ferro. Para isso, as sementes foram distribuídas em placas de Petri forradas com papel *Germitest*® previamente umedecido com solução de Fe-EDTA na concentração de 4 mM (Rodrigues Filho *et al.*, 2022), empregando-se volume equivalente a 2,5 vezes à massa do papel seco, conforme metodologia descrita por Ferreira e Borghetti (2005). O Fe-EDTA atua como fonte de ferro, disponibilizando-o inicialmente na forma férrica (Fe^{3+}). Posteriormente, esse íon é reduzido a ferroso (Fe^{2+}) na superfície radicular, etapa fundamental para a absorção do nutriente pelas plantas (Riaz; Guerinot, 2021).

As placas foram mantidas em câmara de germinação tipo BOD (*Biochemical Oxygen Demand*), sob temperatura constante de 25 °C e iluminação contínua (24 h de luz). O monitoramento da germinação foi realizado diariamente durante 14 dias, sendo consideradas germinadas as sementes que apresentaram protrusão da radícula igual ou superior a 2 mm, de acordo com os critérios estabelecidos por Ferreira e Borghetti (2005).

Parâmetros germinativos e morfológicos

A porcentagem de germinação (%G) foi determinada ao final do experimento, considerando a relação entre o número de sementes germinadas e o número total de sementes semeadas, conforme as Regras para Análise de Sementes (Brasil, 2009), utilizando-se a fórmula $\%G = (NG / NS) \times 100$, em que NG corresponde ao número de sementes germinadas e NS ao número total de sementes semeadas.

O índice de velocidade de germinação (IVG) foi calculado segundo a metodologia proposta por Maguire (1962), por meio da equação $IVG = \sum (G_i / T_i)$, em que G_i representa o número de sementes germinadas em cada contagem e T_i o número de dias decorridos desde a semeadura, sendo utilizado como indicador de vigor das sementes.

Ao final do período experimental, as plântulas normais foram avaliadas quanto aos parâmetros morfológicos, sendo mensurados o comprimento da raiz primária e da parte aérea com auxílio de régua milimetrada, com os resultados expressos em centímetros (cm), conforme recomendações das Regras para Análise de Sementes (Brasil, 2009).

Análises fisiológicas

O teor de proteínas solúveis foi determinado pelo método colorimétrico de Bradford (1976), utilizando albumina de soro bovino (BSA) como padrão, com leituras realizadas em espectrofotômetro a 595 nm. Os resultados foram expressos em mg de proteína por grama de massa fresca.

A atividade das enzimas antioxidantes catalase (CAT) e peroxidase (POX) foi avaliada a partir de extratos enzimáticos obtidos de raízes de plântulas, conforme metodologias descritas por Aebi (1984), Hu *et al.* (2012) e Gulcin (2008), com adaptações. As leituras espectrofotométricas foram realizadas a 240 nm para CAT e a 420 nm para POX, sendo os resultados expressos como atividade específica em função do teor de proteínas solúveis.

O estresse oxidativo foi estimado por meio da quantificação do teor de malondialdeído (MDA), metabólito indicativo da peroxidação lipídica, de acordo com a metodologia descrita por Cakmak e Horst (1991). As leituras foram realizadas nos comprimentos de onda de 532 e 600 nm, e os resultados expressos em nmol mL^{-1} .

Delineamento experimental e análise estatística

O experimento foi conduzido em delineamento inteiramente casualizado (DIC), em esquema fatorial 6×1 , com quatro repetições por tratamento. Os

tratamentos consistiram em: PEG a $-0,4$ MPa; PEG a $-0,8$ MPa; KNO_3 25 mM; KNO_3 50 mM; SNP 0,1 mM; e SNP 0,2 mM. Cada tratamento foi composto por quatro placas de Petri contendo 25 sementes cada, totalizando 100 sementes por tratamento. Adicionalmente, fora do arranjo fatorial, foram incluídos dois tratamentos controle: controle absoluto (água destilada) e controle férrico (Fe-EDTA 4 mM). Ambos também foram constituídos por quatro placas contendo 25 sementes cada.

Os dados obtidos foram submetidos à análise de variância (ANOVA) e, quando significativo, as médias foram comparadas pelo teste de Tukey em 5% de probabilidade. As análises estatísticas foram realizadas utilizando o programa *Sisvar* versão 5.6, conforme descrito por Ferreira (2011).

Resultados e discussão

Sob toxicidade por ferro, a porcentagem de germinação das sementes de *S. lycopersicum* foi reduzida para 79% e o índice de velocidade de germinação (IVG) para 3,78. O desenvolvimento inicial das plântulas foi severamente comprometido, evidenciado pelo comprimento médio da raiz primária de apenas 0,40 cm e pela completa inibição da parte aérea (Tabela 1 e Figura 1B). Esses resultados contrastam com o tratamento controle, no qual 96% das sementes germinaram, o IVG atingiu 4,83 e as plântulas apresentaram raiz primária mais desenvolvida (1,76 cm), formação de raízes secundárias e parte aérea com comprimento médio de 0,63 cm (Tabela 1 e Figura 1A).

Tabela 1. Porcentagem de germinação (%G), índice de velocidade de germinação (IVG) e comprimento médio da raiz e da parte aérea de sementes de *S. lycopersicum*

Tratamentos	%G	IVG	Raiz (cm)	Parte aérea (cm)
Controle	96% a	4,83 b	1,76 a	0,63 a
Fe-EDTA 4 mM	79% b	3,78 c	0,40 c	0,00 b
PEG 6000 -0.4 MPa + Fe-EDTA 4 mM	88% ab	6,78 a	1,27 b	0,61 a
PEG 6000 -0.8 MPa + Fe-EDTA 4 mM	93% a	7,03 a	1,49 ab	0,60 a
Coeficiente de Variação (%)	5,75	8,84	18,72	12,22

Porcentagem de germinação (%G), índice de velocidade de germinação (IVG) e comprimento médio da raiz e da parte aérea de sementes de *S. lycopersicum* submetidas aos seguintes tratamentos: controle; ferro sem *priming* (Fe-EDTA 4 mM); e osmopriming com PEG 6000, seguido de exposição ao ferro (PEG 6000 -0.4 MPa + Fe-EDTA 4 mM; PEG 6000 -0.8 MPa + Fe-EDTA 4 mM).

*Médias de tratamentos seguidas da mesma letra na coluna não diferem entre si pelo teste Tukey a 5% de probabilidade.

Fonte: os autores.

Além da redução do crescimento radicular, foi observado o escurecimento e a necrose das raízes nas plântulas submetidas ao excesso de ferro (Figura 1B). Esses resultados corroboram os achados de Rodrigues Filho *et al.* (2022), em *Carica papaya*, e de Das *et al.* (2020), em plântulas de tomate da variedade 'Marglobe', que associaram a toxicidade por ferro à redução do crescimento radicular e ao escurecimento das raízes, indicativos de danos celulares e comprometimento fisiológico.

Figura 1. Plântulas de *S. lycopersicum* cv. 'Tomate salada' após 14 dias de germinação: (a) controle; (b) plântulas de sementes expostas ao ferro (Fe-EDTA 4 mM)



Fonte: os autores.

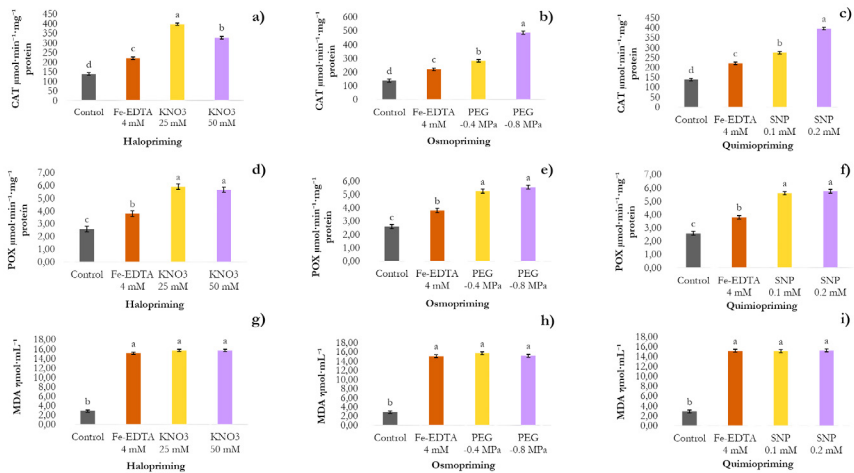
A elevada disponibilidade de ferro favorece seu acúmulo no apoplasto radicular, intensificando a geração de espécies reativas de oxigênio (EROs) por meio de reações redox, o que resulta em danos às células meristemáticas e na inibição da divisão e do alongamento celular da raiz primária (Fang *et al.*, 2024; Singh *et al.*, 2023). O escurecimento radicular observado está associado à deposição de ferro nos tecidos, à necrose celular e ao aumento das reações oxidativas (Rodrigues Filho *et al.*, 2022).

Nas plântulas expostas a toxicidade por ferro, foi verificado aumento de 59% na atividade da catalase (CAT), que atingiu $221,40 \mu\text{mol}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{mg}^{-1}$ de proteína em comparação ao controle ($138,87 \mu\text{mol}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{mg}^{-1}$ de proteína). A peroxidase (POX) também apresentou incremento significativo, com elevação de 47%, passando de 2,58 para $3,80 \mu\text{mol}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{mg}^{-1}$ de proteína (Figura 2). Entretanto, apesar da ativação do sistema antioxidante enzimático, essa resposta não foi suficiente para conter o acúmulo de EROs, resultando na intensificação da peroxidação lipídica. O teor de malondialdeído (MDA) apresentou aumento aproximado de 425% em relação ao controle ($2,87 \text{ nmol}\cdot\text{mL}^{-1}$), alcançando $15,10 \text{ nmol}\cdot\text{mL}^{-1}$ (Figura 2).

Quando a produção de EROs excede a capacidade de detoxificação do sistema antioxidante, a integridade das membranas celulares é severamente

comprometida (Das *et al.*, 2020). Nesse contexto, Onyango *et al.* (2019) destacam que a manutenção da homeostase redox é essencial para a sobrevivência celular sob condições de toxicidade por ferro.

Figura 2. Atividade das enzimas antioxidantes catalase (CAT) e peroxidase (POX) e teor de malondialdeído (MDA) em raízes de plântulas de *S. lycopersicum* L. cv. 'Tomate salada'



Atividade das enzimas antioxidantes catalase (CAT) e peroxidase (POX) e teor de malondialdeído (MDA) em raízes de plântulas de *S. lycopersicum* L. cv. 'Tomate salada', submetidas aos tratamentos: controle; ferro sem *priming* (Fe-EDTA 4 mM); e *priming* seguido de exposição ao ferro. A atividade da CAT é apresentada em (a–c), da POX em (d–f) e o teor de MDA em (g–i). Os tratamentos de *priming* consistiram em KNO₃ (25 e 50 mM), PEG 6000 (–0,4 e –0,8 MPa) e SNP (0,1 e 0,2 mM).

Fonte: autores.

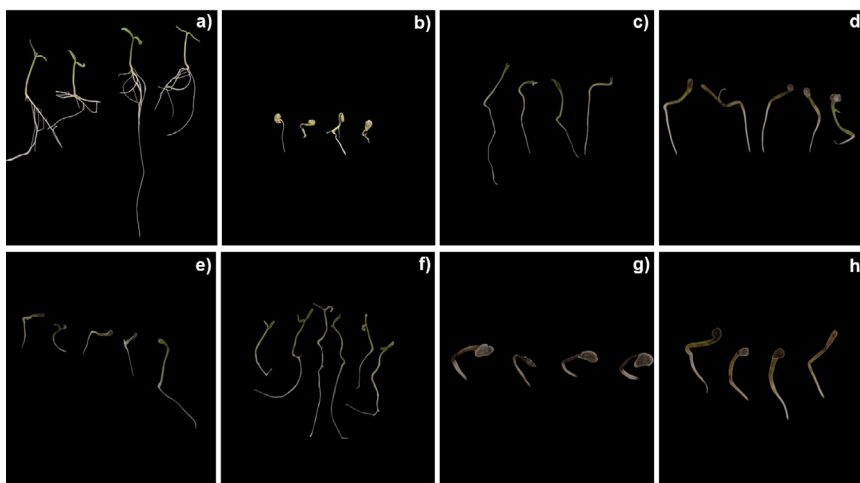
O osmopriming com PEG 6000 a –0,4 MPa promoveu 88% de germinação, valor superior ao observado em sementes expostas à toxicidade por excesso de ferro (79%). O índice de velocidade de germinação (IVG) atingiu 6,78, representando incremento de 79% em relação ao tratamento sob toxicidade (3,78) e superando, inclusive, o valor registrado no controle (4,83). No potencial osmótico de –0,8 MPa, o desempenho foi ainda mais expressivo, com 93% de germinação — aumento de 17,7% em comparação às sementes expostas à toxicidade sem tratamento — e IVG de 7,03, cor-

respondendo a incremento de 86% em relação às sementes expostas à toxicidade sem tratamento (Tabela 1).

Resultados semelhantes foram reportados por Sheteiwiy *et al.* (2016), que observaram, em sementes de arroz expostas ao óxido de zinco (ZnO), que o osmopriming com PEG (30%) elevou a atividade da α -amilase, os teores de açúcares solúveis e a atividade da *glutathione reductase*, além de reduzir a produção de espécies reativas de oxigênio (ROS) e os níveis de prolina. Essas respostas favorecem a germinação ao ampliar a disponibilidade energética e contribuir para a manutenção do equilíbrio redox. Entretanto, sob condições de estresse metálico severo, os autores ainda relataram danos ultraestruturais em células meristemáticas, indicando que a proteção conferida pelo osmopriming é parcial.

O comprimento radicular médio das plântulas oriundas de sementes tratadas com PEG a $-0,4$ MPa foi de 1,27 cm, acompanhado pela recuperação da parte aérea, que atingiu 0,61 cm, valor próximo ao observado no controle (Tabela 1 e Figura 3E). No potencial de $-0,8$ MPa, o comprimento radicular médio e recuperação da parte aérea foi de 1,49 cm e 0,60 cm, respectivamente (Tabela 1 e Figura 3F). Esses resultados indicam que o osmopriming favoreceu não apenas a germinação, mas também a retomada do crescimento inicial. Entretanto, os tratamentos não foram capazes de promover o desenvolvimento de raízes secundárias. Wang *et al.* (2021), em *Oryza sativa*, demonstram que o estresse por cádmio (5 mM) é capaz de inibir quase completamente a emergência de raízes laterais, efeito associado à redução dos níveis de auxina no cilindro vascular e à menor expressão de transportadores de auxina, como OsPIN1b, OsPIN1c e OsPIN9, evidenciando a alta sensibilidade dos tecidos meristemáticos ao estresse metálico.

Figura 3. Plântulas de *S. lycopersicum* cv. 'Tomate salada' após 14 dias de germinação.



Plântulas de *S. lycopersicum* cv. 'Tomate salada' após 14 dias de germinação. (a) controle (b) plântulas oriundas de sementes expostas ao ferro sem *priming* (Fe-EDTA 4 mM), e plântulas oriundas de sementes submetidas a tratamentos de *priming*, seguidos de exposição ao ferro (Fe-EDTA 4 mM): (c) KNO₃ 25 mM (d) KNO₃ 50 mM (e) PEG 6000 a -0,4 MPa (f) PEG 6000 a -0,8 MPa (g) SNP 0,1 mM (h) SNP 0,2 mM.

Fonte: autores.

Do ponto de vista fisiológico, o osmopriming com PEG 6000 a -0,4 MPa elevou a atividade da catalase (CAT) para 283,17 $\mu\text{mol}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{mg}^{-1}$ de proteína, representando aumento de 27% em relação às plântulas submetidas ao estresse por excesso de ferro sem osmopriming (221,40 $\mu\text{mol}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{mg}^{-1}$ de proteína). No tratamento a -0,8 MPa, a atividade da CAT foi ainda mais elevada, atingindo 487,29 $\mu\text{mol}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{mg}^{-1}$ de proteína, valor aproximadamente 120% superior ao das plântulas sem osmopriming e 72% maior em comparação ao tratamento a -0,4 MPa (Figura 2D).

A atividade da peroxidase (POX) também apresentou incremento significativo. No tratamento com PEG a -0,4 MPa, a atividade alcançou 5,23 $\mu\text{mol}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{mg}^{-1}$ de proteína, correspondendo a aumento de 37% em relação às plântulas sob estresse sem osmopriming (3,80 $\mu\text{mol}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{mg}^{-1}$ de proteína). No potencial de -0,8 MPa, a atividade da POX elevou-se para

5,54 $\mu\text{mol}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{mg}^{-1}$ de proteína, representando incremento de 46% em comparação ao estresse sem osmopriming (Figura 2E).

A capacidade do osmopriming em mitigar os danos oxidativos mostrou-se limitada. O teor de malondialdeído (MDA) permaneceu elevado em ambos os tratamentos com PEG, sem diferença estatística em relação às plântulas oriundas de sementes expostas ao excesso de ferro sem osmopriming (15,11 $\eta\text{mol}\cdot\text{mL}^{-1}$). Foram registrados valores de 15,70 $\eta\text{mol}\cdot\text{mL}^{-1}$ em -0,4 MPa e 15,21 $\eta\text{mol}\cdot\text{mL}^{-1}$ em -0,8 MPa (Figura 2F).

A toxicidade por ferro intensifica a geração de ROS por meio de reações redox, como as reações de Fenton e processos de autooxidação, promovendo peroxidação lipídica, elevação dos níveis de MDA, desestruturação das membranas celulares e comprometimento da divisão e do alongamento celular, especialmente em tecidos meristemáticos, como o periciclo, local de origem das raízes laterais (Schützendübel; Polle, 2002; Emamverdian *et al.*, 2015). Assim, embora o osmopriming ative mecanismos antioxidantes, a elevada carga oxidativa imposta pelo excesso de ferro excede a capacidade de detoxificação celular, limitando a formação de novas estruturas radiculares.

O halopriming com KNO_3 , em ambas as concentrações avaliadas (25 e 50 mM), favoreceu significativamente a germinação das sementes de *S. lycopersicum* sob toxicidade por ferro, resultando em elevadas porcentagens de germinação: 93% em 25 mM e 92% em 50 mM. O índice de velocidade de germinação (IVG) atingiu 9,01 em 25 mM e 7,96 em 50 mM, valores significativamente superiores aos observados nas sementes submetidas ao excesso de ferro sem halopriming (3,52) e também ao tratamento controle (4,38) (Tabela 2 e Figura 3C-D). Resultados semelhantes foram reportados por Nawaz *et al.* (2017) — embora em condições de estresse por outro metal pesado —, que observaram incremento da germinação, do vigor e da emergência de plântulas de milho submetidas ao estresse por chumbo após o halopriming com KNO_3 , destacando o papel do nitrato na atenuação do estresse metabólico inicial.

Tabela 2. Porcentagem de germinação (%G), índice de velocidade de germinação (IVG) e comprimento médio da raiz e da parte aérea de sementes de *S. lycopersicum*

Tratamentos	%G	IVG	Raiz (cm)	Parte aérea (cm)
Controle	96% a	4,83 c	1,76 b	0,63 a
Fe-EDTA 4 mM	79% b	3,52 d	0,40 d	0,00 b
KNO ₃ 25 mM + Fe-EDTA 4 mM	93% a	9,01 a	2,18 a	0,64 a
KNO ₃ 50 mM + Fe-EDTA 4 mM	92% a	7,96 b	0,99 c	0,55 a
Coeficiente de Variação (%)	5,67	5,86	10,24	12,64

Porcentagem de germinação (%G), índice de velocidade de germinação (IVG) e comprimento médio da raiz e da parte aérea de sementes de *S. lycopersicum* submetidas aos seguintes tratamentos: controle, ferro sem *priming* (Fe-EDTA 4 mM), e haloprimer com KNO₃, seguido de exposição ao ferro (KNO₃ 25 mM + Fe-EDTA 4 mM; KNO₃ 50 mM + Fe-EDTA 4 mM).

*Médias de tratamentos seguidas da mesma letra na coluna não diferem entre si pelo teste Tukey a 5% de probabilidade.

Fonte: os autores.

Os efeitos benéficos do haloprimer com KNO₃ podem ser atribuídos, em parte, à ativação de vias de sinalização associadas ao óxido nítrico (NO), bem como ao estímulo da atividade de enzimas hidrolíticas, como amilases e proteases, favorecendo a mobilização de reservas de carboidratos e proteínas essenciais ao crescimento embrionário (Lara *et al.*, 2014; Charachimwe *et al.*, 2023; Rhaman, 2025). Adicionalmente, durante o haloprimer, os íons K⁺ contribuem para a manutenção da homeostase osmótica celular, reduzindo perdas excessivas de água, enquanto os íons NO₃⁻ atuam como fonte de nitrogênio para rotas metabólicas vitais, sustentando a retomada metabólica sob condições de estresse (Rehman *et al.*, 2024).

Sob a perspectiva hormonal, o haloprimer com KNO₃ modula rotas de sinalização associadas à germinação ao promover a redução dos níveis de ácido abscísico (ABA) e o aumento do conteúdo de giberelinas (GA), resultando na diminuição da razão ABA/GA e favorecendo o início da germinação e o crescimento inicial, mesmo em condições adversas (Hernández *et al.*, 2021). Evidências recentes também indicam que o tratamento

com KNO₃ pode induzir uma forma de “memória de estresse” por meio de mecanismos epigenéticos, como alterações nos padrões de metilação do DNA e modificações em histonas, possibilitando respostas antioxidantes e metabólicas mais rápidas e eficientes em exposições subsequentes ao estresse (Ur Rehman *et al.*, 2024).

O comprimento radicular médio das plântulas atingiu 2,18 cm no tratamento com 25 mM KNO₃ e 0,99 cm em 50 mM, ambos significativamente superiores ao observado nas sementes expostas ao excesso de ferro sem halopriming (0,40 cm) (Tabela 2 e Figura 3C–D). A parte aérea apresentou recuperação parcial, com médias de 0,64 cm em 25 mM e 0,55 cm em 50 mM, enquanto nas plântulas oriundas de sementes expostas apenas à toxicidade por ferro não houve desenvolvimento da parte aérea (Tabela 2 e Figura 3C–D). Esses resultados evidenciam que o halopriming com KNO₃ favoreceu a retomada do crescimento inicial, especialmente do sistema radicular.

O nitrato de potássio está associado à promoção do desenvolvimento radicular, regulando positivamente parâmetros como comprimento, massa e área superficial das raízes, o que favorece a absorção de água e nutrientes. Estudos relatam que o pré-tratamento com soluções de KNO₃ pode promover incrementos de 20 a 27% no comprimento radicular, refletindo maior vigor inicial e maior potencial de crescimento das plantas (Dhillon *et al.*, 2021; Da Rocha *et al.*, 2025). Durante o halopriming, os íons NO₃⁻ e K⁺ participam da síntese de aminoácidos e proteínas, reforçando a ativação metabólica e a organização estrutural das células (Akram *et al.*, 2025).

Apesar da recuperação do alongamento da raiz primária sob toxicidade por ferro, o halopriming com KNO₃ mostrou-se insuficiente para promover a formação de raízes secundárias (Figura 3C–D). De forma consistente, Akram *et al.* (2025) observaram que o tratamento com nitrato melhora parâmetros germinativos sob estresse por cádmio, mas não impede a inibição da formação de raízes laterais em condições de elevada disponibilidade do metal.

Do ponto de vista fisiológico, a inibição da formação de raízes laterais sob excesso de ferro pode ser atribuída à elevada produção de espécies reativas de oxigênio (ROS), decorrente de reações redox, como as

reações de Fenton. Esse processo intensifica a peroxidação lipídica, promove danos às membranas celulares e compromete células meristemáticas do periciclo — tecido responsável pela origem das raízes laterais —, limitando sua diferenciação e emergência, mesmo na presença de tratamentos mitigadores como o halopriming com KNO_3 (Schützendübel; Polle, 2002; Emamverdian *et al.*, 2015).

O halopriming com KNO_3 elevou significativamente a atividade da catalase (CAT) nas plântulas submetidas à toxicidade por ferro, alcançando $398,04 \mu\text{mol}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{mg}^{-1}$ de proteína em 25 mM e $328,68 \mu\text{mol}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{mg}^{-1}$ de proteína em 50 mM, correspondendo a aumentos de 80% e 48%, respectivamente, em relação às sementes que foram expostas à toxicidade por ferro sem tratamento ($221,40 \mu\text{mol}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{mg}^{-1}$ de proteína). A atividade de CAT em 25 mM foi aproximadamente 21% maior em comparação a 50 mM (Figura 2A).

A atividade da peroxidase (POX) também foi estimulada, atingindo $5,90 \mu\text{mol}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{mg}^{-1}$ de proteína em 25 mM e $5,65 \mu\text{mol}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{mg}^{-1}$ de proteína em 50 mM, o que representa aumentos de 55% e 48%, respectivamente, em relação às plântulas sob toxicidade por ferro sem tratamento (Figura 2B).

Apesar da ativação do sistema antioxidante, os teores de malondialdeído (MDA) permaneceram elevados em ambas as concentrações de KNO_3 , com valores de $15,70 \text{ nmol}\cdot\text{mL}^{-1}$ em 25 mM e $15,70 \text{ nmol}\cdot\text{mL}^{-1}$ em 50 mM, sem diferença estatística em relação às plântulas submetidas apenas ao excesso de ferro ($15,11 \text{ nmol}\cdot\text{mL}^{-1}$) (Figura 2C). Esses resultados indicam que, embora o halopriming com KNO_3 estimule a atividade das enzimas antioxidantes CAT e POX — um dos principais mecanismos associados a esse tratamento (Ali *et al.*, 2021) —, a elevada carga oxidativa imposta pela toxicidade por ferro excede a capacidade de detoxificação celular, mantendo elevados os níveis de peroxidação lipídica (Schützendübel; Polle, 2002; Emamverdian *et al.*, 2015).

O quimiopriming com nitroprussiato de sódio (SNP) em sementes de *S. lycopersicum* promoveu aumento da germinação em relação às sementes submetidas à toxicidade por ferro sem tratamento. Na concentração de 0,1 mM, a germinação atingiu 90%, enquanto em 0,2 mM, foi de 81%.

Esses tratamentos também resultaram em maiores valores do índice de velocidade de germinação (IVG), que alcançou 6,90 em 0,1 mM e 6,43 em 0,2 mM, ambos significativamente superiores ao observado nas sementes expostas ao excesso de ferro sem quimiopriming (3,78) (Tabela 3).

Tabela 3. Porcentagem de germinação (%G), índice de velocidade de germinação (IVG) e comprimento médio da raiz e da parte aérea de sementes de *S. lycopersicum*

Tratamentos	%G	IVG	Raiz (cm)	Parte aérea (cm)
Controle	96% a	4,83 b	1,76 a	0,63 a
Fe-EDTA 4 mM	79% d	3,78 b	0,40 b	0,00 b
SNP 0.1 mM + Fe-EDTA 4 mM	90% ab	6,90 a	0,44 b	0,00 b
SNP 0.2 mM + Fe-EDTA 4 mM	81% bc	6,43 a	0,44 b	0,00 b
Coefficiente de Variação (%)	5,75	12,08	14,18	5,16

Porcentagem de germinação (%G), índice de velocidade de germinação (IVG) e comprimento médio da raiz e da parte aérea de sementes de *S. lycopersicum* submetidas aos seguintes tratamentos: controle; ferro sem *priming* (Fe-EDTA 4 mM); e quimiopriming com SNP, seguido de exposição ao ferro (SNP 0.1 mM+ Fe-EDTA 4 mM; SNP 0.2 mM + Fe-EDTA 4 mM).

*Médias de tratamentos seguidas da mesma letra na coluna não diferem entre si pelo teste Tukey a 5% de probabilidade.

Fonte: os autores.

Esses resultados estão de acordo com Shi *et al.* (2025), que, em sementes de trigo, demonstraram que a aplicação exógena de óxido nítrico (NO) via SNP atenuou os efeitos inibitórios do excesso de ferro sobre a germinação ao elevar os níveis endógenos de NO, favorecer a mobilização de reservas e fortalecer a resposta antioxidante. Segundo os autores, esses mecanismos resultaram em aumento da porcentagem de germinação e da velocidade de germinação, especialmente nas fases iniciais do processo germinativo.

Apesar dos efeitos positivos observados na germinação, o crescimento radicular foi severamente comprometido pelo excesso de ferro, e o quimiopriming com SNP não foi capaz de reverter esse efeito (Figura 3G-H). Todas as plântulas oriundas de sementes submetidas à toxicidade

por ferro, com ou sem quimiopriming, apresentaram drástica redução no comprimento radicular, variando de 0,37 a 0,44 cm — o que representa redução aproximada de 75% em relação ao controle (1,76 cm) — sem diferenças estatísticas entre os tratamentos. Foi observado, ainda, ausência completa de desenvolvimento da parte aérea, independentemente da aplicação do quimiopriming (Tabela 3 e Figura 3G-H).

O severo comprometimento do crescimento radicular e a ausência de desenvolvimento da parte aérea, mesmo após o quimiopriming com SNP, podem ser explicados pelo papel dual do óxido nítrico sob estresse por metais pesados. Embora o NO atue como molécula sinalizadora capaz de ativar respostas antioxidantes, sua ação nem sempre resulta em recuperação do crescimento vegetal quando o estresse metálico é intenso ou persistente (Wang *et al.*, 2023).

No âmbito bioquímico, o quimiopriming com SNP elevou a atividade da catalase (CAT) nas plântulas expostas à toxicidade por ferro, atingindo 275,44 $\mu\text{mol}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{mg}^{-1}$ de proteína em 0,1 mM e 396,17 $\mu\text{mol}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{mg}^{-1}$ de proteína em 0,2 mM, correspondendo a incrementos de 24% e 78%, respectivamente, em relação às plântulas não tratadas (221,40 $\mu\text{mol}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{mg}^{-1}$ de proteína). Foi observado, ainda, que a concentração de 0,2 mM promoveu aumento adicional de aproximadamente 43% na atividade da CAT em comparação à concentração de 0,1 mM (Figura 2G).

A atividade da peroxidase (POX) também foi estimulada, alcançando 5,59 $\mu\text{mol}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{mg}^{-1}$ de proteína em 0,1 mM e 5,75 $\mu\text{mol}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{mg}^{-1}$ de proteína em 0,2 mM, o que representa incrementos de 47% e 51%, respectivamente, em relação às plântulas sob toxicidade por ferro sem tratamento (Figura 2H).

Apesar da ativação do sistema antioxidante, evidenciada pelo aumento das atividades de CAT e POX, os teores de malondialdeído (MDA) permaneceram elevados em ambas as concentrações de SNP, com valores de 15,055 $\eta\text{mol}\cdot\text{mL}^{-1}$ em 0,1 mM e 15,193 $\eta\text{mol}\cdot\text{mL}^{-1}$ em 0,2 mM, sem diferença estatística em relação às plântulas submetidas apenas ao excesso de ferro (15,106 $\eta\text{mol}\cdot\text{mL}^{-1}$) (Figura 2I). Esses resultados indicam que o NO atua de forma mais eficaz nos eventos iniciais da germinação, mas apresenta

eficiência limitada frente a estresses associados à toxicidade por metais redox-ativos como o ferro (Kopyra; Gwózdź, 2003; Corpas *et al.*, 2019).

O caráter particularmente deletério do excesso de ferro está relacionado à sua participação direta na reação de Fenton, na qual o Fe catalisa a formação de radicais hidroxila ($\bullet\text{OH}$) altamente reativos e capazes de causar intensa peroxidação lipídica e danos irreversíveis às membranas celulares (Connorton *et al.*, 2017; Briat *et al.*, 2020). Além disso, a interação entre o NO e o radical superóxido ($\text{O}_2^{\bullet-}$), sob condições de excesso de ferro, favorece a formação de peroxinitrito (ONOO^-), uma espécie reativa de nitrogênio altamente citotóxica, que intensifica a oxidação lipídica, promove a nitratação de proteínas e leva à inativação enzimática (Radi, 2018; Corpas; Barroso, 2023). Esse conjunto de processos explica a manutenção de elevados níveis de MDA, mesmo diante da ativação do sistema antioxidante induzida pelo quimiopriming com SNP.

Conclusão

A toxicidade por ferro comprometeu de forma expressiva a germinação, o crescimento inicial das plântulas e a homeostase redox de *S. lycopersicum*, evidenciando a elevada sensibilidade da fase germinativa à exposição ao excesso desse metal. Os tratamentos de *priming* com 25 mM de KNO_3 e PEG a $-0,8$ MPa promoveram melhorias no desempenho fisiológico das sementes, refletidas no aumento da porcentagem e da velocidade de germinação, bem como na recuperação parcial do crescimento radicular e da parte aérea sob condições de estresse férrico.

O tratamento com SNP apresentou efeito positivo restrito aos parâmetros germinativos; contudo, não foi eficaz na promoção da recuperação do crescimento das plântulas, indicando limitação de sua ação na fase pós-germinativa sob toxicidade por ferro.

Apesar da ativação do sistema antioxidante em resposta aos diferentes tratamentos de *priming*, nenhum deles foi capaz de reduzir os teores de malondialdeído, o que demonstra a manutenção dos danos oxidativos às membranas celulares e a persistência da peroxidação lipídica, mesmo diante dos mecanismos de defesa induzidos.

Referências

- AEBI, H. Catalase in vitro. **Methods in Enzymology**, [S. l.], v. 105, p. 121-126, 1984. DOI:10.1016/S0076-6879(84)05016-3.
- AKRAM, S.; KHAN, A. R.; JUNAID, J. A. A multivariate analysis of seed priming agents and dosage on germination performance, seedling growth and biochemical profiling in tomato. **Scientific Reports**, [S. l.], v. 15, p. 22991, 2025. DOI:10.1038/s41598-025-04548-6.
- ALI, L. G.; NULIT, R.; IBRAHIM, M. H.; YIEN, C. Y. S. Efficacy of KNO₃, SiO₂ and SA priming for improving emergence, seedling growth and antioxidant enzymes of rice (*Oryza sativa*) under drought. **Scientific Reports**, [S. l.], v. 11, p. 3864, 2021. DOI:10.1038/s41598-021-83264-3.
- ALI, Q.; DAUD, M. K.; HAIDER, M. Z.; ALI, S.; RIZWAN, M.; ASLAM, N.; NOMAN, A.; IQBAL, N.; SHAHZAD, F.; DEEBA, F.; ALI, I.; ZHU, S. J. Seed priming by sodium nitroprusside improves salt tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.) by enhancing physiological and biochemical parameters. **Plant Physiology and Biochemistry**, [S. l.], v. 119, p. 50-58, 2017. DOI:10.1016/j.plaphy.2017.07.016.
- BATISTA, T. B. **Longevidade de sementes condicionadas de tomate: estudos fisiológicos e moleculares**. 2018. Dissertação (Mestrado em Agronomia) – Faculdade de Ciências Agronômicas, Universidade Estadual Paulista (UNESP), Botucatu, Brasil, 2018.
- BRADFORD, K. J. Manipulation of seed water relations via osmotic priming to improve germination under stress conditions. **HortScience**, [S. l.], v. 21, n. 5, p. 1105-1112, 1986. DOI:10.21273/HORTSCI.21.5.1105.
- BRADFORD, M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. **Analytical Biochemistry**, [S. l.], v. 72, p. 248-254, 1976. DOI:10.1016/0003-2697(76)90527-3.
- BRASIL. Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. **Regras para análise de sementes**. Brasília: MAPA/ACS, 2009. ISBN 978-85-99851-70-8.
- BRIAT, J. F.; DUBOS, C.; GAYMARD, F. Iron nutrition, biomass production, and plant product quality. **Trends in Plant Science**, [S. l.], v. 25, n. 4, p. 356-368, 2020. DOI:10.1016/j.tplants.2019.12.004.
- CAKMAK, I.; HORST, W. J. Effect of aluminum on lipid peroxidation, superoxide dismutase, catalase and peroxidase activities in root tips of soybean (*Glycine max*). **Physiologia Plantarum**, [S. l.], v. 83, p. 463-468, 1991. DOI:10.1111/j.1399-3054.1991.tb00121.x.

CHARACHIMWE, R. R.; CHANDIPOSHA, M.; MANJERU, P. The effect of seed priming to improve germination parameters and early growth of chickpea (*Cicer arietinum* L.). **International Journal of Agronomy**, [S. l.], v. 2023, p. 1178679, 2023. DOI:10.1155/2023/1178679.

CONAB – Companhia Nacional de Abastecimento. **Indicadores Conab**: série histórica – custos – tomate – 2007 a 2022. Brasília: CONAB, Brasil, 2025.

CONAB – Companhia Nacional de Abastecimento. Tomate: análise dos indicadores da produção e comercialização no mercado mundial, brasileiro e catariense. **Compêndio de Estudos Conab**, [S. l.], v. 21, p. 1–21, 2019. ISSN 2448–3710.

CONNORTON, J. M.; BALK, J.; RODRÍGUEZ–CELMA, J. Iron homeostasis in plants – a brief overview. **Metallomics**, [S. l.], v. 9, n. 7, p. 813–823, 2017. DOI:10.1039/C7MT00103H.

CORPAS, F. J.; BARROSO, J. B. Reactive nitrogen species in plant stress physiology. **Antioxidants**, [S. l.], v. 12, n. 1, p. 129, 2023. DOI:10.3390/antiox12010129.

CORPAS, F. J.; PALMA, J. M.; DEL RÍO, L. A.; BARROSO, J. B. Nitric oxide in plants: an overview. **Plant Science**, [S. l.], v. 281, p. 15–26, 2019. DOI:10.1016/j.plantsci.2019.01.010.

DA ROCHA, L. G.; RAU, B. A.; DA SILVA, D. M.; DE ARAÚJO, R. M.; MASETTO, T. E. Potassium nitrate (KNO₃) seed priming enhances soybean seed performance. **Scientific Reports**, [S. l.], v. 15, p. 33640, 2025. DOI:10.1038/s41598-025-33640-4.

DAS, U.; RAHMAN, M. M.; ROY, Z. R.; KABIR, A. H. Morpho–physiological delays due to iron toxicity involve redox imbalance rather than photosynthetic damage in tomato. **Plant Physiology and Biochemistry**, [S. l.], v. 156, p. 55–63, 2020. DOI:10.1016/j.plaphy.2020.09.008.

DHILLON, B. S.; KUMAR, V.; SAGWAL, P.; KAUR, N.; SINGH MANGAT, G.; SINGH, S. Seed priming with potassium nitrate and gibberellic acid enhances the performance of dry direct–seeded rice (*Oryza sativa* L.) in North–Western India. **Agronomy**, [S. l.], v. 11, n. 5, p. 849, 2021. DOI:10.3390/agronomy11050849.

EMAMVERDIAN, A.; DING, Y.; MOKHBERDORAN, F.; XIE, Y. Heavy metal stress and some mechanisms of plant defense response. **The Scientific World Journal**, [S. l.], v. 2015, p. 756120, 2015. DOI:10.1155/2015/756120.

FANG, X. Z.; XU, X. L.; YE, Z. Q.; LIU, D.; ZHAO, K. L.; LI, D. M.; LIU, X. X.; JIN, C. W. Excessive iron deposition in root apoplast is involved in growth arrest of roots in response to low pH. **Journal of Experimental Botany**, [S. l.], v. 75, n. 10, p. 3188–3201, 2024. DOI: 10.1093/jxb/erae120.

FERREIRA, A. G.; BORGHETTI, F. **Germinação**: do básico ao aplicado. Porto Alegre: Artmed, 2005.

FERREIRA, D. F. Sisvar: a computer statistical analysis system. **Ciência e Agrotecnologia**, [S. l.], v. 35, n. 6, p. 1039–1042, 2011. DOI:10.1590/S1413-70542011000600001.

FERREIRA, T. C.; MARIN, A. M. P. Priming em sementes: uma revisão bibliográfica concisa e atualizada. **Biofix Scientific Journal**, [S. l.], v. 7, n. 1, p. 27–36, 2022. DOI:10.5380/biofix.v7i1.81337.

GULCIN, I. Antioxidant activity of food constituents: an overview. **Archives of Toxicology**, [S. l.], v. 86, n. 3, p. 345–391, 2008. DOI:10.1007/s00204-007-0250-5.

HARISH, V.; ASLAM, S.; CHOUHAN, S.; PRATAP, Y.; LALOTRA, S. Iron toxicity in plants: a review. **International Journal of Environment and Climate Change**, [S. l.], v. 13, n. 8, p. 1894–1900, 2023. DOI:10.9734/IJECC/2023/v13i82206.

HERNÁNDEZ, J. A.; DÍAZ-VIVANCOS, P.; ACOSTA-MOTOS, J. R.; BARBA-ESPÍN, G. Potassium nitrate treatment is associated with modulation of seed water uptake, antioxidative metabolism and phytohormone levels of pea seedlings. **Seeds**, [S. l.], v. 1, p. 5–15, 2021. DOI:10.3390/seeds1010002.

HEYDECKER, W.; HIGGINS, J.; TURNER, Y. J. Invigoration of seeds. **Seed Science and Technology**, [S. l.], v. 1, n. 3, p. 881–888, 1973.

HU, X.; ZHANG, A.; ZHANG, J.; JIANG, M. Absciscic acid is a key inducer of hydrogen peroxide production in leaves of maize plants exposed to drought stress. **Plant and Cell Physiology**, [S. l.], v. 53, n. 11, p. 1902–1913, 2012. DOI:10.1093/pcp/pcs140.

IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. **Tomate**: produção agropecuária. Rio de Janeiro: IBGE, Brasil, 2025.

KOPYRA, M.; GWÓŹDŹ, E. A. Nitric oxide stimulates seed germination and counteracts the inhibitory effect of heavy metals. **Plant Physiology and Biochemistry**, [S. l.], v. 41, n. 11–12, p. 1011–1017, 2003. DOI:10.1016/j.plaphy.2003.09.003.

KROHLING, C. A.; EUTRÓPIO, F. J.; BERTOLAZI, A. A.; DOBBS, L. B.; CAMPOSTRINI, E.; DIAS, T.; RAMOS, A. C. Ecophysiology of iron homeostasis in plants. **Soil Science and Plant Nutrition**, [S. l.], v. 62, n. 1, p. 39–47, 2016. DOI:10.1080/00380768.2015.1135438.

KUMARI, S.; KUMAR, R.; CHOUHAN, S.; CHAUDHARY, P. L. Influence of various organic amendments on growth and yield attributes of mung bean (*Vigna radiata* L.). **International Journal of Plant & Soil Science**, [S. l.], v. 35, n. 12, p. 124–130, 2023. DOI:10.9734/IJPSS/2023/v35i12245.

LAPAZ, A. M.; YOSHIDA, C. H. P.; GORNI, P. H.; FREITAS-SILVA, L.; ARAÚJO, T. O.; RIBEIRO, C. Iron toxicity: effects on the plants and detoxification strategies. **Acta Botanica Brasileira**, [S. l.], v. 36, p. e2021abb0131, 2022. DOI:10.1590/0102-33062021abb0131.

LARA, T. S.; LIRA, J. M. S.; RODRIGUES, A. C.; RAKOCEVIC, M.; ALVARENGA, A. A. Potassium nitrate priming affects the activity of nitrate reductase and antioxidant enzymes in tomato germination. **Journal of Agricultural Science**, [S. l.], v. 6, n. 2, p. 72–81, 2014. DOI:10.5539/jas.v6n2p72.

MAGUIRE, J. D. Speed of germination—aid in selection and evaluation for seedling emergence and vigor. **Crop Science**, [S. l.], v. 2, n. 2, p. 176–177, 1962. DOI:10.2135/cropsci1962.0011183X000200020033x.

NAWAZ, F.; NAEEM, M.; AKRAM, A.; ASHRAF, M. Y.; AHMAD, K. S.; ZULFIQAR, B.; HUSSAIN, M.; AHMAD, S.; FAROOQ, M. Seed priming with KNO₃ mediates biochemical processes to inhibit lead (Pb) toxicity in maize. **Journal of the Science of Food and Agriculture**, [S. l.], v. 97, p. 478–486, 2017. DOI:10.1002/jsfa.7745.

ONYANGO, D. A.; ENTILA, F.; DIDA, M. M.; ISMAIL, A. M.; DRAME, K. N. Mechanistic understanding of iron toxicity tolerance in contrasting rice varieties from Africa: I. Morpho-physiological and biochemical responses. **Functional Plant Biology**, [S. l.], v. 46, n. 1, p. 93–105, 2019. DOI:10.1071/FP18188.

RADI, R. Oxygen radicals, nitric oxide, and peroxynitrite: redox pathways in molecular medicine. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, [S. l.], v. 115, n. 23, p. 5839–5848, 2018. DOI:10.1073/pnas.1804932115.

REHMAN, B.; ZULFIQAR, A.; ATTIA, H.; SARDAR, R.; SALEH, M. A.; ALAMER, K. H. Seed priming with potassium nitrate can enhance salt stress tolerance in maize. **Phyton – International Journal of Experimental Botany**, [S. l.], v. 93, n. 8, p. 1819–1838, 2024. DOI:10.32604/phyton.2024.048213.

RHAMAN, M. S. Seed priming before the sprout: revisiting an established technique for stress-resilient germination. **Seeds**, [S. l.], v. 4, n. 3, p. 29, 2025. DOI:10.3390/seeds4030029.

RIAZ, N.; GUERINOT, M. L. All together now: regulation of the iron deficiency response. **Journal of Experimental Botany**, [S. l.], v. 72, n. 6, p. 2045–2055, 2021. DOI:10.1093/jxb/erab003.

RIFNA, E. J.; RAMANAN, K. R.; MAHENDRAN, R. Emerging technology applications for improving seed germination. **Trends in Food Science & Technology**, [S. l.], v. 86, p. 95–108, 2019. DOI:10.1016/j.tifs.2019.02.007.

RODRIGUES FILHO, J.; CORTE, V. B.; PERIN, I. T.; FREITAS, J. F. D.; WAICHERT, R. H.; SANTOS, C. R. D. Effects of iron on oxidative stress of *Cecropia hololeuca* and *Carica papaya* plants. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, [S. l.], v. 94, n. 3, p. e20210154, 2022. DOI: 10.1590/0001-376520220210154.

SANTOS, M. C. A.; AROUCHA, E. M. M.; SOUZA, M. S.; SILVA, R. F.; SOUSA, P. A. Condicionamento osmótico de sementes. **Revista Caatinga**, [S. l.], v. 21, n. 2, p. 1-6, 2008.

SCHÜTZENDÜBEL, A.; POLLE, A. Plant responses to abiotic stresses: heavy metal-induced oxidative stress and protection by mycorrhization. **Journal of Experimental Botany**, [S. l.], v. 53, n. 372, p. 1351-1365, 2002. DOI:10.1093/jexbot/53.372.1351.

SHER, A.; HASSAN, M. K.; KHAN, S.; AHMED, F.; MALIK, R.; HUSSAIN, A.; HASSAN, R.; KHAN, T.; HASSAN, A.; HASSAN, K. Methods of seed priming. In: HASANUZZAMAN, M. (ed.). **Priming and pretreatment of seeds and seedlings**. Singapura: Springer, 2019. p. 1-15.

SHETIWIY, M. S.; FU, Y.; HU, Q.; NAWAZ, A.; GUAN, Y.; LI, Z.; HUANG, Y.; HU, J. Seed priming with polyethylene glycol induces antioxidative defense and metabolic regulation of rice under nano-ZnO stress. **Environmental Science and Pollution Research**, [S. l.], v. 23, n. 19, p. 19989-20002, 2016. DOI:10.1007/s11356-016-7208-8.

SHI, S.; ZHANG, Z.; MA, R.; TAO, Y.; WANG, Z.; YANG, Y. Exogenous nitric oxide relieves iron-inhibitory effect on wheat seed germination. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, [S. l.], v. 291, p. 117875, 2025. DOI:10.1016/j.ecoenv.2024.117875.

SINGH, N.; MAURYA, V.; GUPTA, K.; SHARMA, I.; SHARMA, A.; KUMAR, R. Salt stress and its eco-friendly management using biostimulants in grain legumes: a review. **Discover Agriculture**, [S. l.], v. 3, p. 13, 2025. DOI:10.1007/s44279-025-00013-5.

UR REHMAN, M. M.; LIU, J.; NIJABAT, A.; ALSUDAYS, I. M.; SALEH, M. A.; ALAMER, K. H.; ATTIA, H.; ZIAF, K.; ZAMAN, Q.; AMJAD, M. Seed priming with potassium nitrate alleviates high-temperature stress by modulating growth and antioxidant potential in carrot seeds and seedlings. **BMC Plant Biology**, [S. l.], v. 24, p. 606, 2024. DOI:10.1186/s12870-024-05127-1.

WANG, H. Q.; XUAN, W.; HUANG, X. Y.; MAO, C.; ZHAO, F. J. Cadmium inhibits lateral root emergence in rice by disrupting OsPIN-mediated auxin distribution and the protective effect of OsHMA3. **Plant and Cell Physiology**, [S. l.], v. 62, n. 1, p. 166-177, 2021. DOI:10.1093/pcp/pcaa150.

WANG, X.; DU, H.; MA, M.; RENNENBERG, H. The dual role of nitric oxide (NO) in plant responses to cadmium exposure. **Science of the Total Environment**, [S. l.], v. 892, p. 164597, 2023. DOI:10.1016/j.scitotenv.2023.164597.

CAPÍTULO IX.

Metabólitos Secundários de plantas

Maria do Carmo Pimentel Batitucci¹

Jean Carlos Vencioneck Dutra²

Miriel Bernardes Xavier³

Maria Gabriela Pissinati Trindade⁴

Ana Carolini Cavallieri Zatta⁵

Anna Carolina Araújo Panteleão⁶

Carolina Beatriz Paixão Rodrigues⁷

Douglas da Silva Pereira⁸

Erlaini Simonelli Cavallieri⁹

Gabriela de Carli Farias da Silva¹⁰

Isadora Maria Vieira Caelho¹¹

Paula Roberta Costalonga Pereira¹²

DOI: 10.52695/978-65-5456-195-2.9

1 ID: <https://orcid.org/0000-0002-3485-4448>

2 ID: <https://orcid.org/0000-0003-3893-947>

3 ID: <https://orcid.org/0000-0003-1417-2551>

4 ID: <https://orcid.org/0000-0001-6024-4515>

5 ID: <https://orcid.org/0000-0001-5668-0680>

6 ID: <https://orcid.org/0000-0002-4171-657X>

7 ID: <https://orcid.org/0000-0004-2059-2266>

8 ID: <https://orcid.org/0000-0000-8490-2615>

9 ID: <https://orcid.org/0009-0002-1040-5522>

10 ID: <https://orcid.org/0009-0007-9476-9847>

11 ID: <https://orcid.org/0009-0006-6018-7825>

12 ID: <https://orcid.org/0009-0003-4156-9132>

1. Introdução

Ao longo da evolução, as plantas foram submetidas a pressões seletivas impostas pelo ambiente e pelas interações ecológicas, o que contribuiu para o desenvolvimento de estratégias fisiológicas e químicas altamente sofisticadas. Em um cenário marcado pelas mudanças climáticas, aumento da temperatura global, secas extremas, salinização do solo, inundações e crescente acúmulo de poluentes atmosféricos, as plantas continuam expostas a condições adversas capazes de gerar estresses abióticos e bióticos (Khan *et al.*, 2025; Zhang *et al.*, 2022). Tais fatores podem afetar diretamente o crescimento, desenvolvimento, reprodução e, sobretudo, a capacidade de adaptação dos vegetais. Somado a isso, alterações ambientais intensas também podem comprometer processos fisiológicos essenciais para as plantas, como a absorção de água e nutrientes, a fotossíntese e o equilíbrio metabólico, colocando em risco a sobrevivência desses organismos (Khan *et al.*, 2025; Erb; Kliebenstein, 2020).

Para enfrentar condições adversas, as plantas desenvolveram mecanismos complexos relacionados ao seu metabolismo, entre eles a modulação da síntese de metabólitos. Tais compostos, tradicionalmente divididos em metabólitos primários e metabólitos secundários, desempenham papéis distintos (Yang *et al.*, 2018). Os metabólitos primários são fundamentais para a manutenção da vida, participando de vias relacionadas ao crescimento, respiração, fotossíntese e reprodução, incluindo carboidratos, aminoácidos, lipídios e proteínas (Khan *et al.*, 2025). Já os metabólitos secundários, embora não essenciais para a sobrevivência imediata, possuem grande relevância adaptativa, atuando diretamente na defesa contra estresses ambientais, microrganismos, herbívoros e outros fatores externos (Li; Guo; Xu; Zhao; Xu, 2024).

A diversidade química desses compostos é notável; estima-se que mais de 200 mil metabólitos secundários já tenham sido descritos, o que demonstra a enorme plasticidade metabólica do reino vegetal (Khan *et al.*, 2025; Li *et al.*, 2024). Os metabólitos secundários podem ser classificados de acordo com sua estrutura química ou com sua origem biossintética. Na classificação estrutural, incluem-se quatro grandes grupos: (1) compostos

fenólicos, como ácidos fenólicos, taninos, ligninas, lignanas e cumarinas, amplamente reconhecidos por suas funções antioxidantes e estruturais; (2) terpenos, incluindo esteróis, carotenoides, compostos voláteis, flavonoides e glicosídeos cardíacos, importantes para a sinalização, regulação hormonal e respostas ao estresse; (3) compostos nitrogenados, como alcaloides e glicosídeos cianogênicos, que participam majoritariamente da defesa contra herbivoria e patógenos; e (4) compostos contendo enxofre, como glutathiona, fitoalexinas, defensinas, lectinas e tioninas, essenciais para o combate ao estresse oxidativo e para a resistência frente a microrganismos (Khan *et al.*, 2025).

Quando considerados sob o ponto de vista biossintético, os metabólitos secundários se originam principalmente de três vias metabólicas: via do ácido mevalônico (AMV), via do ácido malônico e através do ácido chiquímico. Essas rotas são altamente responsivas às condições ambientais, sendo ativadas em situações de estresse para produzir compostos que reforçam a integridade estrutural celular, modulam o equilíbrio oxidativo e regulam hormônios vegetais envolvidos nas respostas de defesa. Essa plasticidade metabólica destaca a importância dos metabólitos secundários como componentes centrais da fisiologia evolutiva das plantas (Khan *et al.*, 2025).

Sendo assim, as plantas apresentam mecanismos fisiológicos que auxiliam na manutenção da homeostase e que viabilizam o equilíbrio entre os metabolismos primário e secundário dos vegetais, como pode ser observado na via biossintética dos fenilpropanoides, que é mediada pela ação da enzima fenilalanina amônia-liase e direciona o fluxo de carbono para síntese de aminoácidos aromáticos como forma de resposta a alterações ambientais (Wu *et al.*, 2025; Yuan; Zhang; Nageswaran; Li, 2015).

Além de sua função ecológica, os metabólitos secundários desempenham papel crucial na ecologia, mediando interações das plantas com outros seres vivos. Compostos voláteis, por exemplo, podem atrair polinizadores, enquanto alcaloides e glicosídeos cianogênicos atuam como repelentes contra herbívoros. Da mesma forma, fitoalexinas e defensinas são sintetizadas como parte da resposta imunológica vegetal, inibindo o crescimento de fungos e bactérias invasoras (Pant; Pandey; Dall'Acqua, 2021).

A relevância dos metabólitos secundários vai além do papel ecológico, impactando áreas como a farmacologia, as indústrias alimentícia e cosmética, e a agricultura e a biotecnologia. Muitos fármacos consagrados têm origem vegetal, como morfina, artemisinina, colchicina, glicosídeos cardíacos de *Digitalis* e diversos flavonoides com propriedades antioxidantes, anti-inflamatórias e antitumorais (Omar *et al.*, 2021). Na indústria, são utilizados na produção de fragrâncias, corantes naturais, conservantes e aromatizantes; já na agricultura, atuam como alternativas sustentáveis aos pesticidas sintéticos (Sharmeen *et al.*, 2021; Singh; Tiwari; Dubey, 2021). Com os avanços da biotecnologia, estratégias como uso de elicitores químicos, cultivo de células vegetais, engenharia metabólica, edição genética e sistemas heterólogos de expressão têm sido empregadas para aumentar sua produção, contornando limitações como baixa concentração e sazonalidade e ampliando seu potencial de aplicação (Tan Zhang; Wang; Li, 2023).

2. Principais classes de metabólitos secundários

2.1 Compostos fenólicos

As plantas são produtoras de uma ampla variedade de compostos químicos por meio de seu metabolismo secundário. Entre eles, destacam-se os compostos fenólicos, também conhecidos como fenóis, que constituem um dos grupos mais numerosos. Essas substâncias formam um conjunto diversificado, com cerca de 10 mil estruturas químicas distintas, apresentando diferentes graus de solubilidade: alguns fenólicos possuem maior afinidade por compostos orgânicos, enquanto outros são mais solúveis em água (Taiz *et al.*, 2017).

Quanto à sua biossíntese, os compostos fenólicos são produzidos pelas plantas por meio de diversas rotas metabólicas. No entanto, duas vias são consideradas as mais importantes: a via do ácido chiquímico, responsável pela biossíntese da maioria dos fenólicos vegetais, e a via do ácido malônico, que desempenha papel fundamental na produção de metabólitos secundários em fungos e bactérias (Taiz *et al.*, 2017).

A via do chiquimato é uma das mais elucidadas para compostos fenólicos e apresenta sete etapas. A primeira delas corresponde a condensação aldólica entre o ácido fosfoenolpirúvico (PEP) e a D-eritrose-4-fosfato (proveniente do ciclo das pentoses fosfato). A junção desses dois compostos origina o ácido 3-desoxi-D-arabino-heptulosônico-7-fosfato (DAHP). Além do mais, também é importante citar o ácido corísmico, pois é um composto chave para a formação dos fenólicos e o produto final da via do chiquimato. As plantas, em geral, produzem essas substâncias como forma de defesa, pois elas podem ser utilizadas para a defesa contra patógenos, herbívoros, filtros de luz UV e substâncias atrativas para os possíveis polinizadores (Santos-Sánchez *et al.*, 2019).

Além de sua importância ecológica e fisiológica nas plantas, os compostos fenólicos são fontes relevantes de substâncias com potencial terapêutico e destacam-se como agentes bioativos na área farmacêutica. Entre suas principais atividades biológicas, estão as ações antioxidante e antibacteriana, além de efeitos cardioprotetores, anticancerígenos, anti-inflamatórios e imunomoduladores (Sun; Shahrajabian, 2023). Esses compostos são classificados, conforme a estrutura química, em ácidos fenólicos, flavonoides, taninos, lignanas fenólicas e estilbenos. Estruturalmente, flavonoides, parte dos ácidos fenólicos e taninos condensados apresentam a estrutura C6–C3–C6, enquanto taninos hidrolisáveis e outra fração dos ácidos fenólicos possuem a estrutura C6–C1 (Ringli *et al.*, 2008). Informações mais detalhadas sobre essas classes serão apresentadas nos tópicos seguintes.

2.1.1 Ácidos fenólicos

Os ácidos fenólicos constituem um dos mais simples e abundantes grupos de compostos fenólicos presentes em plantas, sendo amplamente distribuídos em frutas, grãos, vegetais, sementes e bebidas. Decorrentes do metabolismo secundário vegetal, desempenham funções essenciais relacionadas às defesas bióticas e abióticas das plantas (Kumar *et al.*, 2003; Robbins, 2003).

Estruturalmente, são caracterizados pela presença de um anel aromático fenólico associado a pelo menos um grupo hidroxila (–OH) e a um grupo

carboxila ($-\text{COOH}$). Essa configuração confere a esses compostos a capacidade de atuar como doadores de elétrons ou hidrogênios, o que está diretamente relacionado à ação antioxidante de alimentos e extratos vegetais. A quantidade e a posição dos grupos hidroxila no anel aromático influenciam de forma decisiva na sua estabilidade e reatividade química, que atuará na redução de espécies reativas de oxigênio, ajudando a regular a homeostase do organismo (Rice-Evans; Miller; Paganga, 1996; Spiegel *et al.*, 2020).

Com base no comprimento da cadeia de carbono ligada ao anel aromático, os ácidos fenólicos são classicamente divididos em dois subgrupos: ácidos hidroxibenzoicos (C1-C6), representado pelos ácidos protocatecuico, gálico, elágico, vanílico, genístico, síringico e salicílico, e os ácidos hidroxicinâmicos (C3-C6), que abarcam os ácidos sinápico, p-cumárico, ferúlico, clorogênico, cafeico e cinâmico. Eles podem estar presentes nos alimentos, tanto de forma livre como conjugada, e o modo como são processados e armazenados pode influenciar na sua biodisponibilidade e atividade biológica (Saibabu *et al.*, 2015; Rashmi; Negi, 2020).

Em síntese, os ácidos fenólicos são amplamente reconhecidos por sua atividade antioxidante, atuando na neutralização de espécies reativas de oxigênio e na proteção frente a processos oxidativos. Adicionalmente, evidências científicas indicam que esses compostos apresentam potenciais atividades anti-inflamatórias, anticâncer, antimicrobiana, além de atuarem nas vias de sinalização celular (Merkel *et al.*, 2010; Spiegel *et al.*, 2020).

2.1.2 Lignanas

As lignanas são metabólitos secundários amplamente distribuídos no reino vegetal e constituem componentes relevantes da dieta humana, estando presentes em sementes, grãos integrais, frutas e legumes. Apesar de apresentarem elevada diversidade estrutural, essas substâncias são formadas, de modo geral, pela dimerização oxidativa de duas unidades fenilpropanoides (C6-C3), o que resulta em um amplo repertório de compostos biologicamente ativos. Essa diversidade estrutural está diretamente associada às suas propriedades funcionais, destacando-se a elevada capacidade de neutralização de espécies reativas de oxigênio e a participação

na modulação de processos celulares relacionados ao estresse oxidativo (Nagappan *et al.*, 2018; Saleem *et al.*, 2005; Wang *et al.*, 2022).

Com base nos padrões de ciclização e incorporação de oxigênio, as lignanas podem ser classificadas em oito subgrupos: arilnaftalenos, aril-tetralinas, dibenzociclooctadienos, dibenzilbutanos, dibenzilbutirolactonas, dibencilbutirolactóis, furanos e furofuranos (Teponno; Kusari; Spiteller, 2016).

Evidências científicas indicam que as lignanas apresentam atividade antioxidante antiviral, antitumoral, anti-inflamatória, antimicrobiana e antifúngica. Estudos experimentais demonstram associação entre o consumo de lignanas e a redução do risco cardiovascular, além de atuar no controle de diabetes tipo 2, reforçando sua relevância nutricional e funcional (Saleem *et al.*, 2005; Wang *et al.*, 2022; Xia; Chen; Li; Qian, 2023).

2.1.3 Flavonoides

Os flavonoides são amplamente distribuídos na natureza. É possível encontrá-los nas frutas, hortaliças, ervas, caules, cereais, nozes, flores e sementes. Nas plantas, essas substâncias são responsáveis por características como a coloração, fragrância e sabor. Também auxiliam no transporte da auxina, polinização, desenvolvimento de sementes, alelopatia e proteção contra estresses bióticos e abióticos (Santos *et al.*, 2017; Vicente; Boscai, 2018).

A biossíntese dos flavonoides envolve a via do chiquimato, responsável pela formação de p-cumaroil-CoA, e a via do acetato, que participa do alongamento das cadeias carbônicas desses compostos. Um componente central dessa via é a fenilalanina amônia-liase (PAL), enzima que catalisa a desaminação da fenilalanina, originando amônia e ácido cinâmico. Adicionalmente, outras enzimas desempenham papéis indispensáveis nesse processo, como a cinamato 4-hidroxilase (C4H), que catalisa a conversão do ácido cinâmico em ácido 4-cumárico, e a 4-cumarato:CoA ligase (4CL). Esta última constitui uma enzima-chave na via dos fenilpropanoides, atuando como importante ponto regulatório na biossíntese tanto de lignanas quanto de flavonoides (Sun *et al.*, 2018; Zhao *et al.*, 2021; Li *et al.*, 2022).

Os flavonoides apresentam uma estrutura química básica composta por um esqueleto C6–C3–C6, que representa a unidade estrutural fundamental dessa classe de moléculas. A partir dessa conformação básica, diferentes modificações estruturais dão origem a distintas subclasses, entre as quais destacam-se flavonas, flavanonas, isoflavonas, flavonóis, chalconas, flavanóis e antocianinas (Zakaryan *et al.*, 2017; Rehan, 2021).

Em relação à importância desses metabólitos para a indústria farmacêutica e estudos de compostos medicinais, os flavonoides apresentam importantes atividades biológicas que já foram e continuam sendo alvo de estudos no mundo todo. Em resumo, pode-se dizer que essas substâncias já apresentaram, em estudos *in vivo* e *in vitro*, atividades antioxidantes (por diferentes mecanismos de ação, entre eles a limpeza de radicais livres, como os ROS), ação anti-inflamatória, cardiovascular, antibacteriana, antifúngica, antiviral e anticancerígena. Além dos efeitos medicinais, os flavonoides também são muito utilizados na parte cosmética, sendo destaque os efeitos de fotoproteção e antienvelhecimento, mais uma das razões para tornar esses compostos tão promissores e alvos de estudos no mundo inteiro (Chen *et al.*, 2023).

Nesse contexto, diversas espécies vegetais destacam-se como fontes relevantes de flavonoides. Entre elas, o cacto *Cereus jamacaru* (mandacaru), que apresenta elevado teor desses metabólitos, conforme descrito na literatura. Evidências experimentais indicam que sua presença está associada às atividades antioxidante e antiproliferativa atribuídas à planta, reforçando seu potencial biológico (Dutra *et al.*, 2019).

Um outro exemplo é a espécie *Tithonia diversifolia* (titônia), amplamente investigada em razão da diversidade de metabólitos secundários com reconhecidas atividades biológicas. Entre esses compostos, destacam-se os flavonoides, frequentemente relacionados à expressiva atividade antioxidante observada em diferentes ensaios *in vitro* (Pretti *et al.*, 2018). Diante desses exemplos, os flavonoides consolidam-se como metabólitos de elevada relevância biológica, justificando a ampliação de estudos voltados à sua caracterização, prospecção e aplicação, evidenciando seu potencial em pesquisas de interesse medicinal.

2.1.4 Taninos

Os taninos são compostos fenólicos pertencentes ao grupo dos polifenóis, amplamente distribuídos em diversas espécies vegetais, sendo encontrados em folhas, caules, frutos, madeira e raízes, onde se localizam principalmente nos vacúolos celulares. Estão associados aos mecanismos de defesa das plantas, atuando principalmente contra mamíferos herbívoros, insetos e aves, pois tem caráter adstringente e reduzem a palatabilidade das plantas. Quanto à classificação, dividem-se em dois grupos principais: taninos hidrolisáveis e taninos condensados, sendo estes últimos não suscetíveis à hidrólise (Hoque *et al.*, 2025).

Dada essa classificação, os taninos hidrolisáveis são formados por múltiplas unidades de ácidos fenólicos, caracterizadas por anéis aromáticos, geralmente esterificadas a um núcleo de açúcar, e são assim denominados porque suas ligações éster podem sofrer hidrólise na presença de ácidos ou quando submetidas a altas temperaturas. Além disso, esse grupo apresenta uma subclassificação, podendo ser dividido em galotaninos e elagitaninos (Durazzo *et al.*, 2019; Li; Duan, 2019; Smeriglio *et al.*, 2017), sendo que os galotaninos são aqueles que liberam ácido gálico após a hidrólise e os elagitaninos, os que liberam ácido elágico. Por sua vez, os taninos condensados correspondem a polímeros de flavan-3-óis, conhecidos como proantocianidinas, incluindo as procianidinas, formadas por unidades como catequina e epicatequina, que apresentam dois grupos hidroxila (OH), e as prodelfinidinas, derivadas de epigallocatequina, que possuem três grupos hidroxila. Esses compostos são mais resistentes à fragmentação, originam-se da via biossintética dos flavonoides e apresentam dois anéis fenólicos interligados por um anel heterocíclico do tipo pirano (De Melo *et al.*, 2023).

Cabe destacar, ainda, as diversas atividades biológicas atribuídas aos taninos, tais como antioxidante, antibacteriana, antiviral, antiparasitária e antidiarreica. Entre elas, as propriedades antioxidantes têm sido amplamente investigadas nas áreas de alimentação e medicina, despertando crescente interesse científico (Lall *et al.*, 2015; Squillaro *et al.*, 2018). Diversos estudos têm sido conduzidos com o objetivo de avaliar o potencial antioxidante desse grupo de compostos. Extratos de castanha japonesa

ricos em taninos têm sido associados a uma expressiva capacidade antioxidante, evidenciada em estudos realizados *in vitro* (Tuyen *et al.*, 2017). Além disso, pesquisas realizadas com taninos provenientes de outras espécies vegetais também evidenciaram elevada atividade antioxidativa, reforçando o potencial desses compostos como fontes naturais de antioxidantes (Deng *et al.*, 2016).

Os taninos também apresentam atividade antibacteriana e antiviral. Estudos mostram que esses compostos reduzem metabólitos como amônia, ácido isobutírico e isovalérico no ceco, promovem alterações intestinais e diminuem a proteólise bacteriana, indicando ação moduladora da microbiota (Biagi *et al.*, 2010). Além disso, possuem atividade contra o HIV-1, inibindo a formação de sincícios, efeitos líticos, produção do antígeno p24 e a transcriptase reversa, essenciais à replicação viral (Au *et al.*, 2001; Karadeniz *et al.*, 2014). Assim, destacam-se como compostos bioativos com potencial para aplicações medicinais e desenvolvimento de produtos na indústria alimentícia.

2.1.5 Estilbenos

Estilbenos são metabólitos que conferem às plantas ação protetora, atuando como fitoalexinas contra estresse, lesão, infecção, fungos e radiação ultravioleta, sendo o resveratrol (3,5,4'-trihidroxiestilbeno) um dos representantes mais estudados (Zomer; Rodrigues; Maldaner, 2022; El Khawand *et al.*, 2018). Essa molécula pode ser encontrada em cerca de 72 espécies, com destaque para *Polygonum cuspidatum*, (espécie utilizada na medicina tradicional chinesa), pela uva (assim como seus derivados), as amoras e o amendoim (Meng; Li; Wang; Shan., 2023; Scucuglia, 2024).

A estrutura das moléculas de estilbeno contém 14 carbonos que formam 2 anéis benzênicos, podendo ser encontrada nas conformações *cis* ou *trans* (Valetta; Iozia; Leonelli, 2021). Há mais de 400 derivados identificados; porém, as plantas têm uma produção inferior quando comparadas com outros compostos fenólicos, o que dificulta as suas análises quantitativas. Diante disso, muitos dos estudos se limitam às formas mais simples: o resveratrol e o piceid (polidatina) (El Khawand *et al.*, 2018).

A atividade antioxidante do resveratrol é bem reconhecida. Esse metabólito pode atuar diretamente contra o estresse oxidativo, capturando radicais livres, ou indiretamente, induzindo e modulando os mecanismos celulares antioxidantes (Truong; Jun; Jeong, 2018). Ainda, o resveratrol demonstrou atividade neuroprotetora, tendo potencial para a utilização no tratamento de psicopatologias (Shayganfar, 2020). Em altas concentrações, essa classe de compostos também apresentou atividade bactericida e fungicida, demonstrando alteração na expressão de virulência, redução da formação de biofilmes, redução de mobilidade e até mesmo afetando a suscetibilidade a diferentes classes de antibióticos, o que demonstra uma nova possibilidade de utilização desses estilbenos (Vestergaard; Ingmer, 2019; Kluska; Jabłonska; Prukala, 2023).

A atividade anti-inflamatória do resveratrol tem sido associada à redução de citocinas e à modulação da expressão de genes envolvidos em processos inflamatórios. Além disso, evidências indicam que, em animais suínos submetidos a condições de estresse, a inclusão desse composto na dieta pode contribuir para melhorias no crescimento, no desempenho reprodutivo e na qualidade da carne, possivelmente em função de suas propriedades antioxidantes e anti-inflamatórias (Meng *et al.*, 2023).

Além disso, existem diversos estudos que já demonstraram sua ampla variedade de outras potencialidades, como ação cardioprotetora, antitumoral, contra o envelhecimento e antidiabética (Brown *et al.*, 2024).

Observa-se que os estilbenos, especialmente o resveratrol, apresentam possíveis aplicações para a saúde de humanos e animais, além de serem essenciais para o metabolismo secundário de plantas na defesa contra o estresse. Entretanto, há necessidade de mais estudos clínicos a respeito de suas atividades já demonstradas *in vitro*.

2.2. Terpenos

Os terpenos compõem o maior e mais diversificado grupo dos produtos naturais do reino vegetal, com cerca de 80.000 moléculas identificadas (Forezi *et al.*, 2022). Os terpenos também participam do metabolismo primário como "constituintes da membrana, pigmentos fotossintéticos,

substâncias de crescimento, hormônios vegetais e na regulação do crescimento celular” (UFLA, 2026). Além disso, há relatos da aplicação contra insetos, devido à presença de aleloquímicos repelentes, diminuindo o contato planta-inseto e a transmissão de vírus (Borges; Amorim, 2020). É importante ressaltar que, além das plantas, os terpenos podem ser produzidos por fungos e bactérias. Sabe-se que os óleos essenciais possuem terpenos e derivados em sua constituição. Devido a isso, são muito utilizados na perfumaria e aromaterapia, com grande importância econômica nas áreas farmacêuticas, cosméticas e comerciais (Felipe; Bicas, 2017).

A síntese dos terpenos ocorre através de duas rotas metabólicas diferentes, provenientes do metabolismo primário da glicose. A rota do mevalonato (MVA) ocorre no citoplasma, peroxissomos e retículo endoplasmático, utilizando três moléculas de acetil-CoA para formar o ácido mevalônico, posteriormente convertido em isopentil pirofosfato (IPP). Já a rota do metileritritol fosfato (MEP) ocorre nos plastídeos, juntando piruvato e gliceraldeído-3-fosfato para formar IPP e o seu isômero, dimetilalil pirofosfato (DMAPP), precursores dos terpenóides (Câmara *et al.*, 2024). A junção dos precursores IPP e DMAPP, pela ação de enzimas, forma um composto de 10 carbonos chamado geranyl pirofosfato (GPP), precursor dos monoterpenos. O farnesil difosfato (FPP), com 15 carbonos, é precursor dos sesqui e triterpenos e, por fim, o geranylgeranyl pirofosfato (GGPP) é precursor de diterpenos. Eles podem, ainda, gerar dímeros formando os triterpenos e tetraterpenos (Barreto; Gaspi; Oliveira, 2020). É importante destacar que os animais e os fungos utilizam unicamente a via MVA; já bactérias, algas e plantas conseguem utilizar ambas as vias (Forezi *et al.*, 2022).

Estruturalmente, são formados por unidades de isopreno (C_5H_8), derivadas do 2-metil-1,3-butadieno e ligados entre si de acordo com a “regra do isopreno”, pela ordem cabeça a cauda, apesar de haver terpenos irregulares e cíclicos. Podem ser chamados de alcenos naturais por possuírem uma dupla ligação carbono-carbono, caracterizando-os como hidrocarbonetos insolúveis em água ou, ainda, terpenóides, se contarem com a presença de oxigênio, dando origem aos grupos funcionais. De acordo com a quantidade de isoprenos, podem ser classificados em: monoterpenos (C_{10}), sesquiterpenos (C_{15}), diterpenos (C_{20}), sesterterpenos (C_{25}), triterpenos

(C30) e terpenos superiores F (> C30) (Barreto *et al.*, 2020). As informações sobre cada classificação serão apresentadas nos tópicos a seguir.

2.2.1 Monoterpenos

Os monoterpenos são a subclasse mais diversa dos terpenos, caracterizados pela alta volatilidade, baixa solubilidade e por serem os principais componentes dos óleos essenciais, responsáveis pelas fragrâncias das plantas e, por isso, muito utilizados nas perfumarias e aromaterapias (Felipe; Bicas, 2017). Estruturalmente, possuem dois blocos de isoprenos e, portanto, 10 carbonos, e são divididos em acíclicos, com cadeia aberta; monocíclicos, com um anel; e bicíclicos, com dois anéis (Forezi *et al.*, 2022). A grande diversidade e variedade dos terpenóides se deve à instabilidade da retirada do grupamento terminal difosfato do GPP, formando os carbocátions (Câmara *et al.*, 2024).

Muitos monoterpenos possuem isomeria óptica e podem ser encontrados puros em plantas diferentes (Forenzi *et al.*, 2022). A (+)-carvona, por exemplo, é encontrada em cominho (*Cuminum cyminum*), enquanto a (-)-carvona, em hortelã (*Mentha sp.*). Pelo fato de seus enantiômeros terem cheiros distintos, os compostos se tornam importantes para a indústria de fragrâncias. Em relação às suas aplicações e funções, os compostos se destacam devido às suas ações biológicas, como antioxidantes, anti-inflamatórias, antimicrobianas, sedativas e hepatoprotetoras (Koziol *et al.*, 2014). Estudos revelam sua aplicação terapêutica na neuroinflamação (Del Prado-Audelo *et al.*, 2021), no tratamento de doenças neurológicas (Mony; Elahi; Choi; Park, 2022), nas aplicações medicinais, cosméticas e alimentícias, devido à capacidade de penetração cutânea (Wojtunik-Kulesza, 2022).

Além disso, são importantes inseticidas naturais, atuando como repelentes contra herbívoros e patógenos de plantas. Estudos com thymol, carvacrol e pulegone revelaram o mecanismo de atuação inseticida: inibem a acetilcolinesterase, impedindo a degradação de neurotransmissores, atuam como moduladores positivos dos receptores de GABA e interagem com receptores de octopamina dos invertebrados, desregulando

a fisiologia dos insetos (Câmara *et al.*, 2024). Apesar das várias funções benéficas, estudos com os monoterpenos α -terpineno, cânfora, citral, limoneno, pulegona e tujona, suas plantas e seus óleos essenciais revelaram propriedades embriotóxicas, neurotóxicas, alergênicas e genotóxicas em altas doses (Wojtunik-Kulesza, 2022).

2.2.2 Sesquiterpenos

Os sesquiterpenos, assim como os monoterpenos, também são voláteis e atuam na defesa das plantas contra pragas e doenças (Barreto *et al.*, 2020). São formados por três unidades de isopreno, com o total de 15 átomos de carbono (C15), sendo divididos em monocíclicos, bicíclicos e tricíclicos. Além da diversidade de carbonos, também são comuns os derivados oxigenados, como os álcoois, cetonas e lactonas (Wu *et al.*, 2024). Estão presentes em plantas terrestres, algas marinhas e fungos. Em relação às plantas, muitos sesquiterpenos possuem papel na defesa, atuando como repelentes. O capsidiol, por exemplo, atua como fitoalexina, que são “antibióticos produzidos pelas plantas em resposta ao ataque de microorganismos e como agentes repelentes” (UFLA, 2026). Já o α -bisabolol é um sesquiterpeno monocíclico do tipo bisabola, enquanto outros esqueletos incluem o cariofileno (bicíclico) e o germacreno (bicíclico) (Souza *et al.*, 2021; Wu *et al.*, 2024).

Na farmacopeia, destacam-se atividades anti-inflamatórias, antimicrobianas e citotóxicas — por exemplo, artemisinina (lactona, antimalária) e parthenolide (guaianolida, anticâncer). Contudo, muitos compostos apresentam toxicidade (e.g. lactonas irritantes, neurotoxinas em dose alta), exigindo estudos de segurança. Tendências atuais incluem a engenharia metabólica para a produção biotecnológica e busca de novos fármacos derivados; lacunas incluem caracterizações farmacocinéticas (ADME) e toxicológicas abrangentes (Wu *et al.*, 2024; Li *et al.*, 2025).

2.2.3 Diterpenos

São formados por quatro unidades de isopreno, totalizando vinte átomos de carbono (C20), amplamente distribuídos em plantas e algas. De-

semprenham papel fundamental na fisiologia vegetal, sendo precursores de hormônios como as giberelinas, que regulam processos de crescimento e desenvolvimento. Além de sua importância biológica nas plantas, os diterpenos apresentam diversas atividades, incluindo propriedades anti-inflamatórias, o que pode ser observado em espécies como *Euphorbia peplus*. Ainda, os diterpenos demonstram ações inseticidas, exemplificadas por compostos isolados de *Rhododendron molle*, que atuam contra larvas de *Leptinotarsa decemlineata*. Também, participam de mecanismos de defesa e comunicação química, como a momilactona B, que exerce alelopatia em espécies de arroz; a rizatalena A, que exerce efeito contra insetos herbívoros; e a momilactona A, que possui ação antibiótica e fitoalexina, contribuindo para a proteção contra patógenos fúngicos, como o agente causador da brusone do arroz (Popova *et al.*, 2009; Viegas, 2003; Zi; Mafu; Peters, 2014).

2.2.4 Sesterterpenos, triterpenos e terpenos superiores

Os triterpenos são formados por seis unidades de isopreno, tendo na sua constituição o total de trinta carbonos (C30) (Felipe *et al.*, 2017). No contexto da fisiologia vegetal, desempenham papel essencial na estrutura e funcionalidade das células. Essas moléculas podem ser precursoras de esteroides vegetais, que são componentes fundamentais das membranas celulares, e alguns de seus derivados, como ecdisona e azadiractina, protegem a planta contra a herbívoros (García; Carril, 2009). Apresentam grande potencial medicinal, especialmente em espécie de *Centella asiatica*, popularmente conhecida como Gotu kola ou centelha indiana, contribuindo no aumento de circulação em tratamento de insuficiência venosa de membros inferiores (Pointel *et al.*, 1987). Adicionalmente, estudos demonstram o potencial de triterpenos, como o ácido ganodérico A, em atuarem nas vias celulares associadas à proliferação tumoral em casos de câncer de próstata (Yao; Li; Xu; Lü, 2012).

Já os tetraterpenos são constituídos por oito unidades de isopreno, enquanto somam um total de quarenta carbonos (C40) (Felipe *et al.*, 2017). Os carotenoides, especialmente, desempenham funções fundamentais em plantas, atuando como pigmentos acessórios da fotossíntese, complementando a ação das clorofilas e contribuindo para a eficiência fotossintética.

Além disso, exercem um importante papel na fotoproteção, prevenindo danos causados pelo excesso de luminosidade. Já em animais, carotenoides como o β -caroteno são convertidos em vitamina A, sendo importantes para processos fisiológicos. Ainda, diversos carotenoides apresentam atividade antioxidante, atuando na neutralização de espécies reativas de oxigênio e contribuindo para a proteção celular contra o estresse oxidativo (Yuan; Zhang; Nageswaran; Li, 2015).

Em seguida, os sesterterpenos compõem uma classe de terpenos formados por cinco unidades de isopreno, totalizando vinte e cinco átomos de carbono (C25), podendo ser classificados em estruturas lineares ou carbocíclicas. São encontrados em diversos organismos, incluindo fungos, bactérias e plantas (Chen *et al.*, 2021). Apresentam amplas atividades biológicas, destacando seu potencial anticancerígeno, anti-inflamatório e antimicrobiano. Dessa forma, estudos demonstraram a eficácia da ofiobolina A no combate a linhagens de células cancerígenas, como no caso de glioblastomas resistentes à apoptose (Masi *et al.*, 2019). Além disso, foi observado potencial imunossupressor em sesterterpenos isolados da planta medicinal *Gentianella turkestanorum*, capaz de reduzir a proliferação e a ativação de células do sistema imune e diminuir a produção de citocinas inflamatórias, como o IFN- γ , mostrando seu possível uso no controle de processos inflamatórios (Guo *et al.*, 2020).

2.3. Metabólitos secundários nitrogenados e sulfatados

Muitas substâncias derivadas do metabolismo secundário vegetal são caracterizadas pela presença de átomos de nitrogênio (N) ou enxofre (S) em suas moléculas, sendo classificadas, respectivamente, como compostos nitrogenados e sulfatados. Dentre os representantes do grupo, destacam-se alcaloides, glicosídeos cianogênicos, aminoácidos não proteicos e glucosinolatos, compostos conhecidos por atuarem na defesa das plantas contra predadores e herbívoros e com considerável interesse devido ao seu potencial tóxico para humanos e às suas propriedades medicinais.

2.3.1. Alcaloides

São metabólitos que contêm pelo menos um átomo de nitrogênio, que geralmente faz parte do anel heterocíclico, são solúveis em água e encontrados em aproximadamente 20% das plantas vasculares. Os alcaloides são conhecidos pelos importantes efeitos farmacológicos em animais vertebrados. Dentre as propriedades curativas que possuem, incluem-se a acentuada ação no sistema nervoso, efeitos anti-hipertensivos, antimalárico, anticâncer, antibiótico, antimicrobiano, antidiabético, antioxidante, anestésico, tranquilizante, estimulante, tratamento de glaucoma, entre outros (Khalil, 2017; Wink, 2008; Taiz et al., 2017; Heinrich; Mah; Amirkiaet, 2021; Daley; Cordel, 2021).

Alguns alcaloides extraídos de plantas já são utilizados e comercializados para o tratamento de inúmeras doenças, tais como os quimioterápicos vincristina e vimblastina, importantes no tratamento de leucemia linfoblástica aguda e diferentes linfomas, respectivamente, e a morfina, utilizada para aliviar dores intensas e que permanece como um dos analgésicos mais eficazes da medicina moderna. Outros alcaloides são apontados como compostos que causam dependência física e psíquica, tais como a nicotina (extraída das folhas de tabaco), atropina (antiespasmódico), cafeína (estimulante do sistema nervoso central), cocaína, efedrina (broncodilatador e descongestionante), entre outros. Além disso, muitos servem como modelo para a síntese de análogos com propriedades farmacológicas mais efetivas, como a quinina, extraída da árvore de *Cinchona*; ela foi o único tratamento para a malária por séculos, mas possuía muitos efeitos colaterais e extração difícil. Portanto, foram desenvolvidos análogos sintéticos como a cloroquina e a primaquina, que são mais fáceis de produzir em larga escala e mais controláveis terapeuticamente (Ziegler; Facchini, 2008; De Oliveira; Szczerbowski, 2009).

A biossíntese dos alcaloides complexos, compostos derivados de um aminoácido contendo um heterociclo nitrogenado, fundamenta-se principalmente no uso de aminoácidos como precursores, que incluem ornitina, lisina, prolina, tirosina e triptofano. Porém, vale destacar que há os protoalcaloides ou alcaloides simples, que são aminas derivadas de aminoácidos, mas

não possuem um heterociclo nitrogenado e os pseudoalcaloides, metabólitos que contêm nitrogênio introduzido em um estágio posterior, por meio de um processo enzimático, como a transaminação (Huang *et al.*, 2022).

Existem quatro etapas tipicamente presentes nas primeiras etapas da biossíntese de alcaloides complexos: (i) acúmulo de um precursor de amina, (ii) acúmulo de um precursor de aldeído, (iii) formação de um cátion imínio e (iv) uma reação do tipo Mannich, na qual o íon imínio reage irreversivelmente com um nucleófilo. Essa etapa final é considerada a etapa “estrutural”, de assinatura, pois é tipicamente a etapa de formação do esqueleto molecular e estabelece uma estrutura heterocíclica que é fundamental para a identidade do alcaloide, com impactos em reações subsequentes e na bioatividade do composto (Dey *et al.*, 2020; Lichman, 2021).

O requisito fundamental para a biossíntese de alcaloides é o acúmulo, ou o aumento da produção, de precursores de maneira específica ao local. Os locais mais prováveis desse acúmulo acontecer são nos peroxissomas e vacúolos. Devido à citotoxicidade dos aldeídos, relacionada à sua capacidade de formar ligações cruzadas com DNA ou proteínas, sua biossíntese acontece nas organelas citadas para evitar danos celulares (Lichman, 2021).

As plantas investem energia e recursos na produção de moléculas complexas como os alcaloides porque essas substâncias desempenham papel na sua sobrevivência como ferramentas de defesa e adaptação, dentro do contexto da ecologia química. Na defesa contra herbívoros, esses metabólitos exercem toxicidade aguda, como a estricnina, que provoca convulsões severas em mamíferos, e a nicotina, um potente inseticida natural. Além disso, eles atuam como agentes que promovem o afastamento, a exemplo da quinina, de sabor amargo, e da capsaicina, irritante, que desencorajam a alimentação, mesmo em doses não letais. Alguns ainda apresentam efeito antinutricional, interferindo na digestão ao se complexarem com proteínas ou inibirem enzimas digestivas (Wink, 2008).

Na defesa contra patógenos, muitos alcaloides possuem atividade antimicrobiana e antifúngica, como exemplo a berberina, podendo se intercalar ao DNA de microrganismos, inibindo sua replicação. Espécies da

família *Solanaceae* podem aumentar a produção desses compostos em resposta a infecções. Além disso, os alcaloides contribuem para a proteção contra estresses abióticos, como a radiação ultravioleta, como é o caso das β -carbolinas, que absorvem UV e participam de interações alelopáticas, sendo liberados no solo para inibir a germinação de espécies competidoras; a cafeína é um exemplo clássico desse mecanismo. Em algumas espécies, essas moléculas também atuam como forma de armazenamento de nitrogênio, podendo ser mobilizadas em fases de maior demanda metabólica, como durante a floração.

A relevância terapêutica dos alcaloides reflete-se em seu papel na transição do uso empírico de plantas na medicina tradicional para o conceito de fármaco moderno, isolado e padronizado. Essa trajetória consolidou-os como marcos históricos no desenvolvimento da farmacologia baseada em evidências. Entre as principais classes terapêuticas, destacam-se os alcaloides, com propriedades analgésicas, anticolinérgicas, antitumorais, antimaláricas, estimulantes e supressores do apetite.

A diversidade de atividades farmacológicas dos alcaloides tem sido objeto de revisões abrangentes que corroboram e expandem o conhecimento sobre as aplicações terapêuticas, como a de Olofinan, Abrahamse e George (2023), na qual destacaram evidências de estudos pré-clínicos, demonstrando que os alcaloides apresentam um espectro amplo de propriedades biológicas. Os autores destacam que compostos como a vincristina e a vinblastina (anticancerígenos), a quinina (antimalárico) e a codeína (antitussígeno) representam exemplos de como essas moléculas nitrogenadas superaram seu uso tradicional para se tornarem fármacos essenciais na medicina contemporânea. A revisão também enfatiza que a compreensão dos mecanismos moleculares subjacentes a essas atividades é fundamental para o desenvolvimento de novos agentes terapêuticos, seja através da otimização de estruturas naturais ou da síntese de análogos com perfil farmacológico aprimorado.

Em uma contribuição mais recente, Letchuman *et al.* (2025) analisam as propriedades terapêuticas dos alcaloides, sendo dez as categorias principais de atividades biológicas: anticancerígena, anti-inflamatória, antioxidan-

te, antimalárica, antimicrobiana, imunomoduladora, hepatoprotetora, anti-diabética, cardioprotetora e analgésica. Os autores exploram, por exemplo, como a morfina e seus derivados interagem com receptores opioides para produzir analgesia, como a vincristina interfere na polimerização da tubulina para exercer efeitos antineoplásicos, e como a quinina atua no vacúolo digestivo do *Plasmodium* para combater a malária. Essa abordagem integra o conhecimento clássico com descobertas recentes sobre vias de sinalização celular, alvos moleculares e relações estrutura-atividade.

Ambas as revisões convergem para a conclusão de que os alcaloides permanecem como fontes para o desenvolvimento de fármacos, além de enfatizar que os avanços recentes em técnicas de extração, elucidação estrutural, biotecnologia e engenharia metabólica estão ampliando as possibilidades de explorar o potencial terapêutico desses compostos. É fundamental integrar o conhecimento etnofarmacológico tradicional às abordagens modernas, visto que inúmeras aplicações clínicas dos alcaloides têm raízes em práticas seculares. Em conjunto, a literatura fornece uma base conceitual sólida para compreender não apenas as aplicações terapêuticas estabelecidas dos alcaloides, mas também as perspectivas promissoras para o futuro, incluindo o desenvolvimento de fármacos mais seletivos, eficazes e com melhor perfil de segurança.

2.3.2 Glicosídeos cianogênicos

Os glicosídeos cianogênicos (CNglcs), por sua vez, são compostos nitrogenados que liberam o ácido cianídrico (HCN), um gás tóxico de ação rápida, principalmente quando a planta é danificada por herbívoros, agindo na defesa de plantas. São constituídos por um resíduo de açúcar e um grupamento nitrila, sendo armazenados nos vacúolos. Quando a planta é atacada, os glicosídeos cianogênicos são hidrolisados pela enzima que se encontra no citoplasma (Taiz *et al.*, 2017).

Os glicosídeos cianogênicos são biossintetizados a partir de aminoácidos, como a L-tirosina, por meio de uma sequência de reações enzimáticas que ocorrem no citosol e, com base no modelo de *Sorghum bicolour*, o CNglc durrina é formado inicialmente pela conversão da tirosina em

(E)-p-hidroxifenilacetaldoxima, reação catalisada pelo citocromo P450 CYP79A1, seguida pela conversão desse intermediário em p-hidroximan-delonitrila por ação do citocromo P450 CYP71E1, sendo então a cianidrina resultante rapidamente glicosilada por uma UDP-glicosiltransferase, originando a durrina estável, a qual, após sua síntese, é transportada e armazenada predominantemente no vacúolo (Gleadow; Møller, 2014).

A toxicidade dos glicosídeos cianogênicos decorre de sua degradação enzimática resultante de danos teciduais ou maceração. Esse processo rompe a compartimentalização celular, permitindo o contato entre o substrato e as β -glicosidases endógenas. O glicosídeo, então, é hidrolisado, formando uma cianidrina instável que, por decomposição espontânea ou mediada por hidroxinitrila liase, libera cianeto de hidrogênio (HCN) juntamente com um composto carbonílico, como uma cetona ou um aldeído. Essa estratégia de defesa protege a planta contra herbívoros e patógenos e evita a exposição direta do metabólito cianogênico ativo em condições fisiológicas normais (Cressey; Reeve, 2019). Alguns exemplos de plantas que acumulam glicosídeos cianogênicos incluem a *Triglochin maritimum* L., a *Alocasia macrorrhiza* e a *Thalictrum aquilegiifolium*, assim como certas espécies da família *Araliaceae* (como a *Aralia* sp. *inosa*) e representantes da família *Arecaceae*. Além dessas espécies, a literatura destaca plantas importantes para a alimentação e a pecuária que possuem esses compostos, como a mandioca (*Manihot esculenta*) e o sorgo (*Sorghum bicolor*) (Nahrstedt, 1975; Valle *et al.*, 2004; Lechtenberg *et al.*, 2022; Piršelová B.; Jakubčínová J., 2025).

2.3.3 Glucosinolatos

Os glucosinolatos, também denominados tiohidroximatos de S-glucopiranosila, quando na configuração Z ou cis, são compostos naturais produzidos por plantas como metabólitos secundários. Caracterizam-se por conter ésteres de hidroxissulfato (SO_3^- ligado ao oxigênio) e uma β -D-tioglicose, sendo hidrossolúveis, nitrogenados e apresentando sempre uma porção de glicopiranoose ligada ao enxofre (Lopez-Rodriguez *et al.*, 2020).

A biossíntese desse composto inicia-se com a N-hidroxilação de um aminoácido precursor, seguida de descarboxilação para a formação de uma

aldoxima. No caso dos glucosinolatos, o modelo amplamente aceito descreve três etapas principais: alongamento da cadeia lateral, biossíntese da glicona e modificação da cadeia lateral (Fahey; Zalcman; Talalay, 2001).

O processo de defesa vegetal é ativado pelo dano tecidual, como o causado pela herbivoria ou mastigação, que rompe a compartimentalização celular. Esse evento permite o contato entre os glucosinolatos e as mirosinases, catalisando a clivagem da ligação tioglicosídica. O resultado é uma aglicona instável que, por rearranjo espontâneo, gera isotiocianatos. Contudo, na presença de proteínas especificadoras, a reação pode ser direcionada para a formação de nitrilas, epititionitrilas ou tiocianatos. A natureza desses produtos é determinada pelas propriedades bioquímicas das proteínas envolvidas, pela estrutura da cadeia lateral do glucosinolato e por fatores ambientais, como o pH. Até o momento, foram identificados pelo menos 120 glucosinolatos, metabólitos restritos às dicotiledôneas e encontrados em elevadas concentrações nos membros da família *Brassicaceae* (*Cruciferae*), sendo conhecidos com glicosídeos do óleo de mostarda (Wittstock; Burow, 2010).

4. Considerações gerais

Os metabólitos secundários constituem uma ampla e diversa classe de compostos produzidos pelas plantas, incluindo alcaloides, flavonoides, terpenoides, compostos fenólicos e saponinas, que desempenham papéis fundamentais além do metabolismo primário. Do ponto de vista fisiológico e ecológico, esses compostos estão diretamente envolvidos nos mecanismos de defesa contra herbivoria e patógenos, na proteção contra estresses abióticos (como radiação UV, seca e variações de temperatura) e na mediação de interações ecológicas, como a atração de polinizadores e a comunicação planta-planta e planta-microrganismo. Nesse contexto, o estudo dos metabólitos secundários é altamente relevante no campo da Ecofisiologia, pois permite compreender como fatores ambientais influenciam a produção dessas substâncias e, consequentemente, como as plantas respondem e se adaptam às condições do ambiente.

Além de sua importância ecológica, esses compostos apresentam expressivo potencial biotecnológico, sendo amplamente explorados em áreas

como a farmacologia, a agricultura e a indústria de cosméticos. Na Medicina, os metabólitos secundários têm papel central na prospecção de novas moléculas bioativas, uma vez que muitos apresentam propriedades antioxidantes, anti-inflamatórias, antimicrobianas, antitumorais e antivirais. Estudos fitoquímicos associados a técnicas analíticas avançadas, como cromatografia e espectrometria de massas, têm possibilitado a identificação e caracterização dessas substâncias, impulsionando o desenvolvimento de novos fármacos e terapias inovadoras. Assim, a investigação dos metabólitos secundários representa uma interface estratégica entre Ecofisiologia, Biotecnologia e Medicina, contribuindo tanto para a compreensão dos processos adaptativos das plantas quanto para a geração de soluções aplicadas à saúde humana e ao uso sustentável da biodiversidade.

5. Referências

AU, T. K.; LAM, T. L.; NG, T. B.; FONG, W. P.; WAN, D. C. C. A comparison of HIV-1 integrase inhibition by aqueous and methanol extracts of Chinese medicinal herbs. **Life Sciences**, New York, v. 68, n. 14, p. 1687–1694, 2001. DOI: 10.1016/S0024-3205(01)00945-6. Disponível em: [https://doi.org/10.1016/S0024-3205\(01\)00945-6](https://doi.org/10.1016/S0024-3205(01)00945-6). Acesso em: 02 jun. 2026.

BARRETO, S. F.; DE GASPI, F. O. G.; DE OLIVEIRA, C. F. Estudo químico das principais vias do metabolismo secundário vegetal: uma revisão bibliográfica. *Revista Científica da FHO | Uniararas*, [S. l.], v. 8, n. 1, p. 60–72, 2020. DOI: 10.55660/revfho.v8i1.11. Disponível em: <https://doi.org/10.55660/revfho.v8i1.11>. Acesso em: 02 jun. 2026.

BIAGI, G.; CIPOLLINI, I.; PAULICKS, B. R.; ROTH, F. X. Effect of tannins on growth performance and intestinal ecosystem in weaned piglets. **Archives of Animal Nutrition**, [S. l.], v. 64, n. 2, p. 121–135, 2010. DOI: 10.1080/17450390903461584. Disponível em: <https://doi.org/10.1080/17450390903461584>. Acesso em: 02 jun. 2026.

BORGES, L. P.; AMORIM, V. A. Metabólitos secundários de plantas. **Revista Agrotecnologia** – Agrotec, [S. l.], v. 11, n. 1, p. 54–67, 2020.

BROWN, K.; THEOFANOUS, D.; BRITTON, R. G.; ABURIDO, G.; PEPPER, C.; SRI UNDRU, S.; HOWELLS, L. Resveratrol for the management of human health: how far have we come? A systematic review of resveratrol clinical trials to highlight gaps and opportunities. **International Journal of Molecular Sciences**, [S. l.], v. 25, n. 2, p. 747, 2024. DOI: 10.3390/ijms25020747. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/ijms25020747>. Acesso em: 02 jun. 2026.

CÂMARA, J. S.; PERESTRELO, R.; FERREIRA, R.; BERENGUER, C. V.; PEREIRA, J. A.; CASTILHO, P. C. Plant-derived terpenoids: A plethora of bioactive compounds with several health functions and industrial applications—A comprehensive overview. **Molecules**, [S. l.], v. 29, n. 16, p. 3861, 2024. DOI: 10.3390/molecules29163861. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/molecules29163861>. Acesso em: 02 jun. 2026.

CHEN, S.; WANG, X.; CHENG, Y.; GAO, H.; CHEN, X. A review of classification, biosynthesis, biological activities and potential applications of flavonoids. **Molecules**, [S. l.], v. 28, n. 13, p. 4982, 2023. DOI: 10.3390/molecules28134982. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/molecules28134982>. Acesso em: 02 jun. 2026.

CRESSEY, P.; REEVE, J. Metabolism of cyanogenic glycosides: A review. **Food and Chemical Toxicology**, [S. l.], v. 125, p. 225–232, 2019. DOI: 10.1016/j.fct.2019.01.002. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.fct.2019.01.002>. Acesso em: 02 jun. 2026.

DALEY, S. K.; CORDELL, G. A. Alkaloids in contemporary drug discovery to meet global disease needs. **Molecules**, [S. l.], v. 26, n. 13, p. 3800, 2021. DOI: 10.3390/molecules26133800. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/molecules26133800>. Acesso em: 02 jun. 2026.

DE MELO, L. F. M.; QUEIROZ, A. M. V. G.; DA SILVA, A. P.; ROCHA, H. A. O.; SCORTECCI, K. C. Biological and pharmacological aspects of tannins and potential biotechnological applications. **Food Chemistry**, [S. l.], v. 414, p. 135645, 2023. DOI: 10.1016/j.foodchem.2023.135645. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2023.135645>. Acesso em: 02 jun. 2026.

DE SOUZA, E. R. L.; GOMES, N. M. L.; DE ARAÚJO CRUZ, J. H.; DOS SANTOS, J. F. D.; DE OLIVEIRA FILHO, A. A. Propriedades farmacológicas do sesquiterpeno α -bisabolol: uma breve revisão. **Archives of Health Investigation**, v. 10, n. 1, p. 18–23, 2021. DOI: 10.21270/archi.v10i1.3183. Disponível em: <https://doi.org/10.21270/archi.v10i1.3183>. Acesso em: 02 jun. 2026.

DEL PRADO-AUDELO, M. L.; CORTÉS, H.; CABALLERO-FLORÁN, I. H.; GONZÁLEZ-TORRES, M.; ESCUTIA-GUADARRAMA, L.; BERNAL-CHÁVEZ, S. A.; GIRALDO-GOMEZ, D. M.; MAGAÑA, J. J.; LEYVA-GÓMEZ, G. Therapeutic applications of terpenes on inflammatory diseases. **Frontiers in Pharmacology**, [S. l.], v. 12, p. 704197, 2021. DOI: 10.3389/fphar.2021.704197. Disponível em: <https://doi.org/10.3389/fphar.2021.704197>. Acesso em: 02 jun. 2026.

DENG, Y. T.; LIANG, G.; SHI, Y.; LI, H. L.; ZHANG, J.; MAO, X. M.; FU, Q. R.; PENG, W. X.; CHEN, Q. X.; SHEN, D. Y. Condensed tannins from *Ficus altissima* leaves: Structural, antioxidant, and antityrosinase properties. **Process Biochemistry**, [S. l.], v. 51, n. 8, p. 1092–1099, 2016. DOI: 10.1016/j.procbio.2016.04.022. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.procbio.2016.04.022>. Acesso em: 02 jun. 2026.

DEY, P.; KUNDU, A.; KUMAR, A.; GUPTA, M.; LEE, B. M.; BHAKTA, T.; DASH, S.; KIM, H. S. Analysis of alkaloids (indole alkaloids, isoquinoline alkaloids, tropane alkaloids). **Recent Advances in Natural Products Analysis**, [S. l.], p. 505–567, 2020. DOI: 10.1016/B978-0-12-816455-6.00015-9. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-816455-6.00015-9>. Acesso em: 02 jun. 2026.

DURAZZO, A.; LUCARINI, M.; SOUTO, E. B.; CICALA, C.; CAIAZZO, E.; IZZO, A. A.; NOVELLINO, E.; SANTINI, A. Polyphenols: A concise overview on the chemistry, occurrence, and human health. **Phytotherapy Research**, [S. l.], v. 33, n. 9, p. 2221–2243, 2019. DOI: 10.1002/ptr.6419. Disponível em: <https://doi.org/10.1002/ptr.6419>. Acesso em: 02 jun. 2026.

DUTRA, J. C. V.; DE OLIVEIRA, J. B. H.; DOS SANTOS, V. S.; PEREIRA, P. R. C.; FERREIRA, J. M.; BATITUCCI, M. D. C. P. Fruiting increases total content of flavonoids and antiproliferative effects of *Cereus jamacaru* DC cladodes in sarcoma 180 cells in vitro. **Asian Pacific Journal of Tropical Biomedicine**, [S. l.], v. 9, n. 2, p. 66–72, 2019. DOI: 10.4103/2221-1691.250857. Disponível em: <https://doi.org/10.4103/2221-1691.250857>. Acesso em: 02 jun. 2026.

EL KHAWAND, T.; COURTOIS, A.; VALLS, J.; RICHARD, T.; KRISA, S. A review of dietary stilbenes: Sources and bioavailability. **Phytochemistry Reviews**, [S. l.], v. 17, n. 5, p. 1007–1029, 2018. DOI: 10.1007/s11101-018-9578-9. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s11101-018-9578-9>. Acesso em: 02 jun. 2026.

ERB, M.; KLIEBENSTEIN, D. J. Plant secondary metabolites as defenses, regulators, and primary metabolites: The blurred functional trichotomy. **Plant Physiology**, [S. l.], v. 184, p. 39–52, 2020. DOI: 10.1104/pp.20.00433. Disponível em: <https://doi.org/10.1104/pp.20.00433>. Acesso em: 02 jun. 2026.

FAHEY, J. W.; ZALCMANN, A. T.; TALALAY, P. The chemical diversity and distribution of glucosinolates and isothiocyanates among plants. **Phytochemistry**, [S. l.], v. 56, n. 1, p. 5–51, 2001. DOI: 10.1016/S0031-9422(00)00316-2. Disponível em: [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(00\)00316-2](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(00)00316-2). Acesso em: 02 jun. 2026.

FELIPE, L. O.; BICAS, J. L. Terpenos, aromas e a química dos compostos naturais. **Química Nova na Escola**, [S. l.], v. 39, n. 2, p. 120–130, 2017. DOI: 10.21577/0104-8899.20160068. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.21577/0104-8899.20160068>. Acesso em: 02 jun. 2026.

FOREZI, L. S.; FERREIRA, P. G.; HÜTHER, C. M.; DA SILVA, F. D. C.; FERREIRA, V. F. Aqui tem química: parte IV. Terpenos na perfumaria. **Revista Virtual de Química**, [S. l.], v. 14, n. 6, p. 1005–1024, 2022. DOI: 10.21577/1984-6835.20220055. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.21577/1984-6835.20220055>. Acesso em: 02 jun. 2026.

GLEADOW, R. M.; MØLLER, B. L. Cyanogenic glycosides: synthesis, physiology, and phenotypic plasticity. **Annual Review of Plant Biology**, [S. l.], v. 65, p. 155–185, 2014. DOI: 10.1146/annurev-arplant-050213-040027. Disponível em: <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050213-040027>. Acesso em: 02 jun. 2026.

GÓMEZ, S. I.; OCEGUERA NAVA, E. I.; DADAWALLA, A.; ASHONG, D.; CHEN, G.; CHEN, Q. H. Tetracyclic bis-piperidine alkaloids: Structures, bioinspired synthesis, synthesis, and bioactivities. **Molecules**, [S. l.], v. 30, n. 14, p. 2907, 2025. DOI: 10.3390/molecules30142907. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/molecules30142907>. Acesso em: 02 jun. 2026.

GUO, K.; LIU, X.; ZHOU, T. T.; LIU, Y. C.; LIU, Y.; SHI, Q. M.; LI, X. N.; LI, S. H. Gentianellides A and B: Immunosuppressive 10,11-seco-gentianellane sesterterpenoids from *Gentianella turkestanorum*. **The Journal of Organic Chemistry**, [S. l.], v. 85, n. 8, p. 5511–5515, 2020. DOI: 10.1021/acs.joc.0c00272. Disponível em: <https://doi.org/10.1021/acs.joc.0c00272>. Acesso em: 02 jun. 2026.

HEINRICH, M.; MAH, J.; AMIRKIA, V. Alkaloids used as medicines: Structural phytochemistry meets biodiversity — An update and forward look. **Molecules**, [S. l.], v. 26, n. 7, p. 1836, 2021. DOI: 10.3390/molecules26071836. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/molecules26071836>. Acesso em: 02 jun. 2026.

HOQUE, M. B.; TANJILA, M. J.; HOSEN, M. I.; HANNAN, M. A.; HAQUE, P.; RAHMAN, M. M.; HASAN, T. A comprehensive review of the health effects, origins, uses, and safety of tannins. **Plant and Soil**, [S. l.], v. 507, n. 1, p. 221–240, 2025. DOI: 10.1007/s11104-024-06768-7. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s11104-024-06768-7>. Acesso em: 02 jun. 2026.

HUANG, W.; WANG, Y.; TIAN, W.; CUI, X.; TU, P.; LI, J.; SHI, S.; LIU, X. Biosynthesis investigations of terpenoid, alkaloid, and flavonoid antimicrobial agents derived from medicinal plants. **Antibiotics**, [S. l.], v. 11, n. 10, p. 1380, 2022. DOI: 10.3390/antibiotics11101380. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/antibiotics11101380>. Acesso em: 02 jun. 2026.

KARADENIZ, F.; KANG, K. H.; PARK, J. W.; PARK, S. J.; KIM, S. K. Anti-HIV-1 activity of phlorotannin derivative 8,4''-dieckol from Korean brown alga *Ecklonia cava*. **Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry**, [S. l.], v. 78, n. 7, p. 1151–1158, 2014. DOI: 10.1080/O9168451.2014.923282. Disponível em: <https://doi.org/10.1080/O9168451.2014.923282>. Acesso em: 02 jun. 2026.

KHAN, A.; KANWAL, F.; ULLAH, S.; FAHAD, M.; TARIQ, L.; ALTAf, M. T.; RIAZ, A.; ZHANG, G. Plant secondary metabolites—central regulators against abiotic and biotic stresses. **Metabolites**, [S. l.], v. 15, p. 276, 2025. DOI: 10.3390/metabo15040276. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/metabo15040276>. Acesso em: 02 jun. 2026.

KHALIL, A. Role of biotechnology in alkaloids production. In: NAEEM, M.; AFTAB, T.; KHAN, M. (eds.). **Catharanthus roseus**. Cham: Springer, 2017. DOI: 10.1007/978-3-319-51620-2_4. Disponível em: https://doi.org/10.1007/978-3-319-51620-2_4. Acesso em: 02 jun. 2026.

KLUSKA, M.; JABŁOŃSKA, J.; PRUKAŁA, W. Analytics, properties and applications of biologically active stilbene derivatives. **Molecules**, [S. l.], v. 28, p. 4482, 2023. DOI: 10.3390/molecules28114482. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/molecules28114482>. Acesso em: 02 jun. 2026.

KOZIOŁ, A.; STRYJEWSKA, A.; LIBROWSKI, T.; SAŁAT, K.; GAWEL, M.; MONICZEWSKI, A.; LOCHYŃSKI, S. An overview of the pharmacological properties and potential applications of natural monoterpenes. **Mini Reviews in Medicinal Chemistry**, [S. l.], v. 14, n. 14, p. 1156–1168, 2014. DOI: 10.2174/1389557514666141127145820. Disponível em: <https://doi.org/10.2174/1389557514666141127145820>. Acesso em: 02 jun. 2026.

KUMAR, A. P.; BHASKER, K.; NIKHIL, B. S. K.; SRINIVAS, P. Role of phenylpropanoids and flavonoids in plant defense mechanism. **International Journal of Environment and Climate Change**, [S. l.], v. 13, n. 9, p. 2951–2960, 2023. DOI: 10.9734/IJECC/2023/v13i92534. Disponível em: <https://doi.org/10.9734/IJECC/2023/v13i92534>. Acesso em: 02 jun. 2026.

LALL, R. K.; SYED, D. N.; ADHAMI, V. M.; KHAN, M. I.; MUKHTAR, H. Dietary poly-phenols in prevention and treatment of prostate cancer. **International Journal of Molecular Sciences**, [S. l.], v. 16, n. 2, p. 3350–3376, 2015. DOI: 10.3390/ijms16023350. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/ijms16023350>. Acesso em: 02 jun. 2026.

LETCHUMAN, S.; MADHURANGA, H. D. T.; MADHURANGI, B. L. N. K.; PREMARATHNA, A. D.; SARAVANAN, M. Alkaloids unveiled: a comprehensive analysis of novel therapeutic properties, mechanisms, and plant-based innovations. **Intelligent Pharmacy**, [S. l.], 2025. DOI: 10.1016/j.ipha.2024.09.007. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.ipha.2024.09.007>. Acesso em: 02 jun. 2026.

LI, H.; GUO, Z.; XU, M.; ZHAO, J.; XU, D. Molecular mechanism of miRNA mediated biosynthesis of secondary metabolites in medicinal plants. **Plant Physiology and Biochemistry**, [S. l.], v. 208, p. 108524, 2024. DOI: 10.1016/j.plaphy.2024.108524. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2024.108524>. Acesso em: 02 jun. 2026.

LI, M.; CHEN, R.; QIAO, J.; LI, W.; ZHU, H. Recent advances in multiple strategies for the biosynthesis of sesquiterpenols. **Biomolecules**, [S. l.], v. 15, n. 5, p. 664, 2025. DOI: 10.3390/biom15050664. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/biom15050664>. Acesso em: 02 jun. 2026.

LI, M.; GUO, L.; WANG, Y.; LI, Y.; JIANG, X.; LIU, Y.; XIE, D.; GAO, L.; XIA, T. Molecular and biochemical characterization of two 4-coumarate: CoA ligase genes in tea plant (*Camellia sinensis*). **Plant Molecular Biology**, [S. l.], v. 109, n. 4, p. 579–593, 2022. DOI: 10.1007/s11103-022-01269-6. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s11103-022-01269-6>. Acesso em: 02 jun. 2026.

LI, S. Y.; DUAN, C. Q. Astringency, bitterness and color changes in dry red wines before and during oak barrel aging: An updated phenolic perspective review. **Critical Reviews in Food Science and Nutrition**, [S. l.], v. 59, n. 12, p. 1840–1867, 2019. DOI: 10.1080/10408398.2018.1431762. Disponível em: <https://doi.org/10.1080/10408398.2018.1431762>. Acesso em: 02 jun. 2026.

LICHMAN, B. The scaffold-forming steps of plant alkaloid biosynthesis. **Natural Products Reports**, [S. l.], v. 38, n. 1, p. 103–129, 2021. DOI: 10.1039/DONP00031K. Disponível em: <https://doi.org/10.1039/dOnp00031k>. Acesso em: 02 jun. 2026.

LOPEZ-RODRIGUEZ, N. A.; GAYTÁN-MARTÍNEZ, M.; DE LA LUZ REYES-VEGA, M.; LOARCA-PIÑA, G. Glucosinolatos e isotiocianatos de *Moringa oleifera*: abordagens químicas e biológicas. **Plant Foods for Human Nutrition**, [S. l.], v. 75, p. 447–457, 2020. DOI: 10.1007/s11130-020-00851-x. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s11130-020-00851-x>. Acesso em: 02 jun. 2026.

MASI, M.; DASARI, R.; EVIDENTE, A.; MATHIEU, V.; KORNIENKO, A. Chemistry and biology of ophiobolin A and its congeners. **Bioorganic & Medicinal Chemistry Letters**, [S. l.], v. 29, n. 7, p. 859–869, 2019. DOI: 10.1016/j.bmcl.2019.02.007. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.bmcl.2019.02.007>. Acesso em: 02 jun. 2026.

MENG, Q.; LI, J.; WANG; SHAN, A. Biological function of resveratrol and its application in animal production: a review. **Journal of Animal Science and Biotechnology**, [S. l.], v. 14, n. 1, p. 25, 2023. DOI: 10.1186/s40104-022-00822-z. Disponível em: <https://doi.org/10.1186/s40104-022-00822-z>. Acesso em: 02 jun. 2026.

MERKL, R.; HRÁDKOVÁ, I.; FILIP, V.; ŠMIDRKAL, J. Antimicrobial and antioxidant properties of phenolic acids alkyl esters. **Czech Journal of Food Sciences**, [S. l.], 2010. DOI: 10.17221/132/2010-CJFS. Disponível em: <https://doi.org/10.17221/132/2010-CJFS>. Acesso em: 02 jun. 2026.

MONY, T. J.; ELAHI, F.; CHOI, J. W.; PARK, S. J. Neuropharmacological effects of terpenoids on preclinical animal models of psychiatric disorders: A review. **Antioxidants**, [S. l.], v. 11, n. 9, p. 1834, 2022. DOI: 10.3390/antiox11091834. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/antiox11091834>. Acesso em: 02 jun. 2026.

NAGAPPAN, A.; JUNG, D. Y.; KIM, J. H.; LEE, H.; JUNG, M. H. Gomisin N alleviates ethanol-induced liver injury through ameliorating lipid metabolism and oxidative stress. **International Journal of Molecular Sciences**, [S. l.], v. 19, n. 9, p. 2601, 2018. DOI: 10.3390/ijms19092601. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/ijms19092601>. Acesso em: 02 jun. 2026.

NAHRSTEDT, A. Triglochinin in Araceae. **Phytochemistry**, [S. l.], v. 14, p. 2627–2628, 1975. DOI: 10.1016/0031-9422(75)85237-X. Disponível em: [https://doi.org/10.1016/0031-9422\(75\)85237-X](https://doi.org/10.1016/0031-9422(75)85237-X). Acesso em: 02 jun. 2026.

NEWMAN, D. J.; CRAGG, G. M. Natural products as sources of new drugs over the nearly four decades from 01/1981 to 09/2019. **Journal of Natural Products**, [S. l.], v. 83, n. 3, p. 770–803, 2020. DOI: 10.1021/acs.jnatprod.9b01285. Disponível em: <https://doi.org/10.1021/acs.jnatprod.9b01285>. Acesso em: 02 jun. 2026.

OLIVEIRA, A. R. M.; SZCZERBOWSKI, D. Quinina: 470 anos de história, controvérsias e desenvolvimento. **Química Nova**, [S. l.], v. 32, n. 7, p. 1971–1974, 2009. DOI: 10.1590/S0100-40422009000700048. Disponível em: <https://doi.org/10.1590/S0100-40422009000700048>. Acesso em: 02 jun. 2026.

OLOFINSAN, K.; ABRAHAMSE, H.; GEORGE, B. P. Therapeutic role of alkaloids and alkaloid derivatives in cancer treatment. **Molecules**, [S. l.], v. 28, n. 14, p. 5578, 2023. DOI: 10.3390/molecules28145578. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/molecules28145578>. Acesso em: 02 jun. 2026.

OMAR, F.; TAREQ, A. M.; ALQAHTANI, A. M.; DHAMA, K.; SAYEED, M. A.; EMRAN, T. B.; SIMAL-GANDARA, J. Plant-based indole alkaloids: A comprehensive overview from a pharmacological perspective. **Molecules**, [S. l.], v. 26, p. 2297, 2021. DOI: 10.3390/molecules26082297. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/molecules26082297>. Acesso em: 02 jun. 2026.

PANT, P.; PANDEY, S.; DALL'ACQUA, S. The influence of environmental conditions on secondary metabolites in medicinal plants: A literature review. **Chemistry & Biodiversity**, [S. l.], v. 18, p. e2100345, 2021. DOI: 10.1002/cbdv.202100345. Disponível em: <https://doi.org/10.1002/cbdv.202100345>. Acesso em: 02 jun. 2026.

PIRŠELOVÁ, B.; JAKUBČINOVÁ, J. Plant cyanogenic glycosides: from structure to properties and potential applications. **Frontiers in Plant Science**, [S. l.], v. 16, p. 1612132, 2025. DOI: 10.3389/fpls.2025.1612132. Disponível em: <https://doi.org/10.3389/fpls.2025.1612132>. Acesso em: 02 jun. 2026.

POINTEL, J. P.; BOCCALON, H.; CLOAREC, M.; LEDEVEHAT, C.; JOUBERT, M. Titrated extract of *Centella asiatica* (TECA) in the treatment of venous insufficiency of the lower limbs. **Angiology**, [S. l.], v. 38, n. 1, p. 46–50, 1987. DOI: 10.1177/000331978703800106. Disponível em: <https://doi.org/10.1177/000331978703800106>. Acesso em: 02 jun. 2026.

POPOVA, M. P.; CHINOU, I. B.; MAREKOV, I. N.; BANKOVA, V. S. Terpenes with antimicrobial activity from Cretan propolis. **Phytochemistry**, [S. l.], v. 70, n. 10, p. 1262–1271, 2009. DOI: 10.1016/j.phytochem.2009.07.025. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2009.07.025>. Acesso em: 02 jun. 2026.

PRETTI, I. R.; DA LUZ, A. C.; JAMAL, C. M.; BATITUCCI, M. C. P. Variation of biochemical and antioxidant activity with respect to the phenological stage of *Tithonia diversifolia* Hemsl. (Asteraceae) populations. **Industrial Crops and Products**, [S. l.], v. 121, p. 241–249, 2018. DOI: 10.1016/j.indcrop.2018.04.080. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2018.04.080>. Acesso em: 02 jun. 2026.

RASHMI, H. B.; NEGI, P. S. Phenolic acids from vegetables: A review on processing stability and health benefits. **Food Research International**, [S. l.], v. 136, p. 109298, 2020. DOI: 10.1016/j.foodres.2020.109298. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2020.109298>. Acesso em: 02 jun. 2026.

REHAN, M. Biosynthesis of diverse class flavonoids via shikimate and phenylpropanoid pathway. In: **Bioactive Compounds – Biosynthesis, Characterization and Applications**. London: IntechOpen, 2021. DOI: 10.5772/intechopen.96512. Disponível em: <https://doi.org/10.5772/intechopen.96512>. Acesso em: 02 jun. 2026.

RICE-EVANS, C. A.; MILLER, N. J.; PAGANGA, G. Structure–antioxidant activity relationships of flavonoids and phenolic acids. **Free Radical Biology and Medicine**, [S. l.], v. 20, n. 7, p. 933–956, 1996. DOI: 10.1016/0891-5849(95)02227-9. Disponível em: [https://doi.org/10.1016/0891-5849\(95\)02227-9](https://doi.org/10.1016/0891-5849(95)02227-9). Acesso em: 02 jun. 2026.

RINGLI, C.; BIGLER, L.; KUHN, B. M.; LEIBER, R. M.; DIET, A.; SANTELIA, D.; FREY, B.; POLLMANN, S.; KLEIN, M. The modified flavonol glycosylation profile in the *Arabidopsis rol1* mutants results in alterations in plant growth and cell shape formation. **The Plant Cell**, [S. l.], v. 20, n. 6, p. 1470–1481, 2008. DOI: 10.1105/tpc.107.053249. Disponível em: <https://doi.org/10.1105/tpc.107.053249>. Acesso em: 02 jun. 2026.

ROBBINS, R. J. Phenolic acids in foods: an overview of analytical methodology. **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, [S. l.], v. 51, n. 10, p. 2866–2887, 2003. DOI: 10.1021/jf026182t. Disponível em: <https://doi.org/10.1021/jf026182t>. Acesso em: 02 jun. 2026.

SAIBABU, V.; FATIMA, Z.; KHAN, L. A.; HAMEED, S. Therapeutic potential of dietary phenolic acids. **Advances in Pharmacological and Pharmaceutical Sciences**, [S. l.], v. 2015, p. 823539, 2015. DOI: 10.1155/2015/823539. Disponível em: <https://doi.org/10.1155/2015/823539>. Acesso em: 02 jun. 2026.

SALEE, A.; AKHTAR, M. F.; SHARIF, A.; AKHTAR, B.; SIDDIQUE, R.; ASHRAF, G. M.; ALGHAMDI, B. S.; ALHARTHY, S. A. Anticancer, cardio-protective and anti-inflammatory potential of natural-sources-derived phenolic acids. **Molecules**, [S. l.], v. 27, n. 21, p. 7286, 2022. DOI: 10.3390/molecules27217286. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/molecules27217286>. Acesso em: 02 jun. 2026.

SALEEM, M.; KIM, H. J.; ALI, M. S.; LEE, Y. S. An update on bioactive plant lignans. **Natural Product Reports**, v. 22, n. 6, p. 696–716, 2005. DOI: 10.1039/B514045P. Disponível em: <https://doi.org/10.1039/B514045P>. Acesso em: 02 jun. 2026.

SANTOS, E. L.; MAIA, B. H. L. N. S.; FERRIANI, A. P.; TEIXEIRA, S. D. Flavonoids: Classification, biosynthesis and chemical ecology. In: **Flavonoids – From Biosynthesis to Human Health**, p. 78–94, 2017. DOI: 10.5772/67861. Disponível em: <https://doi.org/10.5772/67861>. Acesso em: 02 jun. 2026.

SANTOS-SÁNCHEZ, N. F.; SALAS-CORONADO, R.; HERNÁNDEZ-CARLOS, B.; VILLANUEVA-CAÑONGO, C. Shikimic acid pathway in biosynthesis of phenolic compounds. In: **Plant Physiological Aspects of Phenolic Compounds**. IntechOpen, 2019. DOI: 10.5772/intechopen.83815. Disponível em: <https://doi.org/10.5772/intechopen.83815>. Acesso em: 02 jun. 2026.

SCUCUGLIA, B. M. **Efeito neuroprotetor do resveratrol (3,4',5-trihidroxi-es-tilbeno) sobre comportamentos do tipo depressivos em filhotes fêmeas de mães tratadas com antígenos suspensos na vacina influenza tetrava-lente**. 2024. 31 f. Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação em Ciências Biológicas) – Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, 2024.

SHARMEEN, J. B.; MAHOMOODALLY, F. M.; ZENGIN, G.; MAGGI, F. Essential oils as natural sources of fragrance compounds for cosmetics and cosmeceuticals. **Molecules**, [S. l.], v. 26, p. 666, 2021. DOI: 10.3390/molecules26030666. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/molecules26030666>. Acesso em: 02 jun. 2026.

SHAYGANFARD, M. Molecular and biological functions of resveratrol in psychia-tric disorders: a review of recent evidence. **Cell & Bioscience**, [S. l.], v. 10, n. 1, p. 128, 2020. DOI: 10.1186/s13578-020-00491-3. Disponível em: <https://doi.org/10.1186/s13578-020-00491-3>. Acesso em: 02 jun. 2026.

SINGH, B. K.; TIWARI, S.; DUBEY, N. K. Essential oils and their nanoformulations as green preservatives to boost food safety against mycotoxin contamination of food commodities: a review. **Journal of the Science of Food and Agriculture**, [S. l.], v. 101, p. 4879–4890, 2021. DOI: 10.1002/jsfa.11255. Disponível em: <https://doi.org/10.1002/jsfa.11255>. Acesso em: 02 jun. 2026.

SMERIGLIO, A.; BARRECA, D.; BELLOCCO, E.; TROMBETTA, D. Proanthocyanidins and hydrolysable tannins: occurrence, dietary intake and pharmacological ef-fects. **British Journal of Pharmacology**, [S. l.], v. 174, n. 11, p. 1244–1262, 2017. DOI: 10.1111/bph.13630. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/bph.13630>. Acesso em: 02 jun. 2026.

SPIEGEL, M.; KAPUSTA, K.; KOŁODZIEJCZYK, W.; SALONI, J.; ŻBIKOWSKA, B.; HILL, G. A.; SROKA, Z. Antioxidant activity of selected phenolic acids–ferric reducing antioxidant power assay and QSAR analysis of the structural features. **Molecu-les**, [S. l.], v. 25, n. 13, p. 3088, 2020. DOI: 10.3390/molecules25133088. Disponí-vel em: <https://doi.org/10.3390/molecules25133088>. Acesso em: 02 jun. 2026.

SQUILLARO, T.; CIMINI, A.; PELUSO, G.; GIORDANO, A.; MELONE, M. A. B. Nano-delivery systems for encapsulation of dietary polyphenols: an experimental approa-ch for neurodegenerative diseases and brain tumors. **Biochemical Pharmaco-logy**, [S. l.], v. 154, p. 303–317, 2018. DOI: 10.1016/j.bcp.2018.05.016. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.bcp.2018.05.016>. Acesso em: 02 jun. 2026.

SUN, T.; LI, S.; SONG, X.; PEI, G.; DIAO, J.; CUI, J.; SHI, M.; CHEN, L.; ZHANG, W. Re-di-rected carbon flux to key precursor malonyl-CoA via artificial small RNAs in photosynthetic *Synechocystis* sp. PCC 6803. **Biotechnology for Biofuels**, [S. l.], v. 11, n. 1, p. 26, 2018. DOI: 10.1186/s13068-018-1032-0. Disponível em: <https://doi.org/10.1186/s13068-018-1032-0>. Acesso em: 02 jun. 2026.

SUN, W.; SHAHRAJABIAN, M. H. Therapeutic potential of phenolic compounds in medicinal plants—Natural health products for human health. **Molecules**, [S. l.], v. 28, n. 4, p. 1845, 2023. DOI: 10.3390/molecules28041845. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/molecules28041845>. Acesso em: 02 jun. 2026.

TAIZ, L.; ZEIGER, E.; MØLLER, I. M.; MURPHY, A. **Fisiologia e Desenvolvimento Vegetal**. 6. ed. Porto Alegre: Artmed, 2017. Apêndice 4 – Metabólitos secundários.

TAN, X.; ZHANG, H.; WANG, Y.; LI, J. Advances in plant secondary metabolite production through modern biotechnological approaches. **Biotechnology Advances**, [S. l.], v. 65, p. 108123, 2023. DOI: 10.1016/j.biotechadv.2023.108123. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2023.108123>. Acesso em: 02 jun. 2026.

TEPONNO, R. B.; KUSARI, S.; SPITELLER, M. Recent advances in research on lignans and neolignans. **Natural Product Reports**, [S. l.], v. 33, n. 9, p. 1044–1092, 2016. DOI: 10.1039/C6NP00021E. Disponível em: <https://doi.org/10.1039/C6NP00021E>. Acesso em: 02 jun. 2026.

TRUONG, V. L.; JUN, M.; JEONG, W. S. Role of resveratrol in regulation of cellular defense. **BioFactors**, [S. l.], v. 44, n. 1, p. 36–49, 2018. DOI: 10.1002/biof.1399. Disponível em: <https://doi.org/10.1002/biof.1399>. Acesso em: 02 jun. 2026.

TUYEN, P. T.; XUAN, T. D.; KHANG, D. T.; AHMAD, A.; QUAN, N. V.; TU ANH, T. T.; ANH, L. H.; MINH, T. N. Phenolic compositions and antioxidant properties in bark, flower, inner skin, kernel and leaf extracts of *Castanea crenata* Sieb. et Zucc. **Antioxidants**, [S. l.], v. 6, n. 2, p. 31, 2017. DOI: 10.3390/antiox6020031. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/antiox6020031>. Acesso em: 02 jun. 2026.

UNIVERSIDADE FEDERAL DE LAVRAS. Terpenos. **Ledson** – Laboratório de Estudos em Defesa e Saúde Vegetal. Disponível em: <http://www.ledson.ufla.br/metabolismo-secundario/terpenos/>. Acesso em: 11 fev. 2026.

VALLE, T. L.; CARVALHO, C. R. L.; RAMOS, M. T. B.; MÜHLEN, G. S.; VILLELA, O. V. Conteúdo cianogênico em progênes de mandioca originadas do cruzamento de variedades mansas e bravas. **Bragantia**, [S. l.], v. 63, n. 2, p. 199–206, 2004. DOI: 10.1590/S0006-87052004000200007. Disponível em: <https://doi.org/10.1590/S0006-87052004000200007>. Acesso em: 02 jun. 2026.

VALLETTA, A.; IOZIA, L. M.; LEONELLI, F. Impact of environmental factors on stilbene biosynthesis. **Plants**, [S. l.], v. 10, n. 1, p. 90, 2021. DOI: 10.3390/plants10010090. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/plants10010090>. Acesso em: 02 jun. 2026.

VESTERGAARD, M.; INGMER, H. Antibacterial and antifungal properties of res-veratrol. **International Journal of Antimicrobial Agents**, [S. l.], v. 53, n. 6, p. 716–723, 2019. DOI: 10.1016/j.ijantimicag.2019.02.015. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.ijantimicag.2019.02.015>. Acesso em: 02 jun. 2026.

VICENTE, O.; BOSCAIU, M. Flavonoids: Antioxidant compounds for plant defence... and for a healthy human diet. **Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca**, [S. l.], v. 46, n. 1, p. 14–21, 2018. DOI: 10.15835/nbha46110992. Disponível em: <https://doi.org/10.15835/nbha46110992>. Acesso em: 02 jun. 2026.

VIEGAS, C. J. Terpenos com atividade inseticida: uma alternativa para o controle químico de insetos. **Química Nova**, [S. l.], v. 26, n. 3, p. 390–400, 2003. DOI: 10.1590/S0100-40422003000300017. Disponível em: <https://doi.org/10.1590/S0100-40422003000300017>. Acesso em: 02 jun. 2026.

WANG, L. X.; WANG, H. L.; HUANG, J.; CHU, T. Z.; PENG, C.; ZHANG, H.; CHAN, H. L.; XIONG, Y. A.; TAN, Y. Z. Review of lignans from 2019 to 2021: Newly reported compounds, diverse activities, structure–activity relationships and clinical applications. **Phytochemistry**, [S. l.], v. 202, p. 113326, 2022. DOI: 10.1016/j.phytochem.2022.113326. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2022.113326>. Acesso em: 02 jun. 2026.

WINK, M. Ecological roles of alkaloids. In: **Modern Alkaloids**. Weinheim: Wiley–VCH, 2008. p. 3–52. ISBN: 978-3-527-31521-5.

WITTSTOCK, U.; BUROW, M. Glucosinolate breakdown in *Arabidopsis*: mechanism, regulation and biological significance. **The Arabidopsis Book**, [S. l.], v. 8, p. e0134, 2010. DOI: 10.1199/tab.0134. Disponível em: <https://doi.org/10.1199/tab.0134>. Acesso em: 02 jun. 2026.

WOJTUNIK-KULESZA, K. Toxicity of selected monoterpenes and essential oils rich in these compounds. **Molecules**, [S. l.], v. 27, p. 1716, 2022. DOI: 10.3390/molecules27051716. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/molecules27051716>. Acesso em: 02 jun. 2026.

WU, G.; ZHAO, H.; PENG, C.; LIU, F.; XIONG, L. Eudesmane-type sesquiterpenoids: Structural diversity and biological activity. **Heliyon**, [S. l.], v. 10, n. 15, p. e35270, 2024. DOI: 10.1016/j.heliyon.2024.e35270. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2024.e35270>. Acesso em: 02 jun. 2026.

WU, X.; ZHU, S.; HE, L.; CHENG, G.; LI, T.; MENG, W.; WEN, F. Phenylalanine ammonia-lyase: A core regulator of plant carbon metabolic flux redistribution—From molecular mechanisms and growth modulation to stress adaptability. **Plants**, [S. l.], v. 14, n. 24, p. 3811, 2025. DOI: 10.3390/plants14243811. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/plants14243811>. Acesso em: 02 jun. 2026.

XIA, M.; CHEN, Y.; LI, W.; QIAN, C. Lignan intake and risk of cardiovascular disease and type 2 diabetes: a meta-analysis of prospective cohort studies. **International Journal of Food Sciences and Nutrition**, [S. l.], v. 74, n. 4, p. 501–509, 2023. DOI: 10.1080/09637486.2023.2220985. Disponível em: <https://doi.org/10.1080/09637486.2023.2220985>. Acesso em: 02 jun. 2026.

YANG, L.; WEN, K. S.; RUAN, X.; ZHAO, Y. X.; WEI, F.; WANG, Q. Response of plant secondary metabolites to environmental factors. **Molecules**, [S. l.], v. 23, p. 762, 2018. DOI: 10.3390/molecules23040762. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/molecules23040762>. Acesso em: 02 jun. 2026.

YAO, X.; LI, G.; XU, H.; LÜ, C. Inhibition of the JAK-STAT3 signaling pathway by ganoderic acid A enhances chemosensitivity of HepG2 cells to cisplatin. **Planta Medica**, [S. l.], v. 78, n. 16, p. 1740–1748, 2012. DOI: 10.1055/s-0032-1315303. Disponível em: <https://doi.org/10.1055/s-0032-1315303>. Acesso em: 02 jun. 2026.

YUAN, H.; ZHANG, J.; NAGESWARAN, D.; LI, L. Carotenoid metabolism and regulation in horticultural crops. **Horticulture Research**, [S. l.], v. 2, p. 15036, 2015. DOI: 10.1038/hortres.2015.36. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/hortres.2015.36>. Acesso em: 02 jun. 2026.

ZAKARYAN, H.; ARABYAN, E.; OO, A.; ZANDI, K. Flavonoids: promising natural compounds against viral infections. **Archives of Virology**, [S. l.], v. 162, n. 9, p. 2539–2551, 2017. DOI: 10.1007/s00705-017-3417-y. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s00705-017-3417-y>. Acesso em: 02 jun. 2026.

ZHANG, Y.; QI, G.; YAO, L.; HUANG, L.; WANG, J.; GAO, W. Effects of metal nanoparticles and other preparative materials in the environment on plants: From the perspective of improving secondary metabolites. **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, [S. l.], v. 70, p. 916–933, 2022. DOI: 10.1021/acs.jafc.1c05152. Disponível em: <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.1c05152>. Acesso em: 02 jun. 2026.

ZHANG, X.; LIU, C. J. Multifaceted regulations of gateway enzyme phenylalanine ammonia-lyase in the biosynthesis of phenylpropanoids. **Molecular Plant**, [S. l.], v. 8, n. 1, p. 17–27, 2015. DOI: 10.1016/j.molp.2014.11.001. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.molp.2014.11.001>. Acesso em: 02 jun. 2026.

ZHAO, C.; LIU, X.; GONG, Q.; CAO, J.; SHEN, W.; YIN, X.; SUN, C. Three AP2/ERF family members modulate flavonoid synthesis by regulating type IV chalcone isomerase in citrus. **Plant Biotechnology Journal**, [S. l.], v. 19, n. 4, p. 671–688, 2021. DOI: 10.1111/pbi.13494. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/pbi.13494>. Acesso em: 02 jun. 2026.

ZI, J.; MAFU, S.; PETERS, R. J. To gibberellins and beyond! Surveying the evolution of (di)terpenoid metabolism. **Annual Review of Plant Biology**, [S. l.], v. 65, p. 259–286, 2014. DOI: 10.1146/annurev-arplant-050213-035705. Disponível em: <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050213-035705>. Acesso em: 02 jun. 2026.

ZIEGLER, J.; FACCHINI, P. J. Alkaloid biosynthesis: metabolism and trafficking. **Annual Review of Plant Biology**, [S. l.], v. 59, p. 735–769, 2008. DOI: 10.1146/annurev-arplant.59.032607.092730. Disponível em: <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant.59.032607.092730>. Acesso em: 02 jun. 2026.

ZOMER, A. P. L.; RODRIGUES, C. A.; MALDANER, L. Piceatannol: um estilbeno natural com um espectro amplo de atividades biológicas. **Research, Society and Development**, [S. l.], v. 11, n. 9, p. e49211932221, 2022. DOI: 10.33448/rsd-v11i9.32221. Disponível em: <https://doi.org/10.33448/rsd-v11i9.32221>. Acesso em: 02 jun. 2026.

CAPÍTULO X.

Utilização de espécies modelo em estudos ecofisiológicos: aplicações em plantas cultivadas e sistemas naturais tropicais

Bárbara de Oliveira Ramaldes¹
Solene Gomes Silva²
Maria Cecília Zorzanelli³
Maria Eduarda Capacia Leandro⁴
Letícia Lima Muniz Maia⁵
Peter Ferrz Caon⁶
Brenda Meneghetti Mauro⁷
Renan Rocha Guimarães⁸
Paulo Cezar Cavatte⁹
DOI: 10.52695/978-65-5456-195-2.10

1 ID: <https://orcid.org/0000-0003-0333-093X>

2 ID: <https://orcid.org/0009-0008-3197-4576>

3 ID: <https://orcid.org/0009-0004-1010-9103>

4 ID: <https://orcid.org/0009-0005-3263-1127>

5 ID: <https://orcid.org/0009-0000-8756-5853>

6 ID: <https://orcid.org/0009-0003-6152-2873>

7 ID: <https://orcid.org/0009-0003-5166-1714>

8 ID: <https://orcid.org/0009-0007-2388-1719>

9 ID: <https://orcid.org/0000-0003-2963-7673>

Introdução

As plantas — tanto cultivadas quanto silvestres — estão continuamente expostas a variações ambientais, como mudanças nos regimes térmicos, hídricos e nutricionais, que influenciam seu desempenho e suas respostas funcionais (Mareri *et al.*, 2022; Szakiel *et al.*, 2010). Nesse contexto, a variação genética constitui um dos principais eixos estruturantes dessas respostas, modulando a capacidade das plantas de persistir, desenvolver-se e adaptar-se a ambientes heterogêneos.

Populações silvestres, em geral, apresentam maior diversidade genética, frequentemente associada a uma maior amplitude de respostas frente a condições ambientais variáveis. Em contraste, cultivares domesticadas podem ter reduzido parte dessa capacidade resiliente em função da seleção artificial durante o processo de domesticação (Krishnan *et al.*, 2014; Shirasawa *et al.*, 2021; Zunino *et al.*, 2024). Evidências indicam que populações selvagens de espécies como o azeiteiro (*Olea europaea*) apresentam maior desempenho sob condições ambientais adversas quando comparadas a cultivares (Zunino *et al.*, 2024), reforçando o papel da diversidade genética na adaptação a estresses.

Entretanto, essa diversidade genética e suas expressões funcionais não se distribuem de forma homogênea no espaço ou entre sistemas biológicos. A fenotipagem de espécies silvestres evidencia respostas fortemente condicionadas por contextos ecológicos locais, que nem sempre são reproduzidas em cultivares, resultando em discrepâncias relevantes nas características funcionais e no desempenho em diferentes ambientes (Chen *et al.*, 2017; Lewandowski *et al.*, 2024). Nesse sentido, a compreensão dessas diferenças exige abordagens que integrem variação genética, contexto ambiental e expressão funcional.

Apesar desses avanços, grande parte da pesquisa ainda é marcada por abordagens fragmentadas, com investigações isoladas das respostas biológicas. Essa compartimentalização limita a compreensão dos mecanismos que governam a adaptação das plantas, especialmente em sistemas complexos, onde múltiplos processos atuam simultaneamente (Garibaldi *et al.*, 2021; Pratap *et al.*, 2023). Esse desafio torna-se particularmente evidente

tanto na interpretação dos efeitos da domesticação sobre a produtividade agrícola quanto na compreensão do desempenho de espécies em ecossistemas naturais.

Nesse contexto, o uso estratégico de espécies modelo emerge como uma abordagem integradora, permitindo investigar, de forma controlada, as interações entre fatores ambientais e genéticos (Chen *et al.*, 2017). Mais do que simplificações da realidade, essas espécies devem ser compreendidas como sistemas experimentais estratégicos que possibilitam tornar a complexidade ecológica acessível à investigação científica, ao conectar processos observados em condições controladas a padrões mais amplos.

A análise de ancestrais silvestres ilustra parte desse potencial ao revelar adaptações evolutivas relevantes para o melhoramento de cultivares e a sustentabilidade agrícola (Krishnan *et al.*, 2014; Cortés *et al.*, 2022). No entanto, a relevância de espécies silvestres vai além desse papel, sendo também fundamental para compreender a dinâmica de ecossistemas naturais, orientar práticas de restauração ecológica e ampliar a capacidade de prever respostas diante das mudanças ambientais (Des Roches *et al.*, 2017; Westerband *et al.*, 2021). Nesse sentido, a utilização de uma abordagem baseada em espécies modelo não apenas contribui para sistemas agrícolas mais resilientes, mas também para a conservação e recuperação de ecossistemas, especialmente em regiões tropicais marcadas por alta diversidade biológica e heterogeneidade ambiental (Siefert *et al.*, 2015; Kuppler *et al.*, 2020).

Diante disso, destacamos que a abordagem integrada, que considera a diversidade genética, a variação ambiental e o uso estratégico de espécies modelo, é essencial para avançar na compreensão do funcionamento das plantas em diferentes contextos. Este capítulo tem como objetivo discutir o uso de espécies modelo como sistemas experimentais, destacando sua contribuição para a investigação de processos biológicos relevantes, suas aplicações em sistemas agrícolas e naturais, bem como suas implicações para o manejo, restauração e formação científica. Ao abordar vantagens, limitações e aplicações, busca também contribuir para uma interpretação crítica de estudos que utilizam espécies modelo em contextos tropicais.

1. Espécies modelo e Sistemas Experimentais na Ecofisiologia Vegetal

O uso de espécies modelo associado a sistemas experimentais constitui uma abordagem central da ecofisiologia vegetal contemporânea, permitindo investigar, de forma integrada, como plantas respondem a diferentes condições ambientais em múltiplos níveis de organização. Essa abordagem tem se mostrado particularmente relevante em regiões tropicais, onde a elevada diversidade biológica, a heterogeneidade ambiental e as intensas interações bióticas impõem desafios à generalização de padrões ecológicos e fisiológicos (Fayle *et al.*, 2015; Caldararu *et al.*, 2023).

1.1 Conceito Amplo de Espécies Modelo

Na ecofisiologia vegetal, espécies modelo funcionam como instrumentos centrais para investigar processos como regulação estomática, eficiência no uso da água, plasticidade fenotípica e interação genótipo × ambiente (Arnoux *et al.*, 2020; Velázquez-López *et al.*, 2018). Essas espécies permitem acessar mecanismos biológicos fundamentais que estruturam as respostas das plantas à variação ambiental.

Nesse contexto, o conceito de espécies modelo ultrapassa a ideia tradicional de organismos “fáceis de cultivar”, passando a incluir espécies que representam questões funcionais específicas, como tolerância ao estresse hídrico, plasticidade fenotípica, domesticação ou adaptação a ambientes extremos (Cesarino *et al.*, 2020; Mabry *et al.*, 2021). Essa ampliação conceitual reforça o papel dessas espécies como ferramentas estratégicas para a investigação de processos ecofisiológicos de interesse.

A investigação dessas espécies frequentemente utiliza diferentes sistemas experimentais, que incluem desde câmaras de crescimento e plataformas de fenotipagem de alto rendimento até experimentos de campo manipulativos e instalações integradas, como ecotrons (Junker *et al.*, 2015; Roy *et al.*, 2020). Esses sistemas possibilitam testar hipóteses sob condições replicáveis para avaliar respostas a estresses ambientais, como seca, salinidade e variações térmicas (Aziz; Masmoudi, 2023). A padronização

experimental facilita comparações entre genótipos e espécies, ampliando a capacidade de inferência e generalização.

Além disso, abordagens que integram experimentação e modelagem mecanística têm avançado na compreensão da distribuição funcional de espécies em diferentes ambientes (Caldararu *et al.*, 2023; Riddell *et al.*, 2023). Em ecossistemas tropicais, manipulações experimentais em escala de comunidade ou ecossistema têm permitido avaliar respostas integradas envolvendo plantas, solo e microbiota em cenários ambientais simulados (Fayle *et al.*, 2015; Roy *et al.*, 2020). Nesse sentido, a integração entre espécies modelo e sistemas experimentais amplia a capacidade de compreender mecanismos biológicos e de projetar respostas das plantas em contextos ambientais complexos.

1.2 Modelos Cultivados e Naturais: Complementaridade Funcional

Espécies cultivadas e seus parentes silvestres constituem um gradiente experimental particularmente relevante para as ciências agrárias tropicais, permitindo integrar processos associados à domesticação e à adaptação em ambientes naturais. Cultivares como arroz, algodão e milho oferecem sistemas com histórico de domesticação documentado e ampla base genética disponível, possibilitando investigar como a seleção artificial moldou características funcionais ao longo do tempo (Huang *et al.*, 2012; Lorant *et al.*, 2020). Em contraste, populações silvestres frequentemente apresentam maior diversidade genética e amplitude de respostas, revelando estratégias adaptativas que podem ter sido reduzidas durante a domesticação (Miller; Khoury, 2018; Warschefsky *et al.*, 2014).

A comparação entre esses grupos permite compreender como diferenças genéticas se traduzem em características funcionais e desempenho sob diferentes condições ambientais (Lewandowski *et al.*, 2024). Essa abordagem é igualmente relevante para a compreensão do funcionamento de ecossistemas naturais e para o desenvolvimento de estratégias de restauração ecológica, nas quais a escolha de genótipos influencia diretamente o sucesso do estabelecimento e a resiliência das comunidades vegetais (Des Roches *et al.*, 2017; Westerland *et al.*, 2021). Dessa forma, o

uso integrado de espécies cultivadas e silvestres amplia a capacidade de identificar mecanismos adaptativos e de interpretar respostas biológicas em diferentes contextos, conectando aplicações em sistemas produtivos e naturais, especialmente em ambientes tropicais.

1.3 Integração entre espécies modelo e sistemas experimentais

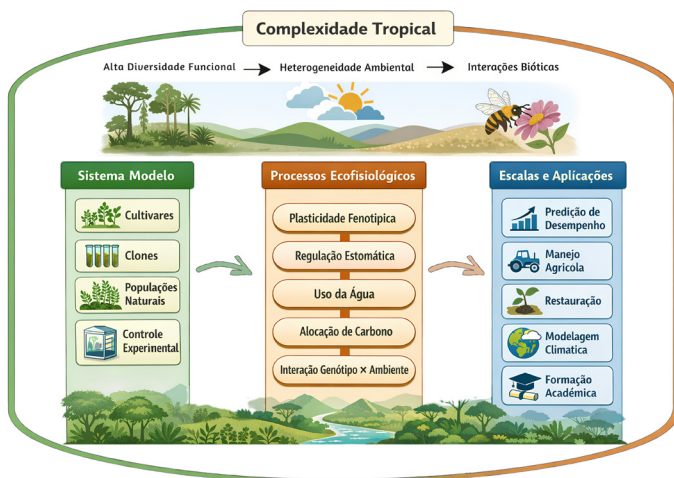
Na ecofisiologia vegetal tropical, a integração entre espécies modelo e sistemas experimentais permite conectar níveis organizacionais (do genótipo ao ecossistema) e investigar padrões de resposta sob condições ambientais contrastantes (Arnoux *et al.*, 2020). Estudos com teosintes e milho ilustram como a domesticação alterou padrões de adaptabilidade e interação genótipo $\times$ ambiente, contribuindo para a compreensão de vulnerabilidades atuais e do potencial adaptativo futuro (Lorant *et al.*, 2020). De modo semelhante, investigações em parentes silvestres têm evidenciado o potencial de características relacionadas à tolerância ao estresse, com implicações tanto para o manejo agrícola quanto para a conservação e restauração de ecossistemas (Miller; Khoury, 2018).

Nesse contexto, espécies modelo podem ser compreendidas como pontes experimentais que permitem investigar processos biológicos em profundidade e, simultaneamente, ampliar a extrapolação desses conhecimentos para sistemas naturais e produtivos (Caldararu *et al.*, 2023). Essa abordagem é particularmente estratégica em regiões tropicais, onde a complexidade ecológica dificulta a aplicação direta de resultados obtidos em generalizações simplificadas.

Essa integração multiescalar pode ser visualizada de forma sintética na Figura 1, que organiza a relação entre sistemas modelo, processos ecofisiológicos e escalas de aplicação. Diferentes sistemas, como cultivares, clones, populações naturais e condições experimentais controladas, permitem acessar processos centrais, como plasticidade fenotípica, regulação estomática e uso da água. Esses processos sustentam aplicações que vão desde a predição de desempenho e o manejo agrícola até a restauração ecológica e a modelagem climática. Dessa forma, a Figura 1 evidencia que o uso integrado de espécies modelo e sistemas experimentais não

apenas aprofunda a compreensão dos mecanismos biológicos, mas também amplia a capacidade de aplicação desse conhecimento em contextos reais, especialmente em ecossistemas tropicais marcados por elevada complexidade funcional.

Figura 1. Espécies modelo e sistemas experimentais na ecofisiologia vegetal tropical



Espécies modelo e sistemas experimentais na ecofisiologia vegetal tropical. Esquema conceitual integrando sistemas modelo (cultivares, clones, populações naturais e controle experimental), processos ecofisiológicos centrais (plasticidade fenotípica, regulação estomática, uso da água, alocação de carbono e interação genótipo × ambiente) e escalas de aplicação (predição de desempenho, manejo agrícola, restauração, modelagem climática e formação acadêmica). A moldura de “complexidade tropical” destaca que essas relações ocorrem em contextos de alta diversidade funcional, heterogeneidade ambiental e intensas interações bióticas. Fonte: os autores.

Fonte: Os autores

2. Controle Experimental e Isolamento de Variáveis

O controle experimental é fundamental para testar hipóteses causais em ecofisiologia vegetal, especialmente quando se busca compreender como diferentes fatores ambientais influenciam o desempenho das plantas. Modelos clássicos, como *Arabidopsis thaliana*, ilustram como a

manipulação simultânea de variáveis ambientais e genéticas pode revelar interações entre regulação hormonal, metabolismo e respostas fenotípicas (Penfield; King, 2009). De forma complementar, plataformas de fenotipagem de alto rendimento permitem avaliar múltiplos genótipos sob condições padronizadas, aumentando a precisão na quantificação de características fisiológicas (Junker *et al.*, 2015).

Em sistemas tropicais, caracterizados por elevada variabilidade de luz, água e forte influência de interações bióticas, o controle de variáveis torna-se essencial para distinguir efeitos ambientais de respostas intrínsecas das plantas. Nesse contexto, experimentos em microecossistemas e comunidades microbianas sintéticas demonstram como a manipulação direcionada de componentes bióticos pode revelar interações específicas que afetam crescimento, desempenho e eficiência fisiológica (Coker *et al.*, 2022; Novák *et al.*, 2024).

2.1 Reprodutibilidade e Padronização Metodológica

A reprodutibilidade constitui um dos pilares da ciência contemporânea e está diretamente associada à padronização experimental proporcionada pelo uso de espécies modelo. Protocolos de cultivo, manejo e fenotipagem permitem replicar resultados em diferentes laboratórios e contextos geográficos, aumentando a robustez das inferências (Junker *et al.*, 2015; Novák *et al.*, 2025).

Em ecofisiologia tropical, a padronização é particularmente relevante devido à influência de variações microambientais sobre o desempenho das plantas. O uso de espécies bem caracterizadas, como *Brachypodium distachyon* ou cultivares agrícolas, permite estabelecer referências comparativas para a avaliação de respostas a diferentes condições ambientais (Junker *et al.*, 2015).

Além disso, iniciativas multi-institucionais envolvendo microbioma vegetal demonstram que a replicabilidade entre laboratórios é possível quando protocolos consistentes são adotados (Novák *et al.*, 2024; Novák *et al.*, 2025). Essa capacidade fortalece a confiabilidade dos resultados e

amplia sua aplicabilidade tanto em sistemas agrícolas quanto em programas de conservação e restauração.

2.2 Profundidade Mecanística e Integração de Processos

Além do controle experimental e da padronização metodológica, uma das principais contribuições das espécies modelo reside na possibilidade de investigar os mecanismos subjacentes às respostas observadas. A manipulação controlada de genótipos e ambientes permite identificar como processos fisiológicos, como regulação estomática, assimilação de carbono, alocação de biomassa e interações simbióticas, são modulados sob diferentes condições ambientais.

Estudos experimentais demonstram que redes hormonais e sinais ambientais atuam de forma integrada na regulação de decisões fisiológicas críticas ao longo do ciclo de vida das plantas (Penfield; King, 2009). De forma complementar, modelos ecofisiológicos que integram disponibilidade hídrica, nutrição e pressão de pragas têm sido utilizados para compreender dinâmicas planta-inseto em sistemas agrícolas (Zaffaroni *et al.*, 2020).

Em sistemas tropicais, investigações sobre associações ectomicorrízicas em *Dipterocarpaceae* evidenciam como interações bióticas influenciam sobrevivência e crescimento em ambientes altamente complexos (Brearley, 2012). Modelos aplicados a florestas tropicais e ecossistemas costeiros, como manguezais, têm sido empregados para prever respostas da vegetação a cenários de mudanças climáticas (Rezende *et al.*, 2016; Maréchaux; Chave, 2017; Bardou *et al.*, 2024).

Essa profundidade mecanística, aliada ao modelo de processos, permite integrar níveis de organização (do metabolismo celular à dinâmica de ecossistemas), fortalecendo a conexão entre conhecimento fundamental e aplicação prática em manejo, conservação e restauração (Evans *et al.*, 2015; Fischer *et al.*, 2016).

3. Contribuições para Sistemas Agrícolas e Naturais Tropicais e Variação Intraespecífica nos Trópicos

Em regiões tropicais, caracterizadas pela coexistência de ecossistemas altamente biodiversos e sistemas agrícolas, o uso de espécies modelo oferece uma base estruturada para compreender processos adaptativos relevantes tanto para a produtividade quanto para a conservação. Nesse contexto, a variação intraespecífica, expressa por diferenças entre cultivares, clones e populações naturais, emerge como um componente central para a interpretação do funcionamento das plantas nesses ambientes.

A incorporação dessa variabilidade em sistemas experimentais permite explorar como diferentes estratégias biológicas se manifestam ao longo de gradientes ambientais complexos (Westerband *et al.*, 2021; Grady; Axelson, 2023). Essa abordagem fornece uma estrutura conceitual robusta para compreender as respostas das plantas em ecossistemas tropicais.

3.1 Cultivares, Clones e Populações Naturais como Sistemas Modelo

Cultivares, clones e populações naturais podem ser utilizados como sistemas-modelo complementares para investigar a contribuição relativa dos fatores genéticos e ambientais na expressão de características funcionais. O uso de clones, por exemplo, permite reduzir a variação genética e focalizar a influência do ambiente na expressão fenotípica, possibilitando distinguir plasticidade ambiental de diferenciação genética (Aspinwall *et al.*, 2015).

Em sistemas agrícolas, estudos com café demonstram que a variação intraespecífica em características foliares e respostas fisiológicas ocorre mesmo dentro de uma mesma espécie cultivada, refletindo tanto efeitos ambientais quanto histórico genético (Martin *et al.*, 2017). De forma semelhante, trabalhos com sorgo sob déficit hídrico evidenciam que diferentes cultivares apresentam padrões contrastantes de crescimento e ajuste fisiológico (Moreira *et al.*, 2016).

Em populações naturais tropicais, a heterogeneidade ambiental promove diferenciação adaptativa ao longo de gradientes espaciais, resul-

tando em variações significativas no desempenho entre populações (Garzón *et al.*, 2011; Leites; Garzón, 2023). Estudos recentes indicam que essa variação pode influenciar o crescimento e a dinâmica populacional sob cenários de mudanças climáticas (Yang *et al.*, 2020; Peña *et al.*, 2025). Assim, sistemas cultivados e populações silvestres funcionam de forma complementar, permitindo avaliar padrões contrastantes de resposta entre genótipos e ampliar a compreensão da variabilidade funcional em diferentes contextos ambientais.

3.2 Plasticidade Fenotípica em Ambientes Tropicais Heterogêneos

A plasticidade fenotípica é definida como a capacidade de um mesmo genótipo expressar diferentes fenótipos sob condições ambientais distintas. Essa estratégia adaptativa desempenha papel central em ecossistemas tropicais, devido à elevada heterogeneidade espacial e temporal (Valladares *et al.*, 2014; Matesanz; Ramírez-Valiente, 2019).

Espécies tropicais frequentemente exibem ajustes morfológicos e fisiológicos em resposta à variação da disponibilidade luminosa e hídrica e às interações bióticas. Estudos com *Mikania glomerata*, *Miconia sellowiana* e *Myrsine coriacea* evidenciam alterações ecofisiológicas associadas a diferenças microambientais (Castro *et al.*, 2003; Boeger *et al.*, 2009; Pereira *et al.*, 2022; Moreira *et al.*, 2024). Em florestas tropicais úmidas, respostas intraespecíficas em traços foliares também têm sido relacionadas à heterogeneidade do solo e à disponibilidade de recursos (Boisseaux *et al.*, 2024).

Revisões recentes indicam que a plasticidade pode representar um mecanismo dominante de resposta rápida frente a mudanças ambientais abruptas, embora sua magnitude varie entre espécies e contextos ecológicos (Westerband *et al.*, 2021; Madhubhani *et al.*, 2025). Essa variação reforça que a expressão da plasticidade é fortemente influenciada pela história evolutiva das populações e pelas condições ambientais às quais estão submetidas e deve ser interpretada como característica dependente da história evolutiva e das condições ambientais locais.

3.3 Diferenciação Genética e Estrutura Populacional

Enquanto a plasticidade permite ajustes imediatos às condições ambientais, a diferenciação genética entre populações pode refletir processos adaptativos de longo prazo associados a gradientes climáticos persistentes (Garzón *et al.*, 2011; Leites; Garzón, 2023). Em espécies arbóreas tropicais, diferenças genéticas entre populações têm sido associadas a variações em crescimento, eficiência no uso da água e tolerância à seca (Grady; Axelsson, 2023; Collins *et al.*, 2025).

Essa distinção entre plasticidade e diferenciação genética é fundamental na interpretação de experimentos ecofisiológicos. Abordagens baseadas exclusivamente em clones ou cultivares podem subestimar a diversidade funcional presente em populações naturais amplamente distribuídas (Peña *et al.*, 2025). Nesse sentido, a integração entre abordagens experimentais e estudos populacionais permite uma compreensão mais abrangente das respostas das plantas, contribuindo tanto para o manejo de sistemas agrícolas quanto para estratégias de conservação e restauração em ecossistemas tropicais.

4. Integração de Traços Funcionais e Processos Ecofisiológicos

A integração entre características funcionais e processos ecofisiológicos permite compreender o funcionamento vegetal como resultado de interações coordenadas entre múltiplos atributos. Abordagens como redes de traços (*Plant Trait Networks*, PTNs) demonstram que características como taxa fotossintética, condutância estomática e eficiência no uso da água não operam isoladamente, mas formam conjuntos integrados que moldam o desempenho das plantas (Messier *et al.*, 2017; He *et al.*, 2020).

Essa perspectiva permite interpretar estratégias funcionais como consequência da coordenação entre componentes morfológicos, anatômicos e fisiológicos. Os padrões globais de variação funcional refletem *trade-offs* consistentes entre crescimento rápido e conservação de recursos (Reich, 2014). Em ecossistemas tropicais, no entanto, esses padrões podem apresentar variações decorrentes de interações bióticas intensas e da complexidade edáfica (Boisseaux *et al.*, 2024).

A incorporação da variação intraespecífica em modelos baseados em traços tem ampliado a capacidade de representar a diversidade funcional e prever respostas a cenários ambientais futuros (Garzón *et al.*, 2019; Yang *et al.*, 2020). Modelos que consideram apenas valores médios por espécie tendem a subestimar a amplitude real de respostas fisiológicas, especialmente em ecossistemas altamente diversos (Moran *et al.*, 2016). Além disso, a integração entre características e processos em diferentes níveis de organização tem sido reconhecida como um desafio central da ecofisiologia contemporânea (Vasseur *et al.*, 2022).

4.1 Ampliação da Escala de Inferência

Uma das principais contribuições do uso de sistemas modelo reside na possibilidade de ampliar a escala de inferência. Quando possível, conectam-se os resultados obtidos em condições experimentais a padrões observados em níveis de populações e de comunidades (Vasseur *et al.*, 2022).

Modelos que incorporam explicitamente a variação funcional demonstram que respostas ao clima podem ser previstas de forma mais acurada quando a heterogeneidade intra- e interespecífica é considerada (Norberg; Moor, 2019; Yang *et al.*, 2020; Marconi *et al.*, 2021). Essa abordagem permite superar limitações associadas à simplificação excessiva dos sistemas biológicos.

De forma complementar, a integração de dados ecofisiológicos com modelos de dinâmica da vegetação tem sido amplamente utilizada para avaliar impactos de mudanças climáticas em florestas tropicais e sistemas agrícolas (Lyra *et al.*, 2016; Cornut *et al.*, 2023). Sob essa perspectiva, é possível extrapolar respostas individuais para cenários mais amplos, contribuindo para o desenvolvimento de estratégias de manejo, conservação e restauração em ecossistemas tropicais.

5. Limites e Cuidados na Extrapolação e Sistemas Tropicais

Apesar do potencial dos modelos intraespecíficos, a extrapolação de resultados para comunidades naturais tropicais exige cautela. A elevada diversidade funcional e a escassez de dados padronizados para muitas

espécies nativas podem comprometer a generalização de padrões, observados a partir de um número limitado de modelos (Visscher *et al.*, 2022). Para aplicações em restauração ecológica e manejo florestal, torna-se fundamental incorporar explicitamente a variação intraespecífica na seleção de materiais genéticos, considerando tanto plasticidade quanto diferenciação genética (Grady; Axelsson, 2023; Lanuza *et al.*, 2020). Essa integração amplia a capacidade de prever resiliência e desempenho sob cenários de mudança climática.

5.1 Riscos da Generalização Excessiva

Generalizar resultados obtidos com poucas espécies ou genótipos para comunidades tropicais altamente diversas representa um risco recorrente. A elevada diversidade funcional implica que respostas observadas em um conjunto restrito de modelos podem não refletir padrões ecológicos mais amplos (Moran *et al.*, 2016; Visscher *et al.*, 2022).

Além disso, a estrutura genética populacional pode modificar substancialmente respostas ecofisiológicas, tornando arriscado extrapolar resultados de cultivares ou clones para populações naturais amplamente distribuídas (Grady; Axelsson, 2023; Peña *et al.*, 2025). Em contextos de restauração ecológica, a seleção de materiais genéticos baseada em informações incompletas pode comprometer o sucesso a longo prazo (Lanuza *et al.*, 2020).

A extrapolação também pode ser limitada por lacunas de dados funcionais para espécies tropicais nativas. A sub-representação dessas espécies em bancos de dados globais reduz a robustez de análises comparativas e modelos macroecológicos (Visscher *et al.*, 2022). Em conjunto, esses fatores evidenciam que a generalização em sistemas tropicais deve ser tratada como uma hipótese a ser testada, e não como uma inferência automática.

5.2 Escala, Contexto, Domínio de Validade e Extrapolações

A validade de uma extrapolação depende do alinhamento entre a escala experimental e a escala de aplicação. Processos observados em condições controladas (e.g. respostas foliares à seca) nem sempre se

reproduzem integralmente em campo, onde interações bióticas e variabilidade ambiental modulam o desempenho vegetal (Zakharova *et al.*, 2019). Além disso, a escassez de dados funcionais para espécies tropicais nativas torna necessário alguns cuidados para a robustez de modelos preditivos (Visscher *et al.*, 2022).

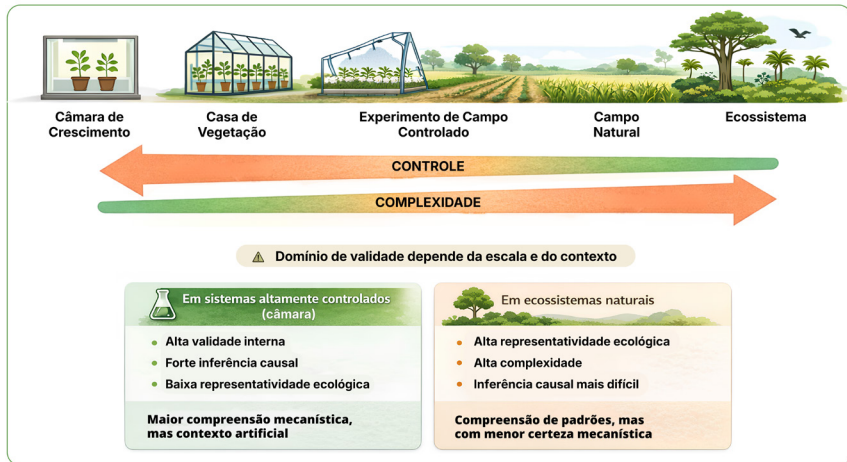
Nesse contexto, extrapolações devem sempre considerar explicitamente:

- A escala espacial e temporal dos dados originais;
- A representatividade genética e funcional do sistema modelo;
- A complexidade biótica e edáfica do ambiente-alvo;
- O grau de incerteza associado às projeções.

Para fortalecer inferências em sistemas tropicais, recomenda-se: integrar experimentação controlada com validação em campo aberto; incorporar explicitamente variação intraespecífica em modelos preditivos (Westerband *et al.*, 2021); expandir bancos de dados funcionais para espécies nativas tropicais (Visscher *et al.*, 2022); utilizar abordagens multiescalares, que conectam traços individuais a processos ecossistêmicos (Funk *et al.*, 2017; Boisseaux *et al.*, 2024).

A combinação dessas estratégias reduz o risco de simplificação excessiva e amplia a confiabilidade das previsões ecofisiológicas. A Figura 2 ilustra como o controle experimental e a complexidade ecológica variam ao longo de diferentes escalas, evidenciando que o domínio de validade das inferências depende do contexto do estudo. Essa relação se traduz em um gradiente: sistemas altamente controlados apresentam maior robustez causal, enquanto estudos em campo oferecem maior representatividade ecológica, associada a maior incerteza mecanística.

Figura 2. Escala experimental, complexidade ecológica e domínio de validade em estudos ecofisiológicos



Representação esquemática do gradiente entre sistemas altamente controlados (câmara de crescimento) e ecossistemas naturais, evidenciando a relação inversa entre controle experimental e complexidade ecológica. O domínio de validade das inferências depende da escala e do contexto do estudo. Em sistemas controlados, há maior validade interna e inferência causal robusta, porém menor representatividade ecológica; em ecossistemas naturais, há maior representatividade e complexidade, com inferência causal mais desafiadora. Fonte: os autores.

Fonte: Os autores

6. Síntese e Implicações: Espécies Modelo como Pontes entre Complexidade Tropical e Aplicação

A ecofisiologia tropical enfrenta um desafio central: compreender sistemas altamente diversos, heterogêneos e multiescalares sem reduzir excessivamente sua complexidade. Este capítulo evidenciou que o uso estratégico de espécies modelo constitui uma abordagem metodológica capaz de tornar essa complexidade passível de análise. Nesse contexto, esses sistemas experimentais permitem integrar controle metodológico e investigação de processos ecofisiológicos, enquanto a articulação entre experimentação controlada e validação em campo amplia a capacidade

de inferência e reduz ambiguidades na interpretação de respostas a variações ambientais.

Nos trópicos, a incorporação de variação intraespecífica em modelos ecofisiológicos tem demonstrado aprimorar previsões sob cenários climáticos variáveis (Yang *et al.*, 2020; Garzón *et al.*, 2019). Em espécies arbóreas tropicais, a integração entre dados genômicos e respostas fisiológicas tem orientado estratégias de restauração em contextos de aumento da aridez (Collins *et al.*, 2025; Grady; Axelsson, 2023). Essas abordagens evidenciam que a articulação entre plasticidade fenotípica e diferenciação genética é fundamental para compreender a capacidade adaptativa das espécies e evitar generalizações baseadas em valores médios. Dessa maneira, é possível conectar respostas individuais a padrões populacionais e ecossistêmicos (Yang *et al.*, 2020), fortalecendo a modelagem preditiva e amplificando a aplicabilidade do conhecimento em sistemas agrícolas e naturais. Entretanto, apesar dos benefícios da extrapolação, os sistemas modelo devem ser utilizados como ferramentas analíticas e não como representações completas da realidade. O reconhecimento explícito da escala, representatividade e domínio de validade é fundamental para a robustez das inferências.

A integração entre experimentação controlada e validação em campo favorece práticas de manejo que conciliam produtividade, estabilidade e conservação de recursos naturais. Essa abordagem multiescalar fortalece a modelagem preditiva, conecta experimentação controlada à validação em campo e amplia o diálogo entre pesquisa básica e aplicação prática. Do ponto de vista aplicado, a compreensão mecanística de como traços funcionais influenciam o desempenho vegetal auxilia na seleção de cultivares mais eficientes no uso de água e nutrientes (Aspinwall *et al.*, 2015; Martin *et al.*, 2017). Em sistemas tropicais, caracterizados por crescente frequência de eventos extremos, a incorporação da variabilidade intraespecífica contribui para reduzir riscos associados à escolha de materiais genéticos inadequados (Grady; Axelsson, 2023).

Da mesma forma, programas de restauração ecológica tropical dependem cada vez mais da seleção criteriosa de materiais genéticos capazes de manter desempenho sob condições climáticas futuras. A consideração explícita da variação intraespecífica tem sido apontada como

elemento-chave para aumentar a resiliência das populações reintroduzidas (Lanuza *et al.*, 2020; Peña *et al.*, 2025). Modelos que integram dados fisiológicos, distribuição espacial e diferenciação genética demonstram que ignorar a variabilidade funcional pode levar à superestimação de resiliência e subestimação de vulnerabilidades (Garzón *et al.*, 2011; Valladares *et al.*, 2014). Assim, a aplicação crítica de sistemas modelo contribui para decisões mais seguras em contextos de mudança climática.

Para ilustrar de forma aplicada como diferentes sistemas podem ser estruturados como espécies modelo em contextos tropicais, a Tabela 1 apresenta exemplos representativos de cultivos agrícolas e espécies nativas da Mata Atlântica, destacando processos ecofisiológicos investigados e potenciais aplicações.

Tabela 1. Espécies de origem cultivada e natural que funcionam como modelo na ecofisiologia tropical e suas aplicações nas Ciências Agrárias e na restauração da Mata Atlântica (continua)

Grupo: sistema modelo	Espécie	Eixo ecofisiológico principal	Aplicações	Referências-chave
Cultivos tropicais	Oryza sativa (arroz)	Uso da água e tolerância ao estresse abiótico	Melhoramento para ambientes climáticos variáveis	Lauteri <i>et al.</i> , 2014; Shintani <i>et al.</i> , 2024
	Zea mays (milho)	Eficiência fotossintética e plasticidade	Sustentabilidade e produtividade agrícola	Nivetha <i>et al.</i> , 2024; Layek <i>et al.</i> , 2018
	Coffea arabica (café)	Adaptação à sombra e variação altitudinal	Manejo de sombreamento e seleção de genótipos	Sebuliba <i>et al.</i> , 2021; Fitch <i>et al.</i> , 2022
	Manihot esculenta (mandioca)	Tolerância hídrica e eficiência nutricional	Segurança alimentar e resiliência produtiva	Wooding <i>et al.</i> , 2023; Nina <i>et al.</i> , 2021

Tabela 1. Espécies de origem cultivada e natural que funcionam como modelo na ecofisiologia tropical e suas aplicações nas Ciências Agrárias e na restauração da Mata Atlântica (conclusão)

Nativas da Mata Atlântica	<i>Euterpe edulis</i> (juçara)	Respostas à luz e nutrientes	Restauração ecológica	Lanuzza <i>et al.</i> , 2020
	<i>Cariniana legalis</i> (jequitibá-rosa)	Tolerância a déficit hídrico	Recuperação de áreas degradadas	Valladares <i>et al.</i> , 2014
	<i>Inga spp.</i> (ingá)	Fixação biológica de nitrogênio	Sombreamento de fertilidade do solo	Oliveira <i>et al.</i> , 2024
	<i>Myrsine coriacea</i> (capororoca)	Plasticidade fenotípica	Restauração e previsão de respostas climáticas	Pereira <i>et al.</i> , 2022; Moreira <i>et al.</i> , 2024
*A seleção priorizou espécies com ampla relevância agrônômica ou ecológica nos trópicos, representando diferentes estratégias funcionais e níveis de controle experimental.				

Fonte: os autores.

A distribuição das espécies entre cultivos tropicais e nativas da Mata Atlântica ilustra a complementaridade entre controle experimental e representatividade ecológica. Essa dualidade sustenta a ecofisiologia tropical como campo integrador entre mecanicismo e aplicação. Em síntese, quando empregados de forma crítica, sistemas modelo funcionam como pontes entre a complexidade ecológica dos trópicos e a necessidade de aplicação nas ciências agrárias. Esses sistemas não reduzem a diversidade funcional, mas permitem compreendê-la de maneira estruturada, integrativa e prospectiva. Diante de um cenário de intensificação agrícola e mudanças climáticas, a articulação entre controle experimental, variação intraespecífica e integração multiescalar emerge como um caminho promissor para fortalecer a ecofisiologia vegetal tropical e sua contribuição para a produção sustentável e a conservação de ecossistemas.

Referências

- ARNOUX, S.; FRAÏSSE, C.; SAUVAGE, C. Genomic inference of complex domestication histories in three Solanaceae species. **Journal of Evolutionary Biology**, Oxford, v. 34, n. 2, p. 270–283, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1111/jeb.13723>. Acesso em: 14 jan. 2026.
- ASPINWALL, M. J.; LOIK, M. E.; RESCO DE DIOS, V.; TJOELKER, M. G.; PAYTON, P. R.; TISSUE, D. T. Utilizing intraspecific variation in phenotypic plasticity to bolster agricultural and forest productivity under climate change. **Plant, Cell & Environment**, Oxford, v. 38, n. 9, p. 1752–1764, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1111/pce.12424>. Acesso em: 27 fev. 2026.
- AZIZ, A. M.; MASMOUDI, K. Insights into the Transcriptomics of Crop Wild Relatives to Unravel the Salinity Stress Adaptive Mechanisms. **International Journal of Molecular Sciences**, [S. l.], v. 24, n. 12, 2023. DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms24129813>. Acesso em: 03 mar. 2026.
- BARDOU, R.; PULLEN, J.; CAVANAUGH, K. C.; PARKER, J. D. Effects of cold water and aridity on Baja California mangrove survival and ecophysiological traits. **Journal of Ecology**, London, v. 112, n. 5, p. 985–997, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.14264>. Acesso em: 21 jan. 2026.
- BOEGER, M. R. T.; BIU, C. C.; GOLDENBERG, R. Arquitetura foliar comparativa de *Miconia sellowiana* (DC.) Naudin (Melastomataceae) em diferentes fitofisionomias no Estado do Paraná, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, [S. l.], v. 23, n. 3, p. 657–665, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0102-33062009000300005>. Acesso em: 12 mar. 2026.
- BOISSEAU, M.; NEMETSCHKE, D.; BARALOTO, C.; BURBAN, B.; CASADO-GARCÍA, Á.; CAZAL, J.; CLÉMENT, J.; DERROIRE, G.; FORTUNEL, C.; GORET, J.; HERAS, J.; JAOUEN, G.; MARÉCHAUX, I.; SCOFFONI, C.; VIEILLEDENT, G.; VLEMINCKX, J.; COSTE, S.; SCHIMANN, H.; STAHL, C. Shifting trait coordination along a soil-moisture–nutrient gradient in tropical forests. **Functional Ecology**, London, v. 39, n. 1, p. 21–37, 2025. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14679>. Acesso em: 18 fev. 2026.
- BREARLEY, F. Q. Ectomycorrhizal Associations of the Dipterocarpaceae. **Biotropica**, Washington, v. 44, n. 5, p. 637–648, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2012.00862.x>. Acesso em: 08 mar. 2026.
- CALDARARU, S.; ROLO, V.; STOCKER, B.; GIMENO, T.; NAIR, R. Ideas and perspectives: Beyond model evaluation – combining experiments and models to advance terrestrial ecosystem science. **Biogeosciences**, [S. l.], v. 20, n. 17, p. 3637–3649, 2023. DOI: <https://doi.org/10.5194/bg-20-3637-2023>. Acesso em: 30 jan. 2026.

CASTRO, E. M.; PINTO, J. E. B. P.; ALVARENGA, A. A.; JÚNIOR, E. C. L.; BERTOLUCCI, S. K. V.; DA SILVA FILHO, J. L.; VIEIRA, C. V. Crescimento e anatomia foliar de plantas jovens de *Mikania glomerata* Sprengel (guaco) lançados em diferentes fotoperíodos. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 27, n. 6, p. 1293–1300, 2003. DOI: <https://doi.org/10.1590/S1413-70542003000600013>. Acesso em: 24 fev. 2026.

CESARINO, I.; IOIO, R.; KIRSCHNER, G.; OGDEN, M.; PICARD, K.; RAST-SOMSSICH, M.; SOMSSICH, M. Plant Science's Next Top Models. *Annals of Botany*, Oxford, v. 126, n. 1, p. 1–23, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcaa063>. Acesso em: 05 fev. 2026.

CHEN, Y. H.; SHAPIRO, L. R.; BENREY, B.; CIBRIÁN-JARAMILLO, A. Back to the origin: in situ studies are needed to understand selection during crop diversification. **Frontiers in Ecology and Evolution**, Lausanne, v. 5, p. 125, 2017. DOI: <https://doi.org/10.3389/fevo.2017.00125>. Acesso em: 16 mar. 2026.

COLLINS, S.; GRADY, K.; LORENZANA, G.; BAESEN, K.; FIGUEROA-CORONA, L.; AXELSSON, E.; DIXIT, A.; DE LA TORRE, A. Genomic and physiological basis of structural and foliar trait variation in tropical species *Pterocarpus officinalis*: implications for restoration in future drier climates. **Evolutionary Applications**, Hoboken, v. 18, n. 5, 2025. DOI: <https://doi.org/10.1111/eva.70102>. Acesso em: 09 jan. 2026.

COKER, J.; ZHALNINA, K.; MAROTZ, C.; THIRUPPATHY, D.; TJUANTA, M.; D'ELIA, G.; HALIU, R.; MAHOSKY, T.; ROWAN, M.; NORTHERN, T. R.; ZENGLER, K. A Reproducible and Tunable Synthetic Soil Microbial Community Provides New Insights into Microbial Ecology. **mSystems**, Washington, v. 7, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1128/msystems.00951-22>. Acesso em: 19 mar. 2026.

CORNUT, I.; DELPIERRE, N.; LACLAU, J.-P.; GUILLEMOT, J.; NOUVELLON, Y.; CAMPOE, O.; STAPE, J. L.; SANTOS, V. F.; LE MAIRE, G. Potassium limitation of forest productivity – Part 1: a mechanistic model simulating the effects of potassium availability on canopy carbon and water fluxes in tropical eucalypt stands. **Biogeosciences**, Göttingen, v. 20, p. 3093–3117, 2023. DOI: <https://doi.org/10.5194/bg-20-3093-2023>. Acesso em: 18 jan. 2026.

CORTÉS, A. J.; LÓPEZ-HERNÁNDEZ, F.; BLAIR, M. W. Genome–environment associations, an innovative tool for studying heritable evolutionary adaptation in orphan crops and wild relatives. **Frontiers in Genetics**, Lausanne, v. 13, 2022. DOI: <https://doi.org/10.3389/fgene.2022.910386>. Acesso em: 27 fev. 2026.

DES ROCHES, S.; POST, D. M.; TURLEY, N. E.; BAILEY, J. K.; HENDRY, A. P.; KINNISON, M. T.; SCHWEITZER, J. A.; PALKOVACS, E. P. The ecological importance of intraspecific variation. **Nature Ecology & Evolution**, London, v. 2, p. 57–64, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0402-5>. Acesso em: 09 mar. 2026.

FAYLE, T.; TURNER, E.; BASSET, Y.; EWERS, R.; REYNOLDS, G.; NOVOTNÝ, V. Who-le-ecosystem experimental manipulations of tropical forests. **Trends in Ecology & Evolution**, Amsterdam, v. 30, n. 6, p. 334–346, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.03.010>. Acesso em: 22 jan. 2026.

FISCHER, R.; BOHN, F.; PAULA, M.; DISLICH, C.; GROENEVELD, J.; GUTIÉRREZ, Á.; KAZMIERCZAK, M.; KNAPP, N.; LEHMANN, S.; PAULICK, S.; PÜTZ, S.; RÖDIG, E.; TAU-BERT, F.; KÖHLER, P.; HUTH, A. Lessons learned from applying a forest gap model to understand ecosystem and carbon dynamics of complex tropical forests. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 326, p. 124–133, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.11.018>. Acesso em: 14 fev. 2026.

FUNK, J.; LARSON, J.; AMES, G.; BUTTERFIELD, B.; CAVENDER-BARES, J.; FIRN, J.; LAUGHLIN, D.; SUTTON-GRIER, A.; WILLIAMS, L.; WRIGHT, J. Revisiting the Holy Grail: using plant functional traits to understand ecological processes. **Biological Reviews**, Cambridge, v. 92, n. 2, p. 1156–1173, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1111/brv.12275>. Acesso em: 03 mar. 2026.

GARIBALDI, L. A.; AIZEN, M. A.; SÁEZ, A.; GLEISER, G.; STRELIN, M. M.; HARDER, L. D. The influences of progenitor filtering, domestication selection and the boundaries of nature on the domestication of grain crops. **Functional Ecology**, [S. l.], v. 35, n. 9, p. 1998–2011, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13819>. Acesso em: 11 fev. 2026.

GARZÓN, M.; ALÍA, R.; ROBSON, T.; ZAVALA, M. Intra-specific variability and plasticity influence potential tree species distributions under climate change. **Global Ecology and Biogeography**, [S. l.], v. 20, n. 5, p. 766–778, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00646.x>. Acesso em: 30 jan. 2026.

GARZÓN, M.; ROBSON, T.; HAMP, A. TraitSDMs: species distribution models that account for local adaptation and phenotypic plasticity. **New Phytologist**, [S. l.], v. 222, n. 4, p. 1757–1765, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.15716>. Acesso em: 07 mar. 2026.

GRADY, K. C.; AXELSSON, E. P. Using intraspecific molecular and phenotypic variation to promote multi-functionality of reforestation during climate change – A review of tropical forest case studies in South-east Asia. **CABI Reviews**, [S. l.], 2023. DOI: <https://doi.org/10.1079/cabireviews.2023.0033>. Acesso em: 25 fev. 2026.

HE, N.; LI, Y.; LIU, C.; XU, L.; LI, M.; ZHANG, J.; HE, J.; TANG, Z.; HAN, X.; YE, Q.; XIAO, C. *et al.* Plant trait networks: improved resolution of the dimensionality of adaptation. **Trends in Ecology & Evolution**, [S. l.], v. 35, n. 10, p. 908–918, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2020.06.003>. Acesso em: 16 jan. 2026.

HUANG, X.; KURATA, N.; WEI, X.; WANG, Z.; WANG, A.; ZHAO, Q.; ZHAO, Y.; LIU, K.; LU, H.; LI, W.; GUO, Y.; LU, Y.; ZHOU, C.; FAN, D.; WENG, Q.; ZHU, C.; HUANG, T. *et al.* A map of rice genome variation reveals the origin of cultivated rice. **Nature**, [S. l.], v. 490, p. 497–501, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature11532>. Acesso em: 05 fev. 2026.

JUNKER, A.; MURAYA, M. M.; WEIGELT-FISCHER, K.; ARANA-CEBALLOS, F.; KLUKAS, C.; MELCHINGER, A.; MEYER, R.; RIEWE, D.; ALTMANN, T. Optimizing experimental procedures for quantitative evaluation of crop plant performance in high throughput phenotyping systems. **Frontiers in Plant Science**, [S. l.], v. 5, 2015. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00770>. Acesso em: 12 mar. 2026.

KRISHNAN, S. G.; WATERS, D. L.; HENRY, R. J. Australian wild rice reveals pre-domestication origin of polymorphism deserts in rice genome. **PLOS ONE**, [S. l.], v. 9, n. 6, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0098843>. Acesso em: 24 jan. 2026.

KUPPLER, J.; ALBERT, C. H.; AMES, G. M.; ARMBRUSTER, W. S.; BOENISCH, G.; BOUCHER, F. C.; CAMPBELL, D. R.; CARNEIRO, L. T.; CHACÓN-MADRIGAL, E.; ENQUIST, B. J.; FONSECA, C. R. *et al.* Global gradients in intraspecific variation in vegetative and floral traits are partially associated with climate and species richness. **Global Ecology and Biogeography**, [S. l.], v. 29, p. 992–1007, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1111/geb.13077>. Acesso em: 19 fev. 2026.

LANUZA, O.; ESPELTA, J.; PEÑUELAS, J.; PEGUERO, G. Assessing intraspecific trait variability during seedling establishment to improve restoration of tropical dry forests. **Ecosphere**, [S. l.], v. 11, n. 2, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1002/ecs2.3052>. Acesso em: 08 jan. 2026.

LEITES, L.; GARZÓN, M. Forest tree species adaptation to climate across biomes: Building on the legacy of ecological genetics to anticipate responses to climate change. **Global Change Biology**, [S. l.], v. 29, n. 17, p. 4711–4730, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.16711>. Acesso em: 21 fev. 2026.

LEWANDROWSKI, W.; TUDOR, E. P.; ADJUK, H.; TOMLINSON, S.; STEVENS, J. C. Spatiotemporal variation in ecophysiological traits align with high resolution niche modelling in the short-range banded ironstone endemic *Aluta quadrata*. **Conservation Physiology**, [S. l.], v. 12, n. 1, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1093/conphys/coae030>. Acesso em: 15 mar. 2026.

LORANT, A.; ROSS-IBARRA, J.; TENAILLON, M. Genomics of Long- and Short-Term Adaptation in Maize and Teosintes. In: DUTHEIL, J. Y. (ed.). *Statistical Population Genomics*. New York: Humana Press, 2020. p. 247–270. (Methods in Molecular Biology). DOI: https://doi.org/10.1007/978-1-0716-0199-0_12. Acesso em: 30 jan. 2026.

LYRA, A. A.; CHOU, S. C.; SAMPAIO, G. O. Sensitivity of the Amazon biome to high resolution climate change projections. **Acta Amazonica**, [S. l.], v. 46, n. 2, p. 175–188, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1590/1809-4392201502225>. Acesso em: 12 fev. 2026.

MABRY, M. E.; TURNER-HISSONG, S. D.; GALLAGHER, E. Y.; MCALVAY, A. C.; AN, H.; EDGER, P. P.; MOORE, J. D.; PINK, D. A. C.; TEAKLE, G. R.; STEVENS, C. J.; BARKER, G.; LABATE, J.; FULLER, D. Q.; ALIBI, R. G.; BEISSINGER, T.; DECKER, J. E.; GORE, M. A.; PIRES, J. C. The Evolutionary History of Wild, Domesticated, and Feral *Brassica oleracea* (Brassicaceae). **Molecular Biology and Evolution**, [S. l.], v. 38, n. 10, p. 4419–4434, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1093/molbev/msab183>. Acesso em: 06 mar. 2026.

MADHUBHANI, S.; LAKMALI, M.; SURENDRA, A.; COMITA, L.; EDIRIWEERA, S. Intraspecific Leaf Trait Responses to Habitat Heterogeneity in a Tropical Rainforest. **Forests**, [S. l.], v. 16, n. 11, p. 1711, 2025. DOI: <https://doi.org/10.3390/f16111711>. Acesso em: 18 jan. 2026.

MARCONI, S.; WEINSTEIN, B. G.; LICHSTEIN, J. W.; BOHLMAN, S. A.; SINGH, A.; WHITE, E. P. Disentangling the roles of inter and intraspecific variation on leaf trait distributions across the eastern United States. **bioRxiv**, [S. l.], p. 438064, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1101/2021.04.01.438064>. Acesso em: 27 fev. 2026.

MARÉCHAUX, I.; CHAVE, J. An individual-based forest model to jointly simulate carbon and tree diversity in Amazonia: description and applications. **Ecological Monographs**, [S. l.], v. 87, p. 632–664, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1002/ecm.1271>. Acesso em: 03 mar. 2026.

MARERI, L.; PARROTTA, L.; CAI, G. Environmental stress and plants. **International Journal of Molecular Sciences**, [S. l.], v. 23, 2022. DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms23105416>. Acesso em: 25 jan. 2026.

MARTIN, A.; RAPIDEL, B.; ROUPSARD, O.; VAN DEN MEERSCHKE, K.; FILHO, E.; BARRIOS, M.; ISAAC, M. Intraspecific trait variation across multiple scales: the leaf economics spectrum in coffee. **Functional Ecology**, [S. l.], v. 31, n. 3, p. 604–612, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12790>. Acesso em: 11 mar. 2026.

MATESANZ, S.; RAMÍREZ-VALIENTE, J. A review and meta-analysis of intraspecific differences in phenotypic plasticity: Implications to forecast plant responses to climate change. **Global Ecology and Biogeography**, [S. l.], v. 28, n. 11, p. 1682–1694, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1111/geb.12972>. Acesso em: 14 fev. 2026.

MESSIER, J.; LECHOWICZ, M. J.; MCGILL, B. J.; VIOLLE, C.; ENQUIST, B. J. Inter-specific integration of trait dimensions at local scales: the plant phenotype as an integrated network. **Journal of Ecology**, [S. l.], v. 105, p. 1775–1790, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12755>. Acesso em: 29 jan. 2026.

MILLER, R. E.; KHOURY, C. K. The Gene Pool Concept Applied to Crop Wild Relatives: An Evolutionary Perspective. In: GREENE, S.; WILLIAMS, K.; KHOURY, C.; KANTAR, M.; MAREK, L. (ed.). **North American Crop Wild Relatives**. Cham: Springer, 2018. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-319-95101-0_6. Acesso em: 07 fev. 2026.

MORAN, E.; HARTIG, F.; BELL, D. Intraspecific trait variation across scales: implications for understanding global change responses. **Global Change Biology**, [S. l.], v. 22, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.13000>. Acesso em: 20 mar. 2026.

MOREIRA, L. R.; ERVILHA, J. D. C.; VIDIGAL, J. G.; MIRANDA, G. V. Características morfológicas do sorgo sacarino BRS 501 em déficit hídrico. **Revista Vértices**, [S. l.], v. 18, n. 3, p. 135–145, 2016. DOI: 10.19180/1809-2667.v18n32016p135-145. Acesso em: 14 jan. 2026.

MOREIRA, V. F.; GASPARINI, V. D.; BARRETO, I. O.; PEREIRA, J. P.; CARRIJO, T. T.; GARBIN, M. L.; HOLLUNDER, R. K.; CAVATTE, P. C. Changes in size and chemical composition of fruits and seeds along an elevational gradient in the tropical tree *Myrsine coriacea*. **Plant Ecology**, [S. l.], v. 225, p. 1183–1193, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11258-024-01463-0>. Acesso em: 28 fev. 2026.

NORBERG, J.; MOOR, H. Amplitude and timescale of metacommunity trait-lag response to climate change. **bioRxiv**, [S. l.], p. 850289, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1101/850289>. Acesso em: 07 mar. 2026.

NOVAK, V.; ANDEER, P. F.; KING, E.; CALABRIA, J.; FITZPATRICK, C.; KELM, J. M.; WIPPEL, K.; KOSINA, S. M.; BOWEN, B. P.; DAUM, C.; ZANE, M. *et al.* Breaking the reproducibility barrier with standardized protocols for plant–microbiome research. **PLOS Biology**, [S. l.], v. 23, n. 9, e3003358, 2025. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3003358>. Acesso em: 03 fev. 2026.

NOVAK, V.; ANDEER, P. F.; KING, E.; CALABRIA, J.; FITZPATRICK, C.; KELM, J. M.; WIPPEL, K.; KOSINA, S. M.; DAUM, C.; ZANE, M.; YADAV, A. *et al.* Multi-laboratory Study Establishes Reproducible Methods for Plant–Microbiome Research in Fabricated Ecosystems. **bioRxiv**, [S. l.], 2024. DOI: <https://doi.org/10.1101/2024.10.02.615924>. Acesso em: 19 jan. 2026.

PEÑA, D.; VILLENA, P.; CURILLO, D.; JIMÉNEZ, C.; ORDOÑEZ, E.; JADÁN, O. Intraspecific morphological variation and environmental drivers in *Macleania rupestris*: a model-based population classification. **Frontiers in Plant Science**, [S. l.], v. 16, 2025. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2025.1645659>. Acesso em: 12 mar. 2026.

PENFIELD, S.; KING, J. Towards a systems biology approach to understanding seed dormancy and germination. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, London, v. 276, n. 1673, p. 3561–3569, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0592>. Acesso em: 25 fev. 2026.

PEREIRA, J. P.; GARBIN, M. L.; CARRIJO, T. T.; BOURGUIGNON, T. P.; CAVATTE, P. C. Lack of coordination between stomatal and vein traits provides functional benefits to the dioecious tropical tree *Myrsine coriacea*. **Physiologia Plantarum**, v. 174, n. 3, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1111/ppl.13719>. Acesso em: 09 jan. 2026.

PRATAP, A.; SOMTA, P.; SMÝKAL, P.; GUPTA, S. Editorial: genetics of domestication and diversification towards evolution of crop plants. **Frontiers in Genetics**, [S. l.], v. 14, 2023. DOI: <https://doi.org/10.3389/fgene.2023.1175931>. Acesso em: 22 mar. 2026.

REICH, P. B. The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. **Journal of Ecology**, London, v. 102, n. 2, p. 275–301, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.1221>. Acesso em: 31 jan. 2026.

REZENDE, L. F.; ARENQUE-MUSA, B. C.; MOURA, M. S. B.; AIDAR, S. T.; RANDOW, C. V.; MENEZES, R. S. C.; OMETO, J. P. B. H. Calibration of the maximum carboxylation velocity (V_{cmax}) using data mining techniques and ecophysiological data from the Brazilian semiarid region, for use in Dynamic Global Vegetation Models. **Brazilian Journal of Biology**, [S. l.], v. 76, n. 2, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1590/1519-6984.14414>. Acesso em: 17 fev. 2026.

RIDDELL, E.; BURGER, I.; TYNER-SWANSON, T.; BIGGERSTAFF, J.; MUÑOZ, M.; LEVY, O.; PORTER, C. Parameterizing mechanistic niche models in biophysical ecology: a review of empirical approaches. **The Journal of Experimental Biology**, [S. l.], v. 226, n. 22, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1242/jeb.245543>. Acesso em: 05 mar. 2026.

ROY, J.; RINEAU, F.; DE BOECK, H.; NIJS, I.; PÜTZ, T.; ABIVEN, S.; ARNONE, J.; BARTON, C.; BEENAERTS, N.; BRÜGGEMANN, N. *et al.* Ecotrons: Powerful and versatile ecosystem analysers for ecology, agronomy and environmental science. **Global Change Biology**, [S. l.], v. 27, n. 7, p. 1387–1407, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.15471>. Acesso em: 26 jan. 2026.

SIEFERT, A.; VIOLLE, C.; CHALMANDRIER, L.; ALBERT, C. H.; TAUDIERE, A.; FAJARDO, A.; AARSSSEN, L. W.; BARALOTO, C.; CARLUCCI, M. B.; CIANCIARUSO, M. V. *et al.* A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. **Ecology Letters**, [S. l.], v. 18, p. 1406–1419, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1111/ele.12508>. Acesso em: 11 fev. 2026.

SHIRASAWA, K.; KOSUGI, S.; SASAKI, K.; GHELFI, A.; OKAZAKI, K.; TOYODA, A.; HIRAKAWA, H.; ISOBE, S. Genome features of common vetch (*Vicia sativa*) in natural habitats. **Plant Direct**, [S. l.], v. 5, e352, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1002/pld3.352>. Acesso em: 20 mar. 2026.

SZAKIEL, A.; PAČZKOWSKI, C.; HENRY, M. Influence of environmental abiotic factors on the content of saponins in plants. **Phytochemistry Reviews**, [S. l.], v. 9, p. 471–491, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11101-010-9177-x>. Acesso em: 08 jan. 2026.

VALLADARES, F.; MATESANZ, S.; GUILHAUMON, F.; ARAÚJO, M. B.; BALAGUER, L.; BENITO-GARZÓN, M.; CORNWELL, W.; GIANOLI, E.; VAN KLEUNEN, M.; NAYA, D. *et al.* The effects of phenotypic plasticity and local adaptation on forecasts of species range shifts under climate change. **Ecology Letters**, [S. l.], v. 17, n. 11, p. 1351–1364, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1111/ele.12348>. Acesso em: 27 fev. 2026.

VASSEUR, F.; WESTGEEST, A. J.; VILE, D.; VIOLLE, C. Solving the grand challenge of phenotypic integration: allometry across scales. **Genetica**, [S. l.], v. 150, p. 161–169, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10709-022-00158-6>. Acesso em: 15 mar. 2026.

VELÁZQUEZ-LÓPEZ, R.; WEGIER, A.; ALAVEZ, V.; PÉREZ-LÓPEZ, J.; VÁZQUEZ-BARRIOS, V.; ARROYO-LAMBAER, D.; PONCE-MENDOZA, A.; KUNIN, W. E. The mating system of the wild-to-domesticated complex of *Gossypium hirsutum* L. is mixed. **Frontiers in Plant Science**, [S. l.], v. 9, 2018. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00574>. Acesso em: 04 fev. 2026.

VISSCHER, A.; VANDELOOK, F.; FERNÁNDEZ-PASCUAL, E.; PÉREZ-MARTÍNEZ, L.; ULIAN, T.; DIAZGRANADOS, M.; MATTANA, E. Low availability of functional seed trait data from the tropics could negatively affect global macroecological studies, predictive models and plant conservation. **Annals of Botany**, [S. l.], v. 130, n. 6, p. 773–784, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcac130>. Acesso em: 21 jan. 2026.

WARSCHEFSKY, E.; PENMETSA, R. M.; COOK, D. R.; VON WETTBERG, E. J. B. Back to the wilds: tapping evolutionary adaptations for resilient crops through systematic hybridization with crop wild relatives. **American Journal of Botany**, [S. l.], v. 101, n. 10, p. 1791–1800, 2014. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.1400116>. Acesso em: 18 mar. 2026.

WESTERBAND, A. C.; FUNK, J. L.; BARTON, K. E. Intraspecific trait variation in plants: a renewed focus on its role in ecological processes. **Annals of Botany**, [S. l.], v. 127, n. 4, p. 397–410, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcab011>. Acesso em: 12 fev. 2026.

YANG, J.; SONG, X.; CAO, M.; DENG, X.; ZHANG, W.; YANG, X.; SWENSON, N. On the modeling of tropical tree growth: the importance of intra-specific trait variation, non-linear functions and phenotypic integration. **Annals of Botany**, [S. l.], v. 127, n. 4, p. 533–542, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcaa085>. Acesso em: 30 jan. 2026.

YANG, J.; SONG, X.; ZAMBRANO, J.; CHEN, Y.; CAO, M.; DENG, X.; ZHANG, W.; YANG, X.; ZHANG, G.; TANG, Y.; SWENSON, N. Intraspecific variation in tree growth responses to neighbourhood composition and seasonal drought in a tropical forest. **Journal of Ecology**, [S. l.], v. 109, n. 1, p. 26–37, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13439>. Acesso em: 06 mar. 2026.

ZAFFARONI, M.; CUNNIFFE, N. J.; BEVACQUA, D. An ecophysiological model of plant–pest interactions: the role of nutrient and water availability. **Journal of the Royal Society Interface**, [S. l.], v. 17, n. 172, art. 20200356, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1098/rsif.2020.0356>. Acesso em: 24 fev. 2026.

ZAKHAROVA, L.; MEYER, K.; SEIFAN, M. Trait-based modelling in ecology: a review of two decades of research. **Ecological Modelling**, [S. l.], v. 407, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.05.008>. Acesso em: 11 mar. 2026.

ZUNINO, L.; CUBRY, P.; SARAH, G.; MOURNET, P.; BAKKALI, A. E.; AQBOUCH, L.; SIDIBÉ-BOCS, S.; COSTES, E.; KHADARI, B. Genomic evidence of genuine wild versus admixed olive populations evolving in the same natural environments in western Mediterranean Basin. **PLOS ONE**, [S. l.], v. 19, n. 1, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0295043>. Acesso em: 02 fev. 2026.

CAPÍTULO XI.

Ecofisiologia de árvores em montanhas tropicais: limites entre persistência, migração e extinção

Solene Gomes Silva¹

Bárbara de Oliveira Ramaldes²

Maria Eduarda Capacia Leandro³

Peter Ferraz Caon⁴

Letícia Lima Muniz Maia⁵

Maria Cecília Zorzanelli⁶

João Pedro Zanardo de Andrade⁷

Paulo Cezar Cavatte⁸

DOI: 10.52695/978-65-5456-195-2.11

1 ID: <https://orcid.org/0009-0008-3197-4576>

2 ID: <https://orcid.org/0000-0003-0333-093X>

3 ID: <https://orcid.org/0009-0005-3263-1127>

4 ID: <https://orcid.org/0009-0003-6152-2873>

5 ID: <https://orcid.org/0009-0000-8756-5853>

6 ID: <https://orcid.org/0009-0004-1010-9103>

7 ID: <https://orcid.org/0000-0003-3829-4625>

8 ID: <https://orcid.org/0000-0003-2963-7673>

1. Introdução

A distribuição das espécies vegetais resulta da interação entre processos ecológicos e restrições ambientais, que condicionam o funcionamento, o desempenho e a sobrevivência das plantas. Fatores bióticos e abióticos definem limites de dispersão e estruturam nichos ecológicos ao longo de gradientes ambientais (Pshegusov *et al.*, 2021; Thuiller, 2024). A compreensão integrada desses fatores é essencial para elucidar os mecanismos ecofisiológicos e demográficos que sustentam a resistência, a plasticidade e a adaptação sob condições adversas (Bergamin *et al.*, 2024; Bartholomew *et al.*, 2026). Nesse contexto, gradientes ambientais constituem abordagens ideais para investigar tais processos, ao organizarem variações ambientais de forma contínua no espaço.

Gradientes de elevação concentram múltiplos fatores climáticos e edáficos em curtas distâncias, atuando como sistemas naturais para o estudo de respostas ecológicas e evolutivas. Ao longo da elevação, variações em temperatura, água, radiação e nutrientes impõem restrições ao funcionamento das plantas (Liu; Zheng; Qi, 2020). Em baixas elevações, há maior demanda evaporativa e competição por luz, enquanto em maiores elevações a fotossíntese é limitada por baixas temperaturas e menor disponibilidade de nutrientes (Körner, 2007; Liu *et al.*, 2020). Esses filtros moldam a biodiversidade tropical, e diferenças climáticas associadas à elevação podem atuar como barreiras ao fluxo gênico, influenciando a distribuição das espécies (Moura; Villalobos; Nunes *et al.*, 2016). Assim, gradientes de elevação conectam mecanismos ecológicos locais a padrões amplos de diversidade e evolução.

Em florestas tropicais, a manutenção da biodiversidade está intimamente associada à variação funcional intra- e interespecífica, que gera populações com diferentes sensibilidades e amplitudes de resposta às condições ambientais (Bresson *et al.*, 2011; Poorter *et al.*, 2021). A variação fenotípica, mediada por plasticidade ou adaptação local, define a margem de tolerância fisiológica das espécies e sua capacidade de ajuste frente às flutuações ambientais (Kreyling *et al.*, 2018; Hulshof; Powers, 2019). Nesse contexto, gradientes de elevação podem ser interpretados como

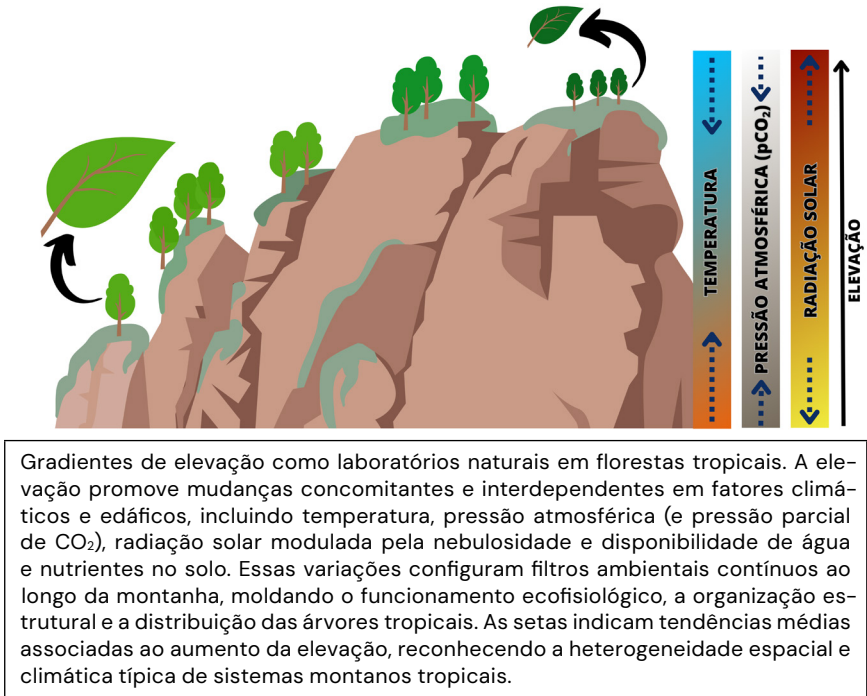
análogos espaciais de mudanças climáticas, permitindo inferir respostas das plantas ao aquecimento a partir de variações térmicas observadas ao longo da elevação (Read *et al.*, 2014). No entanto, a velocidade das mudanças climáticas pode exceder a capacidade de dispersão e de ajuste fisiológico das espécies, aumentando a vulnerabilidade das populações montanas ao isolamento térmico e à extinção local (Li; Bao, 2014; Dougherty *et al.*, 2015; Wang *et al.*, 2014; Saupe *et al.*, 2019).

Este capítulo integra evidências ecofisiológicas sobre gradientes de elevação em florestas tropicais, com foco em espécies arbóreas, analisando como as variações ambientais associadas à elevação afetam o funcionamento fisiológico, a estrutura e os limites de desempenho das plantas. Diante disso, discutem-se os papéis da plasticidade fenotípica, da adaptação local e da diferenciação populacional na manutenção do desempenho ao longo da elevação, buscando elucidar os mecanismos que determinam a persistência, migração ou extinção, bem como os padrões de vulnerabilidade e resiliência das florestas tropicais montanas frente ao aquecimento global.

2. Gradientes de elevação em florestas tropicais

As florestas tropicais apresentam elevada biodiversidade e são moldadas por fatores abióticos, cuja influência varia conforme a escala espacial e temporal, afetando a estrutura, a composição e o funcionamento das comunidades vegetais consideradas (Pan *et al.*, 2013; Fine *et al.*, 2015). Em gradientes de elevação, o aumento da altitude está associado à diminuição da temperatura média e a variações na precipitação, na umidade do solo, na radiação solar e na intensidade dos ventos, resultando em gradientes ambientais complexos e interdependentes (Fig. 1; Naud *et al.*, 2019; Måsviken *et al.*, 2020).

Figura 1. Gradientes de elevação como laboratórios naturais em florestas tropicais



Gradientes de elevação como laboratórios naturais em florestas tropicais. A elevação promove mudanças concomitantes e interdependentes em fatores climáticos e edáficos, incluindo temperatura, pressão atmosférica (e pressão parcial de CO_2), radiação solar modulada pela nebulosidade e disponibilidade de água e nutrientes no solo. Essas variações configuram filtros ambientais contínuos ao longo da montanha, moldando o funcionamento ecofisiológico, a organização estrutural e a distribuição das árvores tropicais. As setas indicam tendências médias associadas ao aumento da elevação, reconhecendo a heterogeneidade espacial e climática típica de sistemas montanos tropicais.

Fonte: os autores.

Essas variações influenciam diretamente o funcionamento das plantas, determinando a distribuição das espécies ao longo do gradiente de elevação, influenciando não apenas o funcionamento ecofisiológico, mas também estratégias adaptativas reprodutivas, como evidenciado por variações em tamanho e composição de frutos e sementes ao longo do gradiente (Moreira *et al.*, 2024). As mudanças climáticas globais tendem a intensificar esses filtros, aumentando o risco de declínio populacional e extinção, especialmente em espécies de distribuição restrita ou com baixa capacidade de ajuste ambiental (Staal *et al.*, 2020; Mata-Guel *et al.*, 2023).

Embora o aumento da elevação esteja associado à redução da temperatura média, esses gradientes permitem inferir respostas ao aquecimento ao expor as plantas a combinações contrastantes de condições ambientais

(Körner, 2007; Slot *et al.*, 2024). Assim, funcionam como sistemas naturais que revelam estratégias de resposta sob variação climática, sendo úteis em sistemas tropicais, onde múltiplos fatores variam simultaneamente.

Paralelamente, as características do solo variam ao longo do gradiente de elevação, incluindo matéria orgânica, nitrogênio, fósforo, textura, pH, umidade e porosidade (Stokes *et al.*, 2021; Wang *et al.*, 2025). Além disso, o uso humano e regimes de perturbação também variam com a elevação, influenciando a estruturação das comunidades vegetais (Ahmad *et al.*, 2020; Wang *et al.*, 2024).

Gradientes de elevação tropicais e temperados diferem na intensidade climática, sazonalidade e filtros ambientais. Nos trópicos, a temperatura reduz com a elevação sob baixa sazonalidade, com a disponibilidade hídrica atuando como filtro adicional (Hernández-Calderón *et al.*, 2014; Ding *et al.*, 2019). Em regiões temperadas, há maior sazonalidade, neve e umidade, favorecendo a tolerância ao frio (Pescador *et al.*, 2015). Isso resulta em alta rotatividade de espécies nos trópicos (Nunes *et al.*, 2016; Otis *et al.*, 2024) e mudanças mais graduais em regiões temperadas (Pescador *et al.*, 2015; Shen *et al.*, 2024).

Florestas montanas tropicais, embora ocupem pequena área, concentram alta riqueza e endemismo, com distribuições restritas (Rahbek *et al.*, 2019; Mata-Guel *et al.*, 2023). Na Mata Atlântica, configura-se um “*hotspot* dentro do *hotspot*”, com forte variação fitossociológica ao longo da elevação e espécies restritas a faixas estreitas (Sanjeewani *et al.*, 2024). Essa especialização aumenta a sensibilidade às mudanças climáticas, que já promovem deslocamentos montanos, reorganização de comunidades e alterações funcionais, afetando a persistência das espécies e o funcionamento dos ecossistemas (Martin; Bellingham, 2016; Ortega *et al.*, 2024).

3. Fundamentos ecofisiológicos das respostas arbóreas tropicais em gradiente de elevação

3.1 Trocas gasosas e balanço de carbono

A elevação modula o funcionamento ecofisiológico de árvores tropicais ao reorganizar fatores ambientais. Diferente de sistemas temperados, onde a limitação térmica predomina, em florestas tropicais a resposta à elevação resulta da interação entre clima, DPV e disponibilidade de água e nutrientes no solo (Mujawamariya *et al.*, 2018; Slot *et al.*, 2024). As trocas gasosas e o balanço de carbono refletem um ajuste integrado entre assimilação, respiração e controle estomático, geralmente associado a estratégias mais conservadoras em maiores elevações (Slot *et al.*, 2024).

Em árvores montanas, a assimilação de carbono sob luz saturante (Asat) tende a diminuir com a elevação, com reduções médias de cerca de $1,3 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ por km (Mujawamariya *et al.*, 2018). Esse padrão decorre de temperaturas mais baixas, menor área foliar do dossel e limitações nutricionais, especialmente de fósforo, mesmo com maior massa por área foliar (Wittich *et al.*, 2012; Mujawamariya *et al.*, 2018). Nesse caso, a redução do ganho de carbono reflete limitações bioquímicas, estruturais e nutricionais integradas.

A elevação também impõe ajustes metabólicos profundos associados à respiração foliar. Em espécies tropicais montanas, a respiração no escuro (R_d) apresenta forte aclimação térmica, com menores taxas quando comparada a folhas de baixas elevações avaliadas na mesma temperatura, indicando ajustes metabólicos que contribuem para a preservação do balanço de carbono sob clima mais frio (Dusenge *et al.*, 2021; Wittemann *et al.*, 2022). Em contraste, a aclimação térmica da fotossíntese é limitada: a temperatura ótima da assimilação (T_{opt}) mostra pouca elevação sob aquecimento, enquanto V_{cmax} , J_{max} e a capacidade fotossintética tendem a diminuir, em parte associados à redução do nitrogênio foliar em elevação (Dusenge *et al.*, 2021; Wittemann *et al.*, 2022). Essa diferença na capacidade de aclimação térmica entre a respiração e a fotossíntese impõe um limite fisiológico ao ganho de carbono em árvores tropicais de maior elevação.

Esses limites metabólicos interagem diretamente com o controle difusivo de CO₂, de modo que o peso relativo das limitações estomáticas e não estomáticas à fotossíntese varia ao longo do gradiente de elevação tropical. Em baixas elevações, particularmente durante a estação seca, predominam limitações estomáticas: altas temperaturas e elevado DPV promovem reduções acentuadas da condutância estomática (g_s), resultando em quedas de assimilação líquida e transpiração (Mujawamariya *et al.*, 2018; Middleby *et al.*, 2024). Nesses ambientes, o efeito aparente da temperatura sobre a fotossíntese é, em grande parte, indireto, mediado pelo aumento do DPV e pelo fechamento estomático, e não por falhas bioquímicas do aparato fotossintético (Slot *et al.*, 2024).

Em médias e altas elevações, onde o ar é mais úmido e o DPV é menor, as limitações estomáticas tornam-se menos severas, e restrições não estomáticas ganham importância. Nessas condições, limitações associadas à capacidade bioquímica da fotossíntese, à disponibilidade de nutrientes e à estrutura foliar passam a controlar o ganho de carbono, especialmente sob nebulosidade frequente e menor irradiância (Wittich *et al.*, 2012). Evidências indicam que g_s e limitações não estomáticas são frequentemente coajustadas ao estado hídrico e osmótico da folha, maximizando a assimilação sob risco hidráulico controlado, em vez de atuarem de forma independente (Salmon *et al.*, 2020).

A interação entre CO₂ atmosférico e DPV em árvores tropicais impacta a eficiência de uso da água (EUA), refletindo respostas estomáticas e ajustes metabólicos e estruturais ao longo da elevação (Mujawamariya *et al.*, 2018; Slot *et al.*, 2024). Em baixas elevações secas, aumentos de CO₂ têm elevado a eficiência intrínseca do uso da água (EIUA), principalmente via redução de g_s , embora esse ganho nem sempre se traduza em maior crescimento, devido à limitação hídrica (Smith *et al.*, 2020; Middleby *et al.*, 2024). Em maiores elevações, onde o estresse hídrico atmosférico é menor, os ganhos em EUA são mais modestos, e o balanço de carbono depende mais da capacidade bioquímica e estrutural das folhas do que da difusão de CO₂ (Pu *et al.*, 2023).

Esses padrões de trocas gasosas e metabolismo estão associados a ajustes estruturais ao longo do gradiente de elevação (Mujawamariya *et al.*, 2018; Slot *et al.*, 2024). O aumento da MFA, a redução da condutância estomática potencial e a diminuição das concentrações de N e P configuram um conjunto funcional coerente com o *leaf economics spectrum*, limitando a capacidade fotossintética máxima, mas aumentando a longevidade foliar e a tolerância a ambientes frios e nublados (Wittich *et al.*, 2012; Hartmann; Trumbore, 2016; Mujawamariya *et al.*, 2018). Em conjunto, esses ajustes estruturais e metabólicos estabelecem limites ao desempenho fisiológico ao longo da elevação. Esses padrões estão sintetizados na Tabela 1.

Tabela 1. Tendências ecofisiológicas e estruturais de árvores tropicais ao longo de gradientes de elevação (continua)

Dimensão funcional	Baixa elevação (mais quente / maior DPV)	Alta elevação (mais fria / menor DPV)	Interpretação funcional	Referências-chave
Assimilação de carbono sob luz saturante (A_{sat})	Alta capacidade fotossintética	Limitada capacidade fotossintética	Limitação energética e nutricional em maior elevação	Körner, 2007; Wittich <i>et al.</i> , 2012; Mujawamariya <i>et al.</i> , 2018
Respiração no escuro (R_d)	Alta, pouco aclimatada	Reduzida, termicamente aclimatada	Preservação do balanço de carbono	Körner, 2007; Dusenge <i>et al.</i> , 2021; Wittemann <i>et al.</i> , 2022
Limitação dominante	Estomática (DPV elevado)	Não estomática (bioquímica/estrutural)	Transição de limitações estomáticas para não estomáticas	Körner, 2007; Mujawamariya <i>et al.</i> , 2018; Slot <i>et al.</i> , 2024
Eficiência no uso da água (EUA) e intrínseca (EIUA)	Alta via fechamento estomático	Modesta	Controlada crescente por estrutura e metabolismo	Smith <i>et al.</i> , 2020; Middleby <i>et al.</i> , 2024; Pu <i>et al.</i> , 2023

Tabela 1. Tendências ecofisiológicas e estruturais de árvores tropicais ao longo de gradientes de elevação (conclusão)

Massa foliar por área (MFA) / espessura foliar	Baixa a moderada	Elevada	Investimento estrutural associado à longevidade foliar e em resposta às condições ambientais	Bresson <i>et al.</i> , 2011; Wittich <i>et al.</i> , 2012; Mujawamariya <i>et al.</i> , 2018
N e P foliar	Maiores concentrações	Reduzidas	Restrição nutricional em elevação	Wittich <i>et al.</i> , 2012; Mujawamariya <i>et al.</i> , 2018
Índice de condutância estomática potencial (PCI)	Alta capacidade potencial	Capacidade reduzida	Limitação difusiva estrutural	Wittich <i>et al.</i> , 2012; Mujawamariya <i>et al.</i> , 2018
Condutividade hidráulica (k_s)	Alta, associada à estratégia oportunista	Menor, com maior segurança hidráulica	Priorização da estabilidade hidráulica em resposta às condições ambientais	Mujawamariya <i>et al.</i> , 2018; Slot <i>et al.</i> , 2024; Middleby <i>et al.</i> , 2024
Arquitetura do xilema	Vasos mais largos	Vasos mais estreitos e maior razão xilema:folha	Ajustes estruturais que aumentam a segurança hidráulica	Wittich <i>et al.</i> , 2012; Mujawamariya <i>et al.</i> , 2018
Estratégia funcional dominante	Oportunista	Conservadora	Ajuste ao balanço energia-água	Körner, 2007; Mujawamariya <i>et al.</i> , 2018; Slot <i>et al.</i> , 2024

Fonte: os autores.

Os padrões de resposta observados na Tabela 1 refletem a variação dos fatores ambientais ao longo da elevação, que limitam o desempenho das árvores. Um exemplo recente e abrangente dessa dinâmica é apresentado por Slot *et al.* (2024) em florestas tropicais montanas. Os autores demonstram que, embora a capacidade fotossintética máxima possa ser parcialmente mantida em maiores elevações, a assimilação real de carbono é frequen-

temente limitada pela menor pressão parcial de CO₂ e pelas baixas temperaturas noturnas, que alteram o balanço entre assimilação e respiração. Esse padrão reforça a interpretação de que árvores montanas adotam uma estratégia conservadora baseada em ajuste metabólico, priorizando a persistência funcional sob menor disponibilidade de recursos, em concordância com os padrões sintetizados nesta revisão.

3.2 Relações hídricas e hidráulica vegetal

Ao longo de gradientes de elevação tropicais, a hidráulica vegetal desempenha papel central na mediação entre o ambiente e o funcionamento fisiológico das árvores. Diferentemente de interpretações clássicas que associam limitações hidráulicas a falhas funcionais (e.g. por cavitação), evidências em florestas tropicais indicam que ajustes na condutividade hidráulica, na vulnerabilidade à cavitação e na integração com o controle estomático refletem estratégias ativas de regulação do balanço hídrico e do ganho de carbono, moldadas pelas condições climáticas locais (Mujawamariya *et al.*, 2018; Slot *et al.*, 2024). Em montanhas tropicais, variações no déficit de pressão de vapor (DPV), na disponibilidade de água no solo e na nebulosidade são frequentemente mais determinantes do que a temperatura isoladamente, como demonstrado em estudos recentes em florestas tropicais montanas (Slot *et al.*, 2024).

A condutividade hidráulica das árvores tropicais não responde à elevação uniformemente, mas é reorganizada em função da demanda evaporativa e da disponibilidade hídrica ao longo do gradiente (Mujawamariya *et al.*, 2018; Slot *et al.*, 2024). Em baixas elevações quentes e secas, onde o DPV elevado impõe forte restrição ao uso da água, árvores frequentemente operam com alta condutância estomática durante a estação chuvosa e reduções abruptas durante a estação seca, refletindo uma estratégia de exploração oportunista, seguida por controle conservador (Mujawamariya *et al.*, 2018; Middleby *et al.*, 2024). Nessas condições, a hidráulica sustenta altas taxas de transpiração quando a água está disponível, mas permite fechamento estomático rápido para evitar perdas excessivas.

Com o aumento da elevação, especialmente em florestas tropicais úmidas e nubladas, a demanda evaporativa diminui e a limitação hídrica torna-se menos severa. Nesses ambientes, árvores tendem a apresentar maior investimento estrutural por área foliar, como maior razão xilema do caule (ou ramo) e a área foliar, além de folhas mais espessas. Esse conjunto de traços pode reduzir a condutividade hidráulica máxima (k_s), mas aumentar a segurança hidráulica do sistema (Wittich *et al.*, 2012; Mujawariya *et al.*, 2018), priorizando a estabilidade hídrica sob condições de menor demanda evaporativa e de crescimento mais lento.

Embora estudos diretos de vulnerabilidade à cavitação ao longo de gradientes de elevação tropicais ainda sejam escassos, evidências sugerem que árvores de regiões montanas e úmidas operam com maiores margens de segurança hidráulica, associadas a vasos do xilema caulinar potencialmente mais estreitos, maior densidade de tecidos lenhosos e menor exposição a tensões hídricas extremas (Wittich *et al.*, 2012; Mujawariya *et al.*, 2018). Esse conjunto de traços reduz o risco de falha hidráulica, mesmo que limite a capacidade máxima de transporte de água.

A hidráulica vegetal está intimamente integrada ao controle estomático, formando um sistema coordenado que regula o balanço entre a assimilação de carbono e a conservação de água. Em maiores elevações, onde o DPV é menor e a disponibilidade hídrica atmosférica é maior, o controle estomático tende a ser menos restritivo, e a hidráulica atua principalmente como suporte estrutural para janelas curtas de alta condutância, dentro de um regime que prioriza a segurança hidráulica. Nessas condições, as limitações ao ganho de carbono emergem predominantemente de restrições metabólicas e estruturais, evidenciando que a hidráulica define os limites operacionais do sistema, enquanto o metabolismo regula a capacidade efetiva de assimilação (Slot *et al.*, 2024).

Esses ajustes hidráulicos ao longo de gradientes de elevação tropicais possuem um limiar crítico. Apesar de frequentemente refletirem estratégias funcionais de regulação, situações de estresse hídrico extremo podem levar à falha hidráulica. Sob condições de déficit hídrico prolongado e elevado DPV, a formação de embolismos no xilema pode comprometer a continuidade do fluxo de água, reduzindo drasticamente a condutividade

hidráulica e levando à mortalidade de tecidos ou do indivíduo. No entanto, em florestas montanas tropicais, a menor frequência de tensões hídricas extremas e o maior investimento em segurança hidráulica tendem a reduzir a ocorrência dessas falhas, reforçando que os padrões observados ao longo da elevação refletem predominantemente estratégias de ajuste, e não disfunções do sistema.

Em síntese, em árvores tropicais, a hidráulica vegetal, ao longo de gradientes de elevação, deve ser compreendida como uma estratégia funcional de ajuste. A condutividade hidráulica, a vulnerabilidade à cavitação e o controle estomático são reorganizados de forma integrada em resposta a variações de DPV, disponibilidade hídrica e nutrientes, sustentando diferentes estratégias de uso de água e carbono ao longo da montanha. Esses padrões reforçam que, em gradientes de elevação tropicais, processos hidráulicos explicam a variação funcional observada e estabelecem limites claros ao desempenho fisiológico e à persistência das árvores sob cenários de mudanças climáticas.

3.3 Traços anatômicos e estruturais

Ao longo de gradientes de elevação tropicais, os traços anatômicos e estruturais das árvores constituem a base morfofuncional que sustenta e explica os padrões ecofisiológicos descritos nos subtópicos anteriores, oferecendo a base estrutural para as variações nas trocas gasosas e nas relações hídricas. Em florestas tropicais, esses ajustes estruturais não devem ser interpretados como simples respostas passivas ao ambiente, mas como componentes ativos de estratégias funcionais associadas à adaptação e persistência ao longo do gradiente (Wittich *et al.*, 2012).

Entre os padrões mais consistentes ao longo da elevação, destacam-se o aumento da LMA com folhas mais espessas, maior investimento estrutural e redução das concentrações foliares de nitrogênio e fósforo, diretamente associados às mudanças nas trocas gasosas e no balanço de carbono. Em florestas tropicais úmidas, esses ajustes configuram um conjunto de traços que implica maior custo de construção foliar e menor capacidade fotossintética máxima, mas maior longevidade foliar e tolerância a ambientes frios,

nublados e com janelas curtas de crescimento (Wittich *et al.*, 2012; Mujawamariya *et al.*, 2018).

No sistema vascular, embora dados diretos ainda sejam escassos para gradientes tropicais, evidências disponíveis indicam que árvores de maior elevação tendem a apresentar maior razão entre a área de xilema caulinar ou a dos ramos em relação à área foliar, maior investimento em tecidos de suporte e vasos de menor diâmetro hidráulico (Wittich *et al.*, 2012; Mujawamariya *et al.*, 2018). Esse conjunto estrutural favorece a segurança hidráulica e a estabilidade do transporte de água, mesmo que à custa de menor eficiência máxima, reforçando que a anatomia do xilema em ambientes montanos tropicais sustenta os padrões de segurança hidráulica descritos no subtópico anterior.

As características estomáticas respondem à elevação com redução da capacidade difusiva máxima associada a ajustes na densidade e no tamanho dos estômatos (Wittich *et al.*, 2012; Pereira *et al.*, 2022). Esses padrões limitam a difusão de CO₂ em ambientes onde o ganho de carbono é controlado por restrições bioquímicas e estruturais. Em baixas elevações quentes e secas, folhas com menor LMA e maior capacidade estomática favorecem altas taxas de assimilação em períodos favoráveis, seguidas por redução funcional na estação seca, quando predominam limitações estomáticas (Mujawamariya *et al.*, 2018; Middleby *et al.*, 2024). Em médias e altas elevações, folhas mais espessas e menores concentrações de N e P impõem limites estruturais e metabólicos ao ganho de carbono, deslocando a limitação da fotossíntese de controles difusivos para restrições bioquímicas e estruturais (Wittich *et al.*, 2012; Mujawamariya *et al.*, 2018).

Em conjunto, os traços anatômicos e estruturais ao longo de gradientes de elevação tropicais integram um conjunto coerente de estratégias funcionais que condicionam o desempenho das árvores em ambientes contrastantes. O aumento da LMA e a reorganização das características estomáticas e da anatomia do xilema refletem ajustes funcionais que priorizam a segurança hidráulica, a estabilidade metabólica e a longevidade foliar em ambientes de maior elevação. Nesse contexto, a estrutura não apenas sustenta a função, mas define os limites operacionais do desempenho das

árvores, determinando sua capacidade de persistência frente às restrições ambientais e às mudanças climáticas.

4. Estratégias ecofisiológicas de árvores tropicais ao longo de gradientes de elevação

4.1 Plasticidade e adaptação como extremos de um contínuo

Os padrões ecofisiológicos e estruturais descritos anteriormente convergem para a definição de estratégias funcionais que determinam o desempenho das árvores ao longo do gradiente. A variação ambiental reorganiza o funcionamento das árvores, por meio da integração entre processos fisiológicos, estrutura anatômica e estratégias funcionais (Figura 2). Nesse contexto, as respostas das árvores não se limitam a ajustes fisiológicos imediatos, mas emergem como estratégias que variam entre respostas plásticas de curto prazo e adaptação local via diferenciação populacional (Hulshof; Powers, 2019; Slot *et al.*, 2024). Essa integração define os destinos possíveis das espécies frente às mudanças climáticas (Radersma *et al.*, 2020; Hofhansl *et al.*, 2021), incluindo persistência local, migração ao longo da elevação ou colapso populacional quando os limites de ajuste funcional são excedidos.

Figura 2. Estrutura integradora das respostas ecofisiológicas de árvores tropicais ao longo de gradientes de elevação



Estrutura integradora das respostas ecofisiológicas de árvores tropicais ao longo de gradientes de elevação. O modelo conceitual ilustra como os *drivers* abióticos (Ambiente) modulam os fluxos de carbono e água (Processos), cujas amplitudes operacionais são restringidas pela anatomia foliar e do xilema (Estrutura). A interação entre essas camadas sustenta as estratégias de sobrevivência (Plasticidade e Adaptação), que determinam a capacidade de persistência, migração ou a vulnerabilidade ao isolamento térmico frente às mudanças climáticas globais.

Fonte: Os autores

Evidências mostram que a direção da plasticidade frequentemente acompanha as diferenças entre populações adaptadas, indicando que ela pode facilitar trajetórias evolutivas ao expor variação fenotípica à seleção natural (Radersma *et al.*, 2020). Em espécies de ampla distribuição, a plasticidade favorece o estabelecimento inicial em novos ambientes, enquanto a adaptação local consolida o desempenho a longo prazo (Brancaion *et al.*, 2018; Tognetti *et al.*, 2019). Em florestas tropicais, espécies com maior amplitude de elevação tendem a apresentar maior plasticidade de traços funcionais do que espécies endêmicas, sugerindo maior capacidade de responder a mudanças ambientais rápidas (Hofhansl *et al.*, 2021).

Como a plasticidade não é ilimitada, experimentos de transplante recíproco e jardins comuns revelam que populações locais frequentemente apresentam desempenho superior em seu ambiente de origem, mesmo com elevada plasticidade fenotípica (Bresson *et al.*, 2011; Liepe *et al.*,

2022). Em árvores tropicais, estudos genômicos e funcionais demonstram que diferenças adaptativas podem emergir entre populações separadas por pequenas variações ambientais, superando efeitos da plasticidade e de influências maternas, com evidências de alta diversidade genética e fluxo gênico entre populações naturais (Brousseau *et al.*, 2020; Paschoa *et al.*, 2018). Embora a plasticidade sustente o desempenho imediato, a seleção natural atua ao longo do gradiente de elevação, levando à diferenciação populacional.

A adaptação local promove ajustes de longo prazo essenciais à persistência em gradientes de elevação, por meio da fixação de combinações genéticas associadas a pressões térmicas, hídricas e nutricionais, resultando em diferenciação populacional, especialização funcional e distribuição restrita (Brousseau *et al.*, 2020; Liepe *et al.*, 2022). Em contraste com a plasticidade, que permite respostas rápidas, a adaptação local consolida estratégias mais estáveis, porém menos flexíveis a variações rápidas, como evidenciado por diferenças fisiológicas e proteômicas entre populações em condições comuns (Paschoa *et al.*, 2024).

Como consequência, estratégias conservadoras, comuns em maiores elevações, priorizam estabilidade funcional e segurança hidráulica, enquanto estratégias oportunistas, típicas de baixas elevações, favorecem ganhos rápidos de carbono. A predominância dessas estratégias, associada à plasticidade e à adaptação local, determina a persistência, deslocamento ou vulnerabilidade das populações ao longo do gradiente (Körner, 2007; Mujawamariya *et al.*, 2018; Slot *et al.*, 2024).

5. Mudanças climáticas, migração elevacional e armadilhas adaptativas

5.1 Restrições ecológicas e limites das respostas ao aquecimento

A persistência, a migração ou o colapso de árvores tropicais sob mudanças climáticas não depende apenas da magnitude do aquecimento, mas também de restrições ecológicas e evolutivas que limitam essas respostas. Nesse contexto, o uso de gradientes de elevação como analogia

às mudanças climáticas apresenta limitações devido à variabilidade ambiental, à complexidade dos microclimas e às diferenças nas respostas de espécies e populações (Verheyen; Tüzün; Stoks, 2019; Daco; Colling; Matthies, 2021).

Estudos indicam que as espécies podem responder ao aquecimento climático de duas formas principais: permanecer onde estão ou mudar de local (Chevin *et al.*, 2010; Klausmeier *et al.*, 2020; Thurman *et al.*, 2020). Assim, a migração é uma resposta espacial, enquanto a persistência é uma resposta funcional ao estresse climático. O deslocamento espacial permite que as espécies acompanhem condições favoráveis, à medida que ocorre a reorganização geográfica (Chevin; Bridle, 2025), enquanto a permanência depende de limites fisiológicos, de plasticidade fenotípica e, em algumas situações, de adaptação rápida ligada ao resgate evolutivo (Klausmeier *et al.*, 2020).

Embora a migração ao longo da elevação e a adaptação local sejam geralmente apontadas como principais vias de resposta, evidências indicam que esses processos são frequentemente desacoplados e insuficientes para acompanhar a velocidade das mudanças climáticas, muitas vezes mais rápidas do que a capacidade de resposta biológica das espécies (Chevin *et al.*, 2010; Slot *et al.*, 2024). Evidências empíricas em florestas tropicais indicam que, embora a migração elevacional ocorra, geralmente se dá em taxas inferiores ao aquecimento observado, sendo impulsionada principalmente pela mortalidade de espécies de ambientes mais frios, e não pela rápida colonização de espécies de ambientes mais quentes (Freeman *et al.*, 2021; Feeley *et al.*, 2023).

Essas estratégias são integradas, mas nem sempre ocorrem de forma sincronizada. Estudos mostram que adaptação e dispersão podem ser desacopladas, de modo que espécies com maior capacidade adaptativa podem ocupar novos espaços mais rapidamente, dificultando a migração de outras espécies e aumentando seu risco de extinção (Thompson; Fronhofer, 2018; Polechová, 2025). Esse desacoplamento é intensificado por limitações na dispersão, como barreiras geográficas, fragmentação da paisagem, ecótonos e mudanças de solo, que restringem os deslocamentos mesmo sob

condições favoráveis (Hillyer *et al.*, 2010; Corlett; Westcott, 2013; Guo *et al.*, 2018). Como resultado, muitas espécies tornam-se incapazes de acompanhar as mudanças climáticas, seja por limitações de deslocamento ou por restrições ecofisiológicas.

Outro fator associado a mudanças rápidas é a ocorrência de armadilhas adaptativas, nas quais respostas antes vantajosas tornam-se desajustadas (Schlaepfer *et al.*, 2002). Pequenos aumentos de temperatura (1 a 2 °C) podem reduzir a sobrevivência de plântulas tropicais, especialmente nas bordas mais quentes da distribuição, indicando proximidade dos limites térmicos (Tito *et al.*, 2020; Feeley *et al.*, 2023). Nesses casos, sinais ambientais deixam de refletir condições ótimas, comprometendo a sobrevivência.

6. Conclusões e perspectivas

As evidências reunidas ao longo deste capítulo convergem para uma mensagem central: antecipar as respostas das florestas tropicais às mudanças climáticas exige uma abordagem ecofisiológica integrativa, baseada em gradientes ambientais, que conecte processos fisiológicos, estrutura funcional, plasticidade fenotípica e adaptação local. Esses gradientes permitem inferir respostas ao aquecimento, por revelar como diferentes combinações climáticas moldam o funcionamento das árvores em condições contrastantes.

Apesar dos avanços recentes, persistem lacunas críticas de conhecimento. Séries temporais longas (≥ 10 anos) ainda são escassas em florestas tropicais, e a produção científica apresenta viés geográfico, com predominância de estudos nos Neotrópicos e sub-representação de regiões como África e Sudeste Asiático, comprometendo generalizações globais (Mata-Guel *et al.*, 2023; Zuidema *et al.*, 2013; Viani *et al.*, 2025). Além disso, a integração entre traços funcionais, genética e clima permanece limitada, restringindo a compreensão da contribuição relativa da plasticidade fenotípica e da adaptação local para o desempenho das populações (Middleby *et al.*, 2025). Essa lacuna dificulta identificar quando a plasticidade é suficiente e quando a adaptação genética ou a migração se torna necessária.

Gradientes de elevação permitem inferir estratégias adaptativas e identificar limiares fisiológicos e hidráulicos que dificilmente seriam detectados por estudos pontuais ou baseados exclusivamente em modelagem (Bartlett *et al.*, 2018; Shennan-Farpón *et al.*, 2021). Avanços recentes em modelagem dinâmica de florestas reforçam a importância de dados mecanísticos para melhorar projeções sobre biomassa, composição funcional e fluxos de carbono, com implicações diretas para estratégias de conservação e restauração em florestas tropicais (Fischer *et al.*, 2016; Chazdon, 2019; Hansen *et al.*, 2020).

Em síntese, prever o futuro das florestas tropicais requer ultrapassar abordagens fragmentadas, incorporando estudos de longo prazo e integração multiescalar entre ecofisiologia, genética e dinâmica florestal. Ao revelar como a plasticidade, a adaptação local e as restrições estruturais interagem para definir limites de desempenho, os gradientes de elevação oferecem uma base mecanística sólida para projetar trajetórias de persistência, migração ou colapso das florestas tropicais. Essa base gerada pode contribuir para orientar decisões em conservação, restauração e modelagem climática, contribuindo para projeções mais robustas sobre o futuro das florestas tropicais.

Referências

- AHMAD, M.; UNİYAL, S. K.; BATISH, D. R.; SINGH, H. P.; JARYAN, V.; RATHEE, S.; SHARMA, P.; KOHLI, R. K. Patterns of plant communities along vertical gradient in Dhauladhar Mountains in Lesser Himalayas in North-Western India. **Science of The Total Environment**, [S. l.], v. 716, art. 136919, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.136919>. Acesso em: 09 jan. 2026.
- BARTHOLOMEW, D. C.; BITTENCOURT, P. R. L.; CABRERA, D. G.; CRUZ, R. S.; PAUCAR, J. R. C.; ALVAREZ, D. C.; COSIO, E.; OTAZU, B. E.; MAMANI, D. M.; MEIR, P.; HERMOZA, G. A. M.; OLIVEIRA, R. S.; VILCA, B. L. P.; ROSALAI, A.; YUPAYCCANA, C. S.; SALINAS, N.; TINTAYA, J. S.; PALOMINO, J. A. Y.; METCALFE, D. B. Tropical Montane Cloud Forests Have High Resilience to Five Years of Severe Soil Drought. **Global Change Biology**, [S. l.], v. 32, n. 1, e70670, 2026. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.70670>. Acesso em: 18 mar. 2026.

BARTLETT, M.; DETTO, M.; PACALA, S. W. Predicting shifts in the functional composition of tropical forests under increased drought and CO₂ from trade-offs among plant hydraulic traits. **Ecology Letters**, [S. l.], v. 22, n. 1, p. 67–77, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1111/ele.13168>. Acesso em: 27 fev. 2026.

BERGAMIN, R. S.; BASTAZINI, V. A. G.; ESQUIVEL-MUELBERG, A.; BORDIN, K. M.; KLIPPEL, J.; DEBASTIANI, V. J.; VIBRANS, A. C.; LOYOLA, R.; MÜLLER, S. C. Elevational shifts in tree community composition in the Brazilian Atlantic Forest related to climate change. **Journal of Vegetation Science**, [S. l.], v. 35, n. 4, e13289, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1111/jvs.13289>. Acesso em: 05 fev. 2026.

BRANCALION, P. H. S.; OLIVEIRA, G. C. X.; ZUCCHI, M. I.; NOVELLO, M.; VAN MELIS, J.; ZOCCHI, S. S.; CHAZDON, R. L.; RODRIGUES, R. R. Phenotypic plasticity and local adaptation favor range expansion of a Neotropical palm. **Ecology and Evolution**, [S. l.], v. 8, p. 7462–7475, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1002/ece3.4248>. Acesso em: 21 jan. 2026.

BRESSON, C. C.; VITASSE, Y.; KREMER, A.; DELZON, S. To what extent is altitudinal variation of functional traits driven by genetic adaptation in European oak and beech? **Tree Physiology**, [S. l.], v. 31, n. 11, p. 1164–1174, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/tptr084>. Acesso em: 11 mar. 2026.

BROUSSEAU, L.; FINE, P. V. A.; DREYER, E.; VENDRAMIN, G. G.; SCOTTI, I. Genomic and phenotypic divergence unveil microgeographic adaptation in the Amazonian hyperdominant tree *Eperua falcata* Aubl. (Fabaceae). **Molecular Ecology**, [S. l.], 2020. DOI: <https://doi.org/10.1111/mec.15595>. Acesso em: 14 fev. 2026.

CAI, D.; YOU, A.; FRAEDRICH, K.; GUAN, Y. Spatiotemporal temperature variability over the Tibetan Plateau. **Journal of Climate**, [S. l.], v. 30, p. 969–984, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1175/JCLI-D-16-0343.1>. Acesso em: 02 mar. 2026.

CHAZDON, R. L. Towards more effective integration of tropical forest restoration and conservation. **Biotropica**, [S. l.], v. 51, p. 462–472, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1111/btp.12678>. Acesso em: 25 jan. 2026.

CHEVIN, L.-M.; LANDE, R.; MACE, G. M. Adaptation, Plasticity, and Extinction in a Changing Environment: Towards a Predictive Theory. **PLOS Biology**, [S. l.], v. 8, n. 4, e1000357, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000357>. Acesso em: 08 mar. 2026.

CHEVIN, L.-M.; BRIDLE, J. Impacts of limits to adaptation on population and community persistence in a changing environment. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, [S. l.], v. 380, 2025. DOI: <https://doi.org/10.1098/rstb.2023.0322>. Acesso em: 17 jan. 2026.

CORLETT, R. T.; WESTCOTT, D. A. Will plant movements keep up with climate change? **Trends in Ecology & Evolution**, [S. l.], v. 28, n. 8, p. 482–488, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.04.003>. Acesso em: 29 fev. 2026.

DACO, L.; COLLING, G.; MATTHIES, D. Altitude and latitude have different effects on population characteristics of the widespread plant *Anthyllis vulneraria*. **Oecologia**, [S. l.], v. 197, n. 2, p. 537–549, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00442-021-05030-6>. Acesso em: 13 fev. 2026.

DING, Y.; ZANG, R.; LU, X.; HUANG, J.; XU, Y. The effect of environmental filtering on variation in functional diversity along a tropical elevational gradient. **Journal of Vegetation Science**, [S. l.], 2019. DOI: <https://doi.org/10.1111/jvs.12786>. Acesso em: 06 jan. 2026.

DOUGHTY, C. E.; METCALFE, D. B.; GIRARDIN, C. A. J.; AMÉZQUITA, F. F.; CABRERA, D. G.; HUASCO, W. H.; SILVA-ESPEJO, J. E.; ARAUJO-MURAKAMI, A.; DA COSTA, M. C.; ROCHA, W.; FELDPAUSCH, T. R.; MENDOZA, A. L.; DA COSTA, A. C. L.; MEIR, P.; PHILLIPS, O. L.; MALHI, Y. Drought impact on forest carbon dynamics and fluxes in Amazonia. **Nature**, [S. l.], v. 519, n. 7541, p. 78–82, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature14213>. Acesso em: 22 mar. 2026.

DUSENGE, M. E.; WITTEMANN, M.; MUJAWAMARIYA, M.; NTAWUHIGANAYO, E. B.; ZIBERA, E.; NTIRUGULIRWA, B.; WAY, D. A.; NSABIMANA, D.; UDDLING, J.; WALLIN, G. Limited thermal acclimation of photosynthesis in tropical montane tree species. **Global Change Biology**, Hoboken, v. 27, p. 4860–4878, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.15790>. Acesso em: 12 jan. 2026.

FEELEY, K. J.; BERNAL-ESCOBAR, M.; FORTIER, R.; KULLBERG, A. T. Tropical Trees Will Need to Acclimate to Rising Temperatures—But Can They? *Plants*, Basel, v. 12, 2023. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants12173142>. Acesso em: 28 mar. 2026.

FINE, P. V. A. Ecological and Evolutionary Drivers of Geographic Variation in Species Diversity. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, Palo Alto, v. 46, p. 369–392, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev-ecol-sys-112414-054102>. Acesso em: 17 fev. 2026.

FISCHER, R.; BOHN, F.; PAULA, M. D.; DISLICH, C.; GROENEVELD, J.; GUTIÉRREZ, A. G.; KAZMIERCZAK, M.; KNAPP, N.; LEHMANN, S.; PAULICK, S.; PÜTZ, S.; RÖDIG, E.; TAUBERT, F.; KÖHLER, P.; HUTH, A. Lessons learned from applying a forest gap model to understand ecosystem and carbon dynamics of complex tropical forests. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 326, p. 124–133, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.11.018>. Acesso em: 06 fev. 2026.

FREEMAN, B. G.; SONG, Y.; FEELEY, K. J.; ZHU, K. Montane species track rising temperatures better in the tropics than in the temperate zone. **Ecology Letters**, Oxford, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1111/ele.13762>. Acesso em: 23 jan. 2026.

GUO, F.; LENOIR, J.; BONEBRAKE, T. C. Land-use change interacts with climate to determine elevational species redistribution. **Nature Communications**, London, v. 9, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41467-018-03786-9>. Acesso em: 10 mar. 2026.

HANSEN, A. J.; BURNS, P.; ERVIN, J.; GOETZ, S.; HANSEN, M.; VENTER, O.; WATSON, J. E. M.; JANTZ, P. A.; VIRNIG, A. L. S.; BARNETT, K.; PILLAY, R.; ATKINSON, S.; SUPPLES, C.; RODRÍGUEZ-BURITICÁ, S.; ARMENTERAS, D. A policy-driven framework for conserving the best of Earth's remaining moist tropical forests. **Nature Ecology & Evolution**, London, v. 4, p. 1377-1384, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1274-7>. Acesso em: 01 mar. 2026.

HARTMANN, H.; TRUMBORE, S. Understanding the roles of nonstructural carbohydrates in forest trees – from what we can measure to what we want to know. **New Phytologist**, Hoboken, v. 211, p. 386-403, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.13955>. Acesso em: 13 fev. 2026.

HERNÁNDEZ-CALDERÓN, E.; MÉNDEZ-ALONZO, R.; MARTÍNEZ-CRUZ, J.; GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ, A.; OYAMA, K. Altitudinal changes in tree leaf and stem functional diversity in a semi-tropical mountain. **Journal of Vegetation Science**, Hoboken, v. 25, p. 955-966, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1111/jvs.12158>. Acesso em: 21 jan. 2026.

HOFHANSL, F.; CHACÓN-MADRIGAL, E.; BRÄNNSTRÖM, Å.; DIECKMANN, U.; FRANKLIN, O. Mechanisms driving plant functional trait variation in a tropical forest. **Ecology and Evolution**, Hoboken, v. 11, p. 3856-3870, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1002/ece3.7256>. Acesso em: 19 mar. 2026.

HILLYER, R.; SILMAN, M. R. Changes in species interactions across a 2.5 km elevation gradient: effects on plant migration in response to climate change. **Global Change Biology**, Hoboken, v. 16, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02268.x>. Acesso em: 08 jan. 2026.

HULSHOF, C. M.; POWERS, J. S. Tropical forest composition and function across space and time: Insights from diverse gradients in Área de Conservación Guanacaste. **Biotropica**, Washington, v. 52, p. 1065-1075, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1111/btp.12689>. Acesso em: 15 mar. 2026.

KLAUSMEIER, C. A.; OSMOND, M. M.; KREMER, C. T.; LITCHMAN, E. Ecological limits to evolutionary rescue. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, London, v. 375, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0453>. Acesso em: 04 fev. 2026.

KÖRNER, C. The use of altitude in ecological research. **Trends in Ecology & Evolution**, Amsterdam, v. 22, n. 11, p. 569–574, 2007. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.006>. Acesso em: 24 mar. 2026.

KREYLING, J.; SCHWEIGER, A. H.; BAHN, M.; INESON, P.; MIGLIAVACCA, M.; MOREL-JOURNEL, T.; CHRISTIANSEN, J. R.; SHTICKZELLE, N.; LARSEN, K. S. To replicate, or not to replicate – that is the question: how to tackle nonlinear responses in ecological experiments. **Ecology Letters**, Oxford, v. 21, n. 11, p. 1629–1638, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1111/ele.13134>. Acesso em: 27 jan. 2026.

LI, F. L.; BAO, W. K. Tendências altitudinais no tamanho das folhas de *Campyloptropis polyantha* no vale árido do rio Minjiang, sudoeste da China. **Journal of Arid Environments**, [S. l.], v. 108, p. 1–9, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2014.04.011>. Acesso em: 14 jan. 2026.

LIEPE, K. J.; VAN DER MAATEN, E.; VAN DER MAATEN-THEUNISSEN, M.; LIESEBACH, M. High Phenotypic Plasticity, but Low Signals of Local Adaptation to Climate in a Large-Scale Transplant Experiment of *Picea abies* (L.) Karst. in Europe. **Frontiers in Forests and Global Change**, [S. l.], v. 5, 2022. DOI: <https://doi.org/10.3389/ffgc.2022.804857>. Acesso em: 27 fev. 2026.

LIU, W.; ZHENG, L.; QI, D. Variation in leaf traits at different altitudes reflects the adaptive strategy of plants to environmental changes. **Ecology and Evolution**, [S. l.], v. 10, p. 8166–8175, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1002/ece3.6519>. Acesso em: 05 mar. 2026.

MARTIN, P. H.; BELLINGHAM, P. J. Towards integrated ecological research in tropical montane cloud forests. **Journal of Tropical Ecology**, [S. l.], v. 32, p. 345–354, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467416000432>. Acesso em: 21 jan. 2026.

MÅSVIKEN, J.; DALERUM, F.; COUSINS, S. A. O. Contrasting altitudinal variation of alpine plant communities along the Swedish mountains. **Ecology and Evolution**, [S. l.], v. 10, p. 4838–4853, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1002/ece3.6237>. Acesso em: 11 fev. 2026.

MATA-GUEL, E. O.; SOH, M. C. K.; BUTLER, C. W.; MORRIS, R. J.; RAZGOUR, O.; PEH, K. S. H. Impacts of anthropogenic climate change on tropical montane forests: an appraisal of the evidence. **Biological Reviews**, [S. l.], v. 98, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1111/brv.12950>. Acesso em: 02 mar. 2026.

MIDDLEBY, K. B.; CHEESMAN, A. W.; CERNUSAK, L. A. Impacts of elevated temperature and vapour pressure deficit on leaf gas exchange and plant growth across six tropical rainforest tree species. **New Phytologist**, [S. l.], 2024. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.19822>. Acesso em: 18 jan. 2026.

MIDDLEBY, K. B.; JORDAN, R.; CHEESMAN, A. W.; ROSSETTO, M.; BREED, M. F.; CRAYN, D. M.; CERNUSAK, L. A. Local Adaptation Drives Leaf Thermoregulation in Tropical Rainforest Trees. **Global Change Biology**, [S. l.], v. 31, 2025. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.70461>. Acesso em: 07 mar. 2026.

MOREIRA, V. F.; GASPARINI, V. D.; BARRETO, I. O.; PEREIRA, J. P.; CARRIJO, T. T.; GARBIN, M. L.; HOLLUNDER, R. K.; CAVATTE, P. C. Changes in size and chemical composition of fruits and seeds along an elevational gradient in the tropical tree *Myrsine coriacea*. **Plant Ecology**, [S. l.], v. 225, p. 1183–1193, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11258-024-01463-0>. Acesso em: 23 fev. 2026.

MOURA, M. R.; VILLALOBOS, F.; COSTA, G. C.; GARCIA, P. C. A. Disentangling the Role of Climate, Topography and Vegetation in Species Richness Gradients. **PLOS ONE**, [S. l.], v. 11, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0152468>. Acesso em: 30 jan. 2026.

MUJAWAMARIYA, M.; MANISHIMWE, A.; NTIRUGULIRWA, B.; ZIBERA, E.; GANSZKY, D.; BAHATI, E. N.; NYIRAMBANGUTSE, B.; NSABIMANA, D.; WALLIN, G.; UDDLING, J. Climate Sensitivity of Tropical Trees Along an Elevation Gradient in Rwanda. **Forests**, [S. l.], 2018. DOI: <https://doi.org/10.3390/f9100647>. Acesso em: 12 mar. 2026.

NAUD, L.; MÅSVIKEN, J.; FREIRE, S.; ANGERBJÖRN, A.; DALÉN, L.; DALERUM, F. Altitude effects on spatial components of vascular plant diversity in a subarctic mountain tundra. **Ecology and Evolution**, [S. l.], v. 9, p. 4783–4795, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1002/ece3.5081>. Acesso em: 25 jan. 2026.

NUNES, C. A.; BRAGA, R. F.; FIGUEIRA, J. E. C.; NEVES, F. S.; FERNANDES, G. W. Dung Beetles along a Tropical Altitudinal Gradient: Environmental Filtering on Taxonomic and Functional Diversity. **PLOS ONE**, [S. l.], v. 11, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0157442>. Acesso em: 19 fev. 2026.

ORTEGA, M. A.; CAYUELA, L.; GRIFFITH, D. M.; CAMACHO, A.; CORONADO, I. M.; DEL CASTILLO, R. F.; FIGUEROA-RANGEL, B. L.; FONSECA, W.; GARIBALDI, C.; KELLY, D. L.; *et al.* Climate change increases threat to plant diversity in tropical forests of Central America and southern Mexico. **PLOS ONE**, [S. l.], v. 19, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0297840>. Acesso em: 08 fev. 2026.

OTIS, N.; REIMER, J. D.; KAWAMURA, I.; KISE, H.; MIZUYAMA, M.; OBUCHI, M.; SOMMER, B.; MCFADDEN, C. S.; BEGER, M. Variation in species and functional composition of octocorals and zoantharians across a tropical to temperate environmental gradient in the Indo-Pacific. **Coral Reefs**, [S. l.], v. 43, p. 613–626, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00338-024-02487-8>. Acesso em: 14 jan. 2026.

PAN, Y.; BIRDSEY, R. A.; PHILLIPS, O. L.; JACKSON, R. B. The Structure, Distribution, and Biomass of the World's Forests. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, [S. l.], v. 44, p. 593–622, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110512-135914>. Acesso em: 27 fev. 2026.

PASCHOA, R. P.; CHRIST, J. A.; VALENTE, C. S.; FERREIRA, M. F. S.; MIRANDA, F. D.; GARBIN, M. L.; CARRIJO, T. T. Genetic diversity of populations of the dioecious *Myrsine coriacea* (Primulaceae) in the Atlantic Forest. **Acta Botanica Brasilica**, [S. l.], v. 32, n. 3, p. 376–385, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1590/0102-33062017abb0355>. Acesso em: 09 mar. 2026.

PASCHOA, R. P.; PINTO, V. B.; PEREIRA, J. P.; CAVATTE, P. C.; GARBIN, M. L.; GODINHO, T.; XAVIER, L. R.; CARRIJO, T. T.; SILVEIRA, V. Proteomic and physiological signatures of altitude adaptation in a *Myrsine coriacea* population under common garden conditions. **Journal of Proteomics**, [S. l.], v. 299, art. 105156, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jprotoprot.2024.105156>. Acesso em: 18 fev. 2026.

PEREIRA, J. P.; GARBIN, M. L.; CARRIJO, T. T.; BOURGUIGNON, T. P.; CAVATTE, P. C. Lack of coordination between stomatal and vein traits provides functional benefits to the dioecious tropical tree *Myrsine coriacea*. **Physiologia Plantarum**, [S. l.], v. 174, n. 3, e13719, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1111/ppl.13719>. Acesso em: 22 jan. 2026.

PESCADOR, D. S.; DE BELLO, F.; VALLADARES, F.; ESCUDERO, A. Plant trait variation along an altitudinal gradient in Mediterranean high mountain grasslands: controlling the species turnover effect. **PLOS ONE**, [S. l.], v. 10, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0118876>. Acesso em: 03 mar. 2026.

POLECHOVÁ, J. Evolution of species' range and niche in changing environments. **bioRxiv**, [S. l.], 2025. DOI: <https://doi.org/10.1101/2025.01.16.633367>. Acesso em: 30 jan. 2026.

POORTER, L.; CRAVEN, D.; JAKOVAC, C. C.; VAN DER SANDE, M. T.; AMISSAH, L.; BONGERS, F.; CHAZDON, R. L.; FARRIOR, C. E.; KAMBACH, S.; MEAVE, J. A.; MUÑOZ, R.; NORDEN, N.; RÜGER, N.; VAN BREUGEL, M.; ZAMBRANO, A. M. A.; AMANI, B.; ANDRADE, J. L.; BRANCALION, P. H. S.; BROADBENT, E. N.; DENT, H. D. F. H. *et al.* Multidimensional tropical forest recovery. **Science**, [S. l.], 2021. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.abh3629>. Acesso em: 12 fev. 2026.

PSHEGUSOV, R.; TEMBOTOVA, F.; CHADAEVA, V.; SABLIROVA, Y.; MOLLAEVA, M.; AKHOMGOTOV, A. Ecological Niche Modeling of the Main Forest-Forming Species in the Caucasus. **Forest Ecosystems**, [S. l.], 2021. DOI: <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-796514/v1>. Acesso em: 24 jan. 2026.

PU, X.; LYU, L. Disentangling the impact of photosynthesis and stomatal conductance on rising water-use efficiency at different altitudes on the Tibetan Plateau. **Agricultural and Forest Meteorology**, [S. l.], 2023. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2023.109659>. Acesso em: 05 fev. 2026.

RADERSMA, R.; NOBLE, D. W. A.; ULLER, T. Plasticity leaves a phenotypic signature during local adaptation. **Evolution Letters**, [S. l.], v. 4, p. 360–370, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1002/evl3.185>. Acesso em: 17 mar. 2026.

RAHBK, C.; BORREGAARD, M. K.; ANTONELLI, A.; COLWELL, R. K.; HOLT, B. G.; NOGUES-BRAVO, D.; RASMUSSEN, C. M.; RICHARDSON, K.; ROSING, M. T.; WHITTAKER, R. J.; FJELDSÅ, J. Building mountain biodiversity: geological and evolutionary processes. **Science**, [S. l.], v. 365, p. 1114–1119, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.aax0151>. Acesso em: 28 fev. 2026.

READ, Q. D.; MOORHEAD, L. C.; SWENSON, N. G.; BAILEY, J. K.; SANDERS, N. J. Convergent effects of elevation on functional leaf traits within and among species. **Functional Ecology**, [S. l.], v. 28, p. 37–45, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12162>. Acesso em: 07 jan. 2026.

SALMON, Y.; LINTUNEN, A.; DAYET, A.; CHAN, T.; DEWAR, R.; VESALA, T.; HÖLTÄ, T. Leaf carbon and water status control stomatal and non-stomatal limitations of photosynthesis in trees. **New Phytologist**, [S. l.], 2020. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.16436>. Acesso em: 11 mar. 2026.

SANJEEWANI, N.; SAMARASINGHE, D.; JAYASINGHE, H.; UKUWELA, K.; WIJETUNGA, A.; WAHALA, S.; DE COSTA, J. Variation of floristic diversity, community composition, endemism, and conservation status of tree species in tropical rainforests of Sri Lanka across a wide altitudinal gradient. **Scientific Reports**, [S. l.], v. 14, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-024-52594-3>. Acesso em: 12 jan. 2026.

SANTOS, M. M. P.; MORELLATO, L. P. C.; DA SILVA, T. G. F.; JARDIM, A. M. R. F.; DE SOUZA, C. A. A.; SANTOS, W. R.; DE SOUZA, L. S. B. Integrating approaches and methodologies into phenological research in Neotropical dry forests: a systematic review. **Environmental Research Letters**, [S. l.], v. 20, 2025. DOI: <https://doi.org/10.1088/1748-9326/ade9e2>. Acesso em: 18 jan. 2026.

SAUPE, E. E.; MYERS, C. E.; PETERSON, A. T.; SOBERÓN, J.; SINGARAYER, J.; VALDES, P.; QIAO, H. Spatio-temporal climate change contributes to latitudinal diversity gradients. **Nature Ecology & Evolution**, [S. l.], v. 3, p. 1419–1429, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0962-7>. Acesso em: 22 jan. 2026.

SCHLAEPFER, M. A.; RUNGE, M. C.; SHERMAN, P. W. Ecological and evolutionary traps. **Trends in Ecology & Evolution**, [S. l.], v. 17, n. 10, p. 474–480, 2002. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02580-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02580-6). Acesso em: 27 jan. 2026.

SHEN, Y.; ZOU, Y.; SONG, K.; WAN, X. Dispersal limitation and environmental filtering effects: the taxonomic and functional beta diversity of ground beetles along the altitudinal gradient in Chinese warm-temperature forests. **Ecology and Evolution**, [S. l.], v. 14, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1002/ece3.11492>. Acesso em: 30 jan. 2026.

SHENNAN-FARPÓN, Y.; VISCONTI, P.; NORRIS, K. Detecting ecological thresholds for biodiversity in tropical forests: knowledge gaps and future directions. **Biotropica**, [S. l.], v. 53, p. 1276–1289, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1111/btp.12999>. Acesso em: 03 fev. 2026.

SLOT, M.; RIFAI, S. W.; EZE, C. E.; WINTER, K. The stomatal response to vapor pressure deficit drives the apparent temperature response of photosynthesis in tropical forests. **New Phytologist**, [S. l.], 2024. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.19806>. Acesso em: 07 fev. 2026.

SMITH, M. N.; TAYLOR, T. C.; VAN HAREN, J.; ROSOLEM, R.; RESTREPO-COUBE, N.; ADAMS, J.; WU, J.; DE OLIVEIRA, R. C.; DA SILVA, R.; DE ARAÚJO, A. C.; DE CAMARGO, P. B.; HUXMAN, T. E.; SALESKA, S. R. Empirical evidence for resilience of tropical forest photosynthesis in a warmer world. **Nature Plants**, [S. l.], v. 6, p. 1225–1230, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41477-020-00780-2>. Acesso em: 10 fev. 2026.

STAAL, A.; FETZER, I.; WANG-ERLANDSSON, L.; BOSMANS, J. H. C.; DEKKER, S. C.; VAN NES, E. H.; ROCKSTRÖM, J.; TUINENBURG, O. A. Hysteresis of tropical forests in the 21st century. **Nature Communications**, [S. l.], v. 11, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41467-020-18728-7>. Acesso em: 14 jan. 2026.

STOKES, A.; ANGELES, G.; ANTHELME, F.; ARANDA-DELGADO, E.; BAROIS, I.; BOU-NOUS, M.; CRUZ-MALDONADO, N.; DECAENS, T.; FORTIER, S.; FRESCHET, G. T.; *et al.* Shifts in soil and plant functional diversity along an altitudinal gradient in the French Alps. **BMC Research Notes**, [S. l.], v. 14, n. 1, p. 54, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1186/s13104-021-05468-0>. Acesso em: 18 mar. 2026.

SUNDQVIST, M. K.; SANDERS, N. J.; WARDLE, D. A. Community and ecosystem responses to elevational gradients: processes, mechanisms and insights for global change. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, Palo Alto, v. 44, p. 261–280, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110512-135750>. Acesso em: 21 fev. 2026.

THOMPSON, P. L.; FRONHOFFER, E. A. The conflict between adaptation and dispersal for maintaining biodiversity in changing environments. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, v. 116, p. 21061–21067, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.1911796116>. Acesso em: 25 jan. 2026.

THUILLER, W. Ecological niche modelling. **Current Biology**, London, v. 34, n. 6, p. R225–R229, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cub.2024.02.018>. Acesso em: 28 fev. 2026.

THURMAN, L. L.; STEIN, B. A.; BEEVER, E. A.; FODEN, W.; GEANGE, S. R.; GREEN, N.; GROSS, J.; LAWRENCE, D. J.; LEDEE, O.; OLDEN, J. D.; THOMPSON, L. M.; YOUNG, B. Persist in place or shift in space? Evaluating the adaptive capacity of species to climate change. **Frontiers in Ecology and the Environment**, [S. l.], v. 18, n. 9, p. 520–529, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1002/fee.2253>. Acesso em: 03 fev. 2026.

TITO, R.; VASCONCELOS, H. L.; FEELEY, K. J. Multi-population seedling and soil transplants show possible responses of a common tropical montane tree species (*Weinmannia bangii*) to climate change. **Journal of Ecology**, London, v. 109, p. 62–73, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13443>. Acesso em: 03 fev. 2026.

TOGNETTI, P. M.; MAZÍA, N.; IBÁÑEZ, G. Seed local adaptation and seedling plasticity account for *Gleditsia triacanthos* tree invasion across biomes. **Annals of Botany**, Oxford, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcz077>. Acesso em: 09 mar. 2026.

VERHEYEN, J.; TÜZÜN, N.; STOKS, R. Using natural laboratories to study evolution to global warming: contrasting altitudinal, latitudinal, and urbanization gradients. **Current Opinion in Insect Science**, [S. l.], v. 35, p. 10–19, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cois.2019.06.001>. Acesso em: 12 fev. 2026.

VIANI, R. A. G.; REID, J. L. A global analysis of strengths and weaknesses in our scientific knowledge of tropical forest restoration. **Restoration Ecology**, [S. l.], v. 33, 2025. DOI: <https://doi.org/10.1111/rec.70067>. Acesso em: 15 fev. 2026.

WANG, R.; YU, G.; HE, N.; WANG, Q.; XIA, F.; ZHAO, N.; XU, Z.; GE, J. Elevation-related variation in leaf stomatal traits as a function of plant functional type: evidence from Changbai Mountain, China. **PLoS ONE**, [S. l.], v. 9, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0115395>. Acesso em: 17 mar. 2026.

WANG, M.; LIN, M.; LIU, Q.; ZHANG, Y.; LUO, R.; PANG, X. Altitudinal decline of vegetation restoration effects on soil microbial communities in high-altitude road slopes. **Science of the Total Environment**, [S. l.], p. 177424, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.177424>. Acesso em: 2 mar. 2026.

WANG, Y.; DENG, Y.; ZHAO, H.; LI, F.; FAN, Z.; TIAN, T.; FENG, T. Patterns of change in plant leaf functional traits along an altitudinal gradient in a karst climax community. **Agronomy**, [S. l.], v. 15, n. 5, p. 1143, 2025. DOI: <https://doi.org/10.3390/agronomy15051143>. Acesso em: 23 mar. 2026.

WITTICH, B.; HORNA, V.; HOMEIER, J.; LEUSCHNER, C. Altitudinal change in the photosynthetic capacity of tropical trees: a case study from Ecuador and a pantropical literature analysis. **Ecosystems**, New York, v. 15, p. 958–973, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10021-012-9556-9>. Acesso em: 6 mar. 2026.

ZUIDEMA, P. A.; BAKER, P. J.; GROENENDIJK, P.; SCHIPPERS, P.; VAN DER SLEEN, P.; VLAM, M.; STERCK, F. Tropical forests and global change: filling knowledge gaps. **Trends in Plant Science**, Oxford, v. 18, n. 8, p. 413–419, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2013.05.006>. Acesso em: 22 fev. 2026.

CAPÍTULO XII.

O papel das alterações anatômicas no desempenho fisiológico de espécies de *Piper* cultivadas sob diferentes intensidades de radiação solar incidente

Basílio Cerri Neto¹

Vinicius de Souza Oliveira²

Jeane Crasque³

Thayanne Rangel Ferreira⁴

Lúcio de Oliveira Arantes⁵

José Altino Macho Filho⁶

Thiago Corrêa de Souza⁷

Antelmo Ralph Falqueto⁸

Edilson Romais Schmildt⁹

Carla da Silva Dias¹⁰

Sara Dousseau-Arantes¹¹

DOI: 10.52695/978-65-5456-195-2.12

1 ID: <https://orcid.org/0000-0002-5778-6185>

2 ID: <https://orcid.org/0000-0003-4068-1587>

3 ID: <https://orcid.org/0000-0002-2731-4195>

4 ID: <https://orcid.org/0000-0002-4856-3887>

5 ID: <https://orcid.org/0000-0001-7266-6563>

6 ID: <https://orcid.org/0000-0001-7759-2479>

7 ID: <https://orcid.org/0000-0002-4991-7704>

8 ID: <https://orcid.org/0000-0003-3146-1873>

9 ID: <https://orcid.org/0000-0002-3457-7997>

10 ID: <https://orcid.org/0009-0005-6102-6057>

11 ID: <https://orcid.org/0000-0001-6202-4153>

Introdução

O crescimento e desenvolvimento das plantas são regulados por características genéticas, ambientais e hormonais. Dentre os fatores ambientais de origem abiótica, a radiação solar destaca-se por influenciar diversos processos no biociclo vegetal. As plantas utilizam a luz como fonte de energia, que pode estimular ou limitar o processo fotossintético, como um sinal com importante informação espacial e temporal sobre o ambiente circundante (Waters; Langdale, 2009).

A limitação causada no processo fotossintético é influenciada por alterações nas estruturas anatômicas, particularmente na espessura do parênquima paliçádico, na densidade estomática, além de alterações no sistema vascular, principalmente no xilema e na densidade e espessura dos vasos, que controlam o fluxo de CO₂ e a água que entra na planta (Vieira *et al.*, 2012). Uma espécie capaz de modificar suas estruturas anatômicas e seu aparato fotossintético sob diferentes condições ambientais é considerada plástica (Perera-Castro; Brito; González-Rodríguez, 2017). A plasticidade fenotípica tem uma forte influência na distribuição das plantas, uma vez que elas são capazes de se ajustar à disponibilidade de recursos e às variações específicas do ambiente em que se encontram.

Plantas cultivadas com alta incidência de radiação solar investem em seu sistema radicular, especialmente nas estruturas do xilema, a fim de aumentar sua capacidade de absorção de água, visto que plantas cultivadas em ambientes com maior incidência de luz são mais afetadas pelo déficit hídrico, resultando no aumento do parênquima paliçádico e da densidade estomática nas folhas (Morais *et al.*, 2003). No entanto, aquelas cultivadas sob menor incidência de radiação solar investem na parte aérea, aumentando a área foliar e o comprimento do caule. Devido à baixa radiação solar, a espessura do parênquima paliçádico diminui para facilitar a difusão de CO₂ no mesófilo, reduzindo também a densidade estomática, resultando em uma diminuição da transpiração e aumento da eficiência do uso da água (Yuan *et al.*, 2016). De acordo com Ahemd, Al-Faraj e Abdel-Ghany (2016), plantas cultivadas em um ambiente com baixa incidência de radiação solar apresentam produção mais homogênea e maior. Além disso, observa-se uma redução na quantidade de água necessária para irrigação.

Alterações estruturais e ajustes do aparato fotossintético são modificados em função da radiação solar incidente, influenciando diretamente o estabelecimento da planta em um ecossistema específico. Em nível individual, a heterogeneidade de ambientes florestais, como a Mata Atlântica, tem forte influência na eficiência do uso da radiação solar incidente, o que influencia a morfologia interna e a capacidade fotossintética das plantas. Esses fatores são cruciais para a distribuição espacial das espécies (Vieira *et al.*, 2012).

Espécies do gênero *Piper* são plantas aromáticas, produtoras de altos níveis de metabólitos secundários, principalmente óleos essenciais, que são utilizados na produção de medicamentos pela indústria farmacêutica (Cysne *et al.*, 2005). Além do uso industrial, espécies do gênero têm sido utilizadas mundialmente na medicina popular, devido às suas propriedades biológicas (Araujo *et al.*, 2019).

Os metabólitos secundários de *Piper tuberculatum* Jacq. e *Piper arboreum* Aub. exibem altos níveis do fenilpropanóide dilapiol (Facundo *et al.*, 2008), principalmente por conferirem um efeito inseticida ao óleo essencial (Celestino *et al.*, 2016); também possuem ações fungicidas, antibacterianas (Souza; Albino; Lima R. A., 2019) e antioxidantes (Silva *et al.*, 2014).

O gênero *Piper* inclui espécies nativas e também a pimenta-do-reino (*Piper nigrum* L.), que é a especiaria mais consumida no mundo. O Brasil é o segundo maior produtor do condimento, atrás apenas do Vietnã (Fao, 2024). Além de sua importância para a agricultura, a pimenta-do-reino tem sido utilizada na produção de medicamentos e contra patógenos como bactérias, vírus e fungos (Ahmad *et al.*, 2012). Os metabólitos secundários apresentam compostos antioxidantes naturais, que têm potencial para prevenir inflamações e câncer (Ahmad *et al.*, 2012).

Os produtores de pimenta-do-reino têm sofrido com a presença de fusariose nas plantações, o que frequentemente resulta em perda total; essa doença é causada por um fungo que afeta o sistema radicular das plantas. No entanto, espécies nativas apresentam resistência e/ou imunidade. Assim, essas espécies têm sido cultivadas como porta-enxerto para diferentes genótipos de *Piper nigrum*, especialmente a cultivar Bragantina (Albuquerque *et al.*, 2001). Os produtores de pimenta-do-reino têm empregado outros

sistemas de cultivo para aumentar a produção e reduzir custos. Esse sistema utiliza tutores vivos, como a gliricídia, pois não requer o uso de tutores de madeira. Além da gliricídia, alguns produtores fazem a opção por árvores frutíferas e até mesmo consorciação com outras culturas (Menezes *et al.*, 2013). No entanto, o uso de um tutor vivo ou o cultivo consorciado condicionam as plantas em ambientes com baixa incidência de radiação solar, e as respostas da pimenta-do-reino ao sombreamento são desconhecidas.

Esses são fatores agravantes, considerando que *Piper tuberculatum* e *Piper arboreum* ocorrem naturalmente em florestas, particularmente em locais úmidos com baixa incidência de radiação solar (Araújo; Miguel; Jacone, 2011). No entanto, *Piper nigrum* passou por um processo de melhoramento genético para ser cultivada em pleno sol (Menezes *et al.*, 2013). Assim, o objetivo deste trabalho foi avaliar a influência de diferentes ambientes de incidência de radiação solar na anatomia e ecofisiologia de diferentes espécies de *Piper*, buscando compreender as alterações fisiológicas causadas por mudanças estruturais.

Material e métodos

O experimento foi conduzido de julho de 2018 a janeiro de 2019 na Fazenda Experimental de Linhares, pertencente ao Instituto Capixaba de Pesquisa, Assistência Técnica e Extensão Rural (Incaper), localizada a 19°25'00,1"S e 40°04'35,3"W, no município de Linhares, norte do estado do Espírito Santo. Durante o período experimental, os dados climáticos foram obtidos da estação meteorológica automática do Incaper, na qual os valores médios de temperatura máxima, mínima e média, precipitação e umidade relativa foram de 30,17 °C, 20,36 °C, 23,84 °C, 2,63 mm e 76,26%, respectivamente.

Duas espécies silvestres (*Piper tuberculatum* Jacq. e *Piper arboreum* Aubl.) e a cultivar Bragantina ('Panniyur 1') de *Piper nigrum* L. foram utilizadas no experimento. Propágulos de plantas matrizes do Banco de Germoplasma Ativo (BAG) do Incaper foram utilizados. As mudas de espécies nativas foram obtidas por meio de semeadura direta, utilizando o protocolo proposto por Dousseau *et al.* (2011). Após 30 dias, as mudas foram plantadas em uma bandeja de isopor com 200 células, preenchida com substrato Bioplant®, e mantidas em câmara de crescimento por mais 60

dias. Mudanças de *Piper nigrum* foram obtidas por estaquia, utilizando o método descrito por George et al. (2017).

Após a formação das mudas (90 dias após a semeadura para as espécies nativas e 60 dias após o corte para a pimenta-do-reino), elas foram transplantadas para vasos de 5 litros preenchidos com substrato Bioplant® e 54 gramas de osmocote, com duração de 5 a 6 meses por vaso. Um padrão foi adotado para a seleção das mudas, onde as nativas foram selecionadas com cinco pares de folhas e a pimenta-do-reino com um comprimento médio de 30 cm da parte aérea. As plantas foram mantidas em viveiro por 30 dias para aclimatização, com 50% de radiação solar incidente. Após esse período, foram transferidas para os três ambientes (100% de radiação solar incidente ou sol pleno, 50% e 20% de radiação, utilizando tela de sombreamento preta Sombrit®), onde foram mantidas por seis meses. O experimento foi conduzido em delineamento inteiramente casualizado, em esquema fatorial 3x3 (Ramalho; Ferreira; Oliveira, 2000), com três espécies e três ambientes de luminosidade, sendo cada parcela composta por uma única planta, totalizando sete plantas por ambiente para cada espécie avaliada. A irrigação das plantas foi realizada por aspersão quatro vezes ao dia, às 7h30, 11h30, 14h45 e 17h, durante 15 m.

Ao final do experimento, as avaliações de trocas gasosas foram realizadas entre 8h e 11h e feitas em folhas maduras e totalmente expandidas (2ª ou 3ª folha) do ápice do ramo plagiotrópico de cada indivíduo. As avaliações foram realizadas utilizando um analisador de gases infravermelho-IRGA 6400 LI-COR (LI-COR Inc., Lincoln, NE, EUA). Um controlador de injeção de CO₂ foi utilizado para manter uma concentração constante de CO₂ de 400 ppm na câmara do IRGA, que possui uma área de análise de 6 cm² e está equipada com uma fonte de luz vermelha-azul (6400-02B) emitida por meio de diodos emissores de luz (LEDs).

As taxas de fotossíntese líquida (A), transpiração (E) por unidade de área foliar, condutância estomática ao vapor de água (Gs) e a razão entre a concentração de CO₂ interna e atmosférica (Ci/Ca) foram estimadas com base nos valores de variação de CO₂ e umidade dentro da câmara, determinados pelo analisador de gases infravermelho do instrumento, em $RFA \geq 1200 \mu\text{mol f\acute{otons m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Para obter as curvas de resposta à luz, foram utilizadas as seguintes intensidades de PAR: 0, 5, 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40, 45, 50, 55, 60, 65, 70, 80, 90, 100, 200, 500, 800, 1200, 1500. As curvas foram normalizadas ajustando os dados a uma hipérbole retangular modificada, proposta por Lobo *et al.* (2013). O modelo foi ajustado aos dados, utilizando análise de regressão não linear com a ferramenta *Microsoft Solver* no Excel (*Microsoft Corporation*, Redmond, WA, EUA), calculando-se assim o ponto de compensação de luz (LCP, $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), o ponto de saturação de luz (LSP, $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), o rendimento qu\u00e2ntico incidente (F_i , $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), a fotoss\u00edntese m\u00e1xima (A_{max} , $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) (valor m\u00e1ximo da taxa fotossint\u00e9tica l\u00edquida) e a respira\u00e7\u00e3o no escuro (RD, $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

O potencial h\u00eddrico foliar (Ψ_w) foi medido com uma bomba de press\u00e3o tipo *Scholander* (modelo 1000, *PMS Instruments*, Albany, NY, EUA). Foram utilizadas as mesmas folhas da an\u00e1lise de trocas gasosas.

Para as avalia\u00e7\u00f5es anat\u00f4micas, o material bot\u00e2nico foi coletado ao final do sexto m\u00eas experimental. Assim, folhas completamente expandidas foram coletadas do terceiro ramo e fragmentos de entren\u00f3s do caule foram coletados entre o quinto e o s\u00e9timo n\u00f3 do ramo mais grosso, enquanto fragmentos de raiz foram coletados 5 cm acima da coifa. Ambos os materiais foram fixados por 48 horas em FAA a 70%. Ap\u00f3s esse per\u00edodo, foram armazenados em \u00e1lcool a 70%.

Foram realizados cortes transversais no caule, na raiz e na nervura central das folhas. Ambos os cortes foram clarificados com hipoclorito de s\u00f3dio e corados com azul de safranina. Al\u00e9m disso, foram realizados cortes parad\u00e9rmicos nas folhas, utilizando a t\u00e9cnica de impress\u00e3o epid\u00e9rmica e adesivo instant\u00e2neo universal (*Super-Bonder*®), conforme descrito em Segatto *et al.* (2004). A t\u00e9cnica de macera\u00e7\u00e3o do caule tamb\u00e9m foi realizada para obter medidas biom\u00e9tricas dos elementos dos vasos do xilema, de acordo com Franklin (1945). Ap\u00f3s a realiza\u00e7\u00e3o dos cortes histol\u00f3gicos, as lâminas histol\u00f3gicas semipermanentes foram montadas com gelatina glicerinada (Kaiser, 1880).

Todas as sec\u00e7\u00f5es foram analisadas em microsc\u00f3pio de campo claro (Euromex). As imagens foram capturadas com uma microc\u00e2mera (CMEX 5)

e as medições biométricas dos tecidos foram realizadas com o *software ImageFocus 4*, a partir do qual foram obtidas as seguintes variáveis para a folha, em vista frontal: Densidade estomática mm² (Sd), Diâmetro polar (Dp), Diâmetro equatorial (Deq), Relação entre o diâmetro polar e o diâmetro equatorial (Dp/De). Em vista longitudinal, foram medidas as seguintes propriedades: espessura da epiderme da superfície adaxial (AdEp), espessura do parênquima paliçádico (Ppt), espessura do parênquima esponjoso (Spt), espessura da epiderme da superfície abaxial (AbEp), espessura do xilema primário (Xp), espessura do limbo foliar (Lbt), nervura central (MRC), espessura do floema (TPH), espessura dos vasos do xilema (Vx), número de feixes vasculares (Nvb), espessura horizontal do feixe vascular (Wve), espessura vertical do feixe vascular (Lve) e número de vasos do xilema (Nxyv).

Em relação ao caule, foram avaliadas as seguintes variáveis: espessura da epiderme (Ep), bainha perimedular (Sp), xilema (Xy), floema (Ph), colênquima (Co), córtex (Ctx), espessura do feixe vascular horizontal (Htv), espessura do feixe vascular vertical (Vtv), vaso do xilema (Xyv), placa de perfuração (Plp), largura do elemento vascular (VEw), comprimento do elemento vascular (VEl), número de vasos do xilema (Nxyv). Para as raízes, foram avaliadas a espessura do xilema (Xy), o floema (Ph), o vaso do xilema (Xyv), o córtex (Ctx), a área do cilindro vascular (Vca), a espessura do cilindro vascular (Vct), a periderme (Pr) e o número de vasos do xilema (Nxyv).

Os dados anatômicos foram submetidos à análise de variância, utilizando-se o programa estatístico Sisvar versão 5.6, e as médias foram agrupadas pelo teste de Scott Knott com probabilidade de 5%. Os dados anatômicos e ecofisiológicos também foram submetidos à análise de componentes principais (PCA), utilizando-se o *software R*. A análise de componentes principais (PCA) foi realizada e uma matriz foi obtida para calcular a similaridade, utilizando-se a distância euclidiana e o agrupamento foi realizado com base no método UPGMA (método de agrupamento por pares não ponderado com médias aritméticas).

Resultados

Observou-se uma interação significativa para todos os parâmetros anatômicos avaliados de folha, caule e raiz entre as espécies (*P. tubercu-*

latum, *P. arboreum* e *P. nigrum*) com os diferentes ambientes de radiação incidente (0%, 50% e 80%) (Tabelas 1, 2 e 3).

Tabela 1. Variáveis anatômicas foliares de *Piper arboreum*, *Piper tuberculatum* e *Piper nigrum* submetidas a diferentes níveis de radiação solar incidente

Radiação solar	100%			50%			20%		
Espécie	<i>P. arboreum</i>	<i>P. tuberculatum</i>	<i>P. nigrum</i>	<i>P. arboreum</i>	<i>P. tuberculatum</i>	<i>P. nigrum</i>	<i>P. arboreum</i>	<i>P. tuberculatum</i>	<i>P. nigrum</i>
Sd	171,452 bA	241,773 aA	107,742 cA	104,840 bB	224,515 aB	81,290 cB	84,354 bC	161,129 aC	82,258 bB
AdEp	0,014 aA	0,010 bA	0,010 bA	0,011 aB	0,0113 aA	0,012 aA	0,011 aB	0,011 aA	0,012 aA
Ppt	0,042 aB	0,028 bA	0,046 aB	0,056 bA	0,022 cA	0,070 aA	0,043 bB	0,024 cA	0,072 aA
Spt	0,063 aC	0,036 bA	0,054 aC	0,070 aB	0,019 bB	0,068 aB	0,082 aA	0,026 bB	0,091 aA
Lbt	0,246 aA	0,160 bA	0,237 aB	0,237 aA	0,131 bA	0,258 aB	0,251 bA	0,128 cA	0,308 aA
Nvb	7,84 aB	3,333 bC	1,00 cB	5,533 aC	4,60 bB	4,533 bA	8,533 aA	5,733 bA	1,533 cB
Lxy	0,089 bA	0,058 cB	0,123 aA	0,068 bB	0,078 bA	0,110 aB	0,080 aB	0,073 bA	0,076 bC
Lph	0,058 bA	0,048 bA	0,090 aA	0,054 bA	0,050 bA	0,072 aB	0,064 bA	0,051 cA	0,084 aB
Wve	0,108 bA	0,106 bA	0,296 aA	0,108 bA	0,108 bA	0,182 aB	0,119 bA	0,095 cA	0,197 aB
Lve	0,153 bB	0,125 cB	0,252 aA	0,142 bB	0,140 bA	0,189 aB	0,162 bA	0,139 cA	0,201 aB
Nxyv	34,00 bA	24,00 cA	48,00 aA	20,00 aB	20,00 aA	24,00 aB	26,00 aB	19,00 bA	28,00 aB
Cvt	0,599 aB	0,414 cC	0,506 bB	0,618 bB	0,551 cB	0,784 aA	0,799 aA	0,612 bA	0,650 bA

Variáveis anatômicas foliares de *Piper arboreum*, *Piper tuberculatum* e *Piper nigrum* submetidas a diferentes níveis de radiação solar incidente. Sd: Densidade estomática; AdEp: Epiderme da superfície adaxial; Ppt: Espessura do parênquima paliçádico; Spt: Espessura do parênquima esponjoso; Lbt: Espessura da lâmina foliar; Nvb: Número de feixes vasculares; Lxy: Comprimento do xilema; Lph: Comprimento do floema; Wve: Espessura horizontal do feixe vascular; Lve: Espessura vertical do feixe vascular; Nxyv: Número de vasos do xilema; Cvt: Espessura da nervura central. As médias seguidas pela mesma letra minúscula comparam as espécies em cada ambiente, e as letras maiúsculas comparam a resposta de cada ambiente entre as espécies, utilizando o teste de Scott-Knott com 5% de probabilidade.

Fonte: os autores.

Tabela 2. Variáveis anatômicas do caule de *Piper arboreum*, *Piper tuberculatum* e *Piper nigrum* submetidas a diferentes níveis de radiação solar incidente

Ra- dição solar	100%			50%			20%		
Espécie	<i>P. arbo- reum</i>	<i>P. tu- bercu- latum</i>	<i>P. nigrum</i>	<i>P. arbo- reum</i>	<i>P. tu- bercu- latum</i>	<i>P. nigrum</i>	<i>P. arbo- reum</i>	<i>P. tu- bercu- latum</i>	<i>P. nigrum</i>
Ep	0,033 aA	0,019 bA	0,018 bA	0,016 aB	0,012 bB	0,012 bB	0,011 aC	0,011 aB	0,01 aB
Co	0,056 aA	0,05 bA	0,025 cB	0,056 aA	0,038 bB	0,036 bA	0,043 aB	0,034 bB	0,038 bA
LXy	0,220 aA	0,126 bB	0,117 bA	0,206 aA	0,236 aA	0,147 bA	0,153 bB	0,266 aA	0,146 bA
LPh	0,0566 bA	0,036 cB	0,086 aA	0,052 bA	0,052 bA	0,089 aA	0,05 aA	0,051 aA	0,059 aB
Wve	0,029 bA	0,046 aA	0,043 aA	0,030 bA	0,033 bB	0,038 aA	0,035 aA	0,033 aB	0,030 aB
Lve	0,172 bA	0,184 bA	0,208 aA	0,159 aA	0,157 aB	0,164 aB	0,186 aA	0,135 bC	0,120 bC
Htv	0,097 bA	0,097 cA	0,186 aA	0,110 bA	0,081 bB	0,178 aA	0,075 bA	0,079 bB	0,115 aB
Vtv	0,344 aA	0,218 cC	0,303 bA	0,328 aA	0,291 aB	0,327 aA	0,259 bB	0,353 aA	0,244 bB
Nxyv	20,466 aA	12,733 bA	15,066 bA	15,533 aB	11,00 bA	11,533 bB	10,333 aC	11,666 aA	12,01 aB
Xyd	0,021 bA	0,019 bB	0,028 aB	0,023 cA	0,028 bA	0,038 aA	0,020 bA	0,027 aA	0,023 bC

Variáveis anatômicas do caule de *Piper arboreum*, *Piper tuberculatum* e *Piper nigrum* submetidas a diferentes níveis de radiação solar incidente. Ep: Epiderme; Co: Colênquima; LXy: Comprimento do xilema; LPh: Comprimento do floema; Wve: Largura do elemento vaso; Lve: Comprimento do elemento vaso; Htv: Espessura horizontal do feixe vascular; Vtv: Espessura vertical do feixe vascular; Nxyv: Número de vasos do xilema; Xyd: Diâmetro do vaso do xilema. As médias seguidas pela mesma letra minúscula comparam as espécies em cada ambiente, e as letras maiúsculas comparam a resposta de cada ambiente entre as espécies, utilizando o teste de Scott-Knott com 5% de probabilidade.

Fonte: os autores.

Tabela 3. Variáveis anatômicas das raízes de *Piper arboreum*, *Piper tuberculatum* e *Piper nigrum* submetidas a diferentes níveis de radiação solar incidente

Radiação solar	100%			50%			20%		
Espécie	<i>P. arboreum</i>	<i>P. tuberculatum</i>	<i>P. nigrum</i>	<i>P. arboreum</i>	<i>P. tuberculatum</i>	<i>P. nigrum</i>	<i>P. arboreum</i>	<i>P. tuberculatum</i>	<i>P. nigrum</i>
Lxy	0,356 cA	0,682 aA	0,551 bA	0,335 bA	0,451 aB	0,442 aB	0,288 cB	0,497 aB	0,345 bC
Lph	0,082 bA	0,081 bA	0,139 aA	0,073 bA	0,064 bB	0,113 aB	0,062 bB	0,063 bB	0,090 aC
Nxyv	14,733 bA	16,00 bA	23,533 aA	16,533 aA	13,00 bB	20,133 aB	14,2 bA	12,00 bB	20,066 aB
Xyd	0,025 bA	0,029 bA	0,044 aA	0,020 bA	0,033 aA	0,030 aB	0,021 bA	0,030 aA	0,034 aB
Ct	0,305 cA	0,441 aA	0,339 bA	0,254 cB	0,416 aB	0,283 bB	0,221 cC	0,368 aC	0,285 bB
Vct	0,588 bC	0,748 aA	0,351 cA	0,730 aB	0,702 aB	0,367 bA	0,857 aA	0,525 bC	0,398 cA
Pt	0,028 bB	0,041 aA	0,031 bA	0,037 aA	0,031 bB	0,025 bA	0,027 aB	0,021 bC	0,018 bB
Vca	0,265 bC	0,386 aA	0,119 cA	0,486 aB	0,388 bA	0,120 cA	0,675 aA	0,196 bB	0,146 cA

Variáveis anatômicas das raízes de *Piper arboreum*, *Piper tuberculatum* e *Piper nigrum* submetidas a diferentes níveis de radiação solar incidente. Lxy: Comprimento do xilema; Lph: Comprimento do floema; Nxyv: Número de vasos do xilema; Xyd: Diâmetro dos vasos do xilema; Ct: Espessura do córtex; Vct: Espessura do cilindro vascular; Pt: Espessura da periderme; Vca: Área do cilindro vascular. As médias seguidas pela mesma letra minúscula comparam as espécies em cada ambiente, e as letras maiúsculas comparam a resposta de cada ambiente entre as espécies, utilizando o teste de Scott-Knott com 5% de probabilidade.

Fonte: os autores.

As estruturas anatômicas das folhas apresentaram diferenças quando cultivadas sob diferentes níveis de radiação solar incidente (Tabela 1). Quando cultivadas com 100% de radiação solar incidente, a espessura da epiderme adaxial, da nervura central e o número de feixes de nervuras foram maiores em *P. arboreum*, seguido por *P. nigrum* e *P. tuberculatum*. O comprimento do xilema, do floema, a espessura horizontal e vertical dos feixes vasculares e o número de vasos do xilema foram maiores em *P. nigrum*, seguido pelas outras espécies. A espessura do parênquima palisádico, esponjoso e limbo aumentou em *P. arboreum* e *P. nigrum*, sem

diferença significativa. A maior densidade estomática foi observada em *P. tuberculatum*, independentemente do ambiente de cultivo (Tabela 1).

O cultivo de *P. nigrum* com 50% de radiação resultou na maior espessura do parênquima paliçádico, comprimento do xilema, floema, espessura dos feixes horizontais e verticais e espessura da nervura central. A espessura do parênquima esponjoso e do limbo foliar foi maior em *P. arboreum* e *P. nigrum*, sem diferença significativa. Não houve diferença significativa na espessura da epiderme adaxial entre as três espécies quando cultivadas com 50% e 20% de radiação (Tabela 1).

Quando cultivada com 20% de radiação, *P. arboreum* apresentou o maior comprimento do xilema, espessura da nervura central e número de feixes. A espessura do parênquima paliçádico, o comprimento do limbo foliar, o comprimento do floema e a espessura horizontal e vertical dos feixes foram maiores em *P. nigrum*, seguidos respectivamente por *P. arboreum* e *P. tuberculatum*. A espessura do parênquima esponjoso e o número de vasos do xilema foram maiores em *P. arboreum* e *P. nigrum*, sem diferença significativa entre eles (Tabela 1).

Os caules das três espécies avaliadas apresentaram diferenças quando cultivados sob diferentes ambientes de radiação solar incidente (Tabela 2). Quando cultivadas com 100% de radiação solar incidente, *P. arboreum* exibiu maior espessura da epiderme, colênquima, comprimento do xilema, espessura do feixe vascular vertical e número de vasos do xilema, seguida pelas outras espécies. *P. nigrum* exibiu maior comprimento do floema, espessura do feixe vascular horizontal, diâmetro dos vasos do xilema, comprimento e largura dos elementos vasculares, sendo que este último não diferiu de *P. tuberculatum* (Tabela 2).

A espessura da epiderme, do colênquima e o número de vasos foram maiores em plantas de *P. arboreum* mantidas com 50% de radiação, seguidas pelas outras espécies. O comprimento do xilema apresentou o mesmo comportamento para *P. arboreum* e *P. tuberculatum*, sem diferença significativa entre as espécies. O comprimento do floema, a largura dos elementos vasculares, a espessura do feixe vascular horizontal e o diâmetro dos vasos do xilema foram maiores em *P. nigrum* (Tabela 2).

Para plantas mantidas com 20% de radiação, a espessura da epiderme, o comprimento do floema, a largura dos elementos de vaso e o número de vasos do xilema não apresentaram diferenças significativas entre as três espécies. *P. tuberculatum* apresentou o maior comprimento de xilema, espessura do feixe vascular vertical e diâmetro dos vasos do xilema, seguido pelas outras duas espécies, que não apresentaram diferenças significativas. A espessura do colênquima e o comprimento dos elementos de vaso foram maiores em *P. arboreum* (Tabela 2).

As estruturas radiculares também apresentaram alterações entre as espécies nos três ambientes de radiação solar (Tabela 3). Assim, quando cultivadas com 100% de radiação, o comprimento do xilema, a espessura do córtex, o cilindro vascular da periderme e a área do cilindro vascular aumentaram em *P. tuberculatum* e *P. nigrum* apresentou maior comprimento do floema, número de vasos e diâmetro dos vasos do xilema (Tabela 3).

O cultivo de *P. arboreum* com 50% de radiação solar causou um aumento na espessura da periderme e na área do cilindro vascular, seguido por *P. tuberculatum* e *P. nigrum*, respectivamente. O comprimento do floema foi superior em *P. nigrum*, assim como o comprimento do xilema e a espessura dos vasos do xilema, sendo que os dois últimos foram estatisticamente iguais aos de *P. tuberculatum* (Tabela 3).

P. arboreum cultivado com 20% de radiação solar apresentou valores mais altos de espessura e de área do cilindro vascular e de espessura da periderme, seguido por *P. tuberculatum* e *P. nigrum*. O comprimento do xilema e a espessura do córtex foram maiores em *P. tuberculatum*. *P. nigrum* apresentou maior comprimento do floema e maior número de vasos do xilema (Tabela 3).

Observou-se uma interação significativa entre os diferentes ambientes de radiação solar incidente (0%, 50% e 80%) com as espécies avaliadas (*P. tuberculatum*, *P. arboreum* e *P. nigrum*) para todos os parâmetros anatômicos de folha, caule e raiz (Tabelas 1, 2 e 3).

Em relação à anatomia foliar, *P. arboreum* cultivado com 100% de radiação solar incidente influenciou o aumento na densidade estomática, espessura da epiderme adaxial, comprimento do xilema e número de va-

tos xilemáticos, seguido pelas plantas mantidas a 50% e 20%. No entanto, a espessura do parênquima esponjoso, o número de feixes vasculares, a espessura do feixe vascular vertical e a espessura da nervura central foram maiores nas folhas mantidas a 20% de radiação. A espessura da lâmina foliar e o comprimento do floema não apresentaram diferença estatística entre os ambientes (Tabela 1).

P. tuberculatum apresentou a maior densidade estomática e o parênquima esponjoso mais espesso nas plantas mantidas a 100% de radiação. Observou-se um aumento no número de feixes vasculares, no comprimento do xilema, na espessura vertical dos feixes vasculares e na espessura da nervura central em plantas cultivadas no ambiente com 20% de umidade (Tabela 1). Não foram observadas diferenças significativas na espessura da epiderme adaxial, do parênquima paliçádico e do limbo, no comprimento do floema e no número de vasos do xilema.

Não foi observada diferença significativa na espessura da epiderme adaxial de *P. nigrum* nos diferentes ambientes. No entanto, a densidade estomática, o comprimento do xilema e do floema, o número de vasos xilemáticos e a espessura horizontal e vertical dos feixes vasculares foram maiores em plantas mantidas com 100% de radiação, seguidas pelas plantas mantidas com 50% e 20%, respectivamente. A espessura do parênquima paliçádico, esponjoso, limbo e nervura central foi maior em folhas mantidas com 20% de radiação solar (Tabela 1).

A espessura da epiderme do caule, o colênquima, o comprimento do xilema e o número de vasos de *P. arboreum* foram maiores em 100% de radiação, seguidos pelos outros ambientes. O comprimento do floema, a largura e o comprimento dos elementos de vaso e o diâmetro dos vasos não diferiram nos ambientes de crescimento (Tabela 2).

P. tuberculatum apresentou um aumento na espessura da epiderme, colênquima, da largura e do comprimento dos elementos de vaso e da espessura horizontal dos feixes vasculares quando cultivado em um ambiente com 100% de radiação solar incidente, seguido por aqueles mantidos a 50% e 20%. Os ambientes com menor incidência de radiação (20% e 50%) influenciaram o aumento no comprimento do xilema e do floema e

no diâmetro dos vasos do xilema. O número de vasos do xilema não apresentou diferença significativa entre os ambientes (Tabela 2).

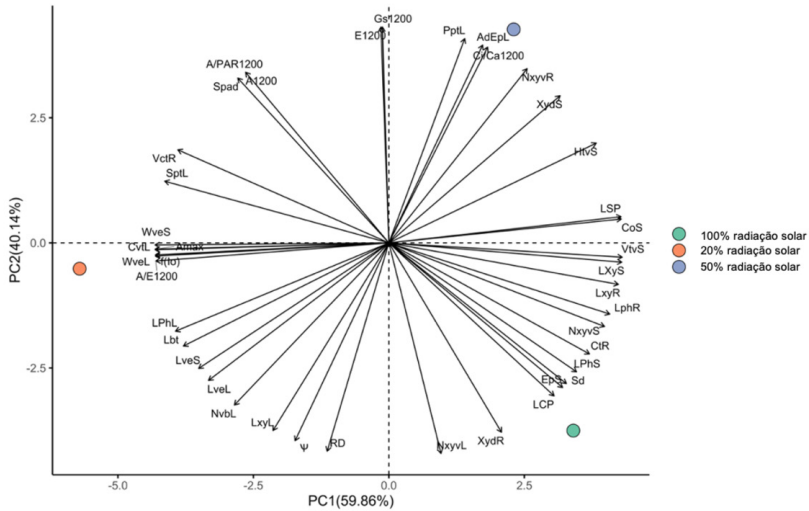
O aumento na radiação solar incidente resultou em maior espessura da epiderme do caule, comprimento do floema, largura e comprimento dos elementos de vaso, espessura horizontal e vertical dos feixes vasculares e número de vasos em *P. nigrum*. O comprimento do xilema não apresentou variação entre os ambientes (Tabela 2).

Quanto à anatomia da raiz, quando cultivada com maior incidência de radiação solar (100% e 50%), *P. arboreum* apresentou maior comprimento de xilema e floema, além de maior espessura do córtex. A baixa incidência de radiação influenciou a espessura e a área do cilindro vascular, onde foi observada uma diminuição de acordo com o aumento da incidência de luz em 50% e 100%, respectivamente. O número de vasos e a espessura dos vasos do xilema não apresentaram diferenças significativas (Tabela 3).

Em um ambiente de cultivo com 100% de incidência de radiação solar, *P. tuberculatum* apresentou aumento no comprimento do xilema e do floema, no número de vasos, na espessura do córtex, do cilindro vascular e da periderme. A espessura e a área do cilindro vascular não apresentaram diferenças significativas (Tabela 3).

Para as variáveis analisadas, dois componentes principais (PC) definiram 100% da variância dos dados em *P. arboreum*, sendo 59,86% para PC1 e 40,14% para PC2 (Figura 1). O componente 1 (59,86%) foi responsável pela variação da eficiência instantânea do uso da água (W/E). A taxa fotossintética bruta máxima em irradiação de saturação (A_{max}), a espessura horizontal do feixe vascular das folhas e a largura do elemento do vaso do caule foram influenciadas quando as plantas foram cultivadas com 20% da radiação solar; entretanto, a espessura do colênquima, o ponto de saturação de luz (PSL), a espessura vertical do feixe vascular e o comprimento do xilema do caule e da raiz foram influenciados pelo cultivo em ambientes com maior incidência de luz (100% e 50%). O componente 2 (40,14%) foi responsável pela variação da taxa de transpiração foliar (E), da condutância estomática (G_s), influenciada pelo cultivo a 50%, e da taxa respiratória no escuro (RD), bem como pelo número de vasos do xilema na folha, influenciado pelo cultivo a 100%.

Figura 1. Análise de componentes principais (PCA) das variáveis anatômicas e ecofisiológicas de *P. arboreum* em função dos diferentes ambientes de radiação solar incidente

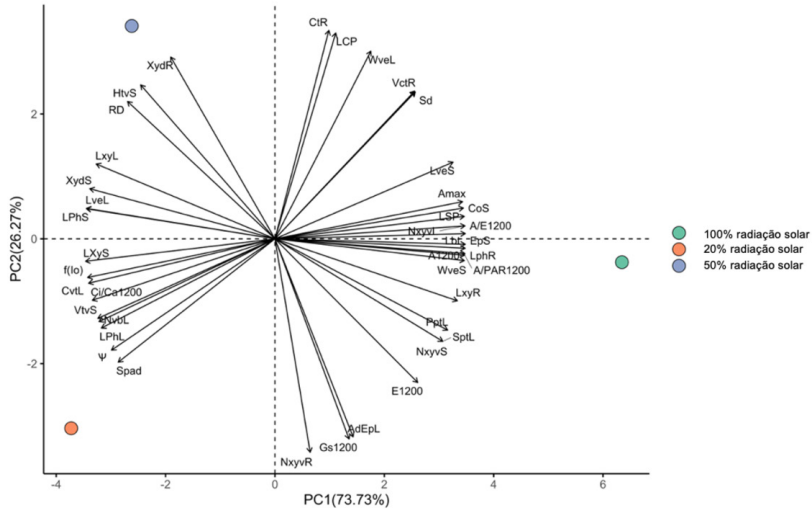


Análise de componentes principais (PCA) das variáveis anatômicas e ecofisiológicas de *P. arboreum* em função dos diferentes ambientes de radiação solar incidente. Amax: capacidade fotossintética; ϕ : rendimento quântico; RD: respiração no escuro; LCP: ponto de compensação de luz; LSP: ponto de saturação de luz; A1200: fotossíntese; Gs1200: condutância estomática; E1200: transpiração; Ci/Ca1200: razão entre CO_2 intercelular e ambiente; A/E1200: eficiência do uso da água; A/PAR1200: eficiência do uso da luz; Ψ_w : potencial hídrico foliar; Sd: densidade estomática; AdEpL: epiderme adaxial da folha; PptL: espessura do parênquima paliçádico da folha; SptL: espessura do parênquima esponjoso da folha; Lbt: espessura da lâmina foliar; NvbL: número de feixes vasculares da folha; LXyL: comprimento do xilema da folha; LPhL: comprimento do floema da folha; WveL: espessura horizontal do feixe vascular da folha; LveL: espessura vertical do feixe vascular da folha; NxyvL: número de vasos do xilema da folha; CvTL: espessura da nervura central da folha; EpS: epiderme do caule; CoS: colênquima do caule; LXyS: comprimento do xilema do caule; LPhS: comprimento do floema do caule; WveS: largura do elemento vaso do caule; LveS: comprimento do elemento vaso do caule; HtvS: espessura horizontal do feixe vascular do caule; VtvS: espessura vertical do feixe vascular do caule; NxyvS: número de vasos do xilema do caule; XydS: diâmetro do vaso do xilema do caule; LXyR: comprimento do xilema da raiz; LphR: comprimento do floema da raiz; NxyvR: número de vasos do xilema da raiz; XydR: diâmetro do vaso do xilema da raiz; CtR: espessura do córtex da raiz; VctR: espessura do cilindro vascular da raiz; PtR: Espessura da periderme na raiz; VcaR: Área do cilindro vascular na raiz.

Fonte: Os autores.

Os dois componentes principais (PC) de *P. tuberculatum* explicaram 100% da variância dos dados, sendo 73,73% para PC1 e 26,27% para PC2 (Figura 2). O componente 1 (73,73%) contribuiu para a variação de A/E, Amax, LSP, espessura do colênquima e número de vasos do xilema nas folhas, que foram influenciados pelo ambiente de 100% de radiação solar. No entanto, os ambientes de menor incidência solar (20% e 50%) influenciaram o rendimento quântico (Φ_i), o comprimento do xilema e do floema do caule e a espessura vertical dos feixes vasculares das folhas. O componente 2 (26,27%) contribuiu para a variação de Gs e o número de vasos do xilema na raiz aumentou com o cultivo a 20% de radiação solar incidente. Os ambientes de 50% e 100% contribuíram para o aumento de LSP e da espessura do córtex da raiz.

Figura 2. Análise de componentes principais (PCA) das variáveis anatômicas e ecofisiológicas de *P. tuberculatum* em função dos diferentes ambientes de radiação solar incidente

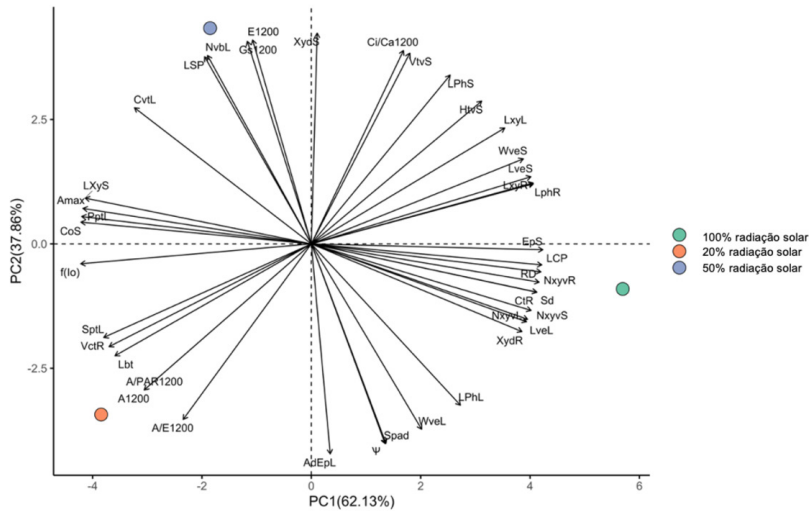


Análise de componentes principais (PCA) das variáveis anatômicas e ecofisiológicas de *P. tuberculatum* em função dos diferentes ambientes de radiação solar incidente. Amax: capacidade fotossintética; ϕ : rendimento quântico; RD: respiração no escuro; LCP: ponto de compensação de luz; LSP: ponto de saturação de luz; A1200: fotossíntese; Gs1200: condutância estomática; E1200: transpiração; Ci/Ca1200: razão entre CO_2 intercelular e ambiente; A/E1200: eficiência do uso da água; A/PAR1200: eficiência da luz; Ψ_w : potencial hídrico foliar; Sd: densidade estomática; AdEpL: epiderme da superfície adaxial da folha; PptL: espessura do parênquima paliçádico da folha; SptL: espessura do parênquima esponjoso da folha; Lbt: espessura da lâmina foliar da folha; NvbL: número de feixes vasculares da folha; Lxyl: comprimento da folha de xilema; LpHL: comprimento da folha de floema; WvEL: espessura horizontal do feixe vascular da folha; LveL: espessura vertical do feixe vascular da folha; NxyvL: número de vasos do xilema na folha; CvtL: espessura da nervura central da folha; EpS: caule da epiderme; CoS: caule do colênquima; LxYS: comprimento do caule do xilema; LPhS: comprimento do caule do floema; WveS: largura do elemento vaso no caule; LveS: comprimento do elemento vaso no caule; HtvS: espessura horizontal do feixe vascular no caule; VtvS: espessura vertical do feixe vascular no caule; NxyvS: número de vasos do xilema no caule; XydS: diâmetro dos vasos do xilema no caule; LxYR: comprimento da raiz do xilema; LphR: comprimento da raiz do floema; NxyvR: número de vasos do xilema na raiz; XydR: diâmetro dos vasos do xilema na raiz; CtR: espessura do córtex na raiz; VctR: espessura do cilindro vascular na raiz; PtR: espessura da periderme na raiz; VcaR: área do cilindro vascular na raiz.

Fonte: Os autores.

Os componentes principais (PC) de *P. nigrum* explicam 100% da variância dos dados, sendo 62,14% para PC1 e 37,86% para PC2 (Figura 3). O componente 1 (62,14%) explica a variação de $\phi(I_0)$ Amax, que sofreu um aumento no ambiente com 20% de radiação solar incidente, e RD, espessura da epiderme do caule e comprimento do xilema da raiz, que apresentaram melhor desempenho quando as plantas foram mantidas com 100% de radiação. O componente 2 (37,86%) contribuiu para Gs, E, razão entre a concentração de CO₂ intercelular e ambiente (C_i/C_a) e o diâmetro do vaso do xilema do caule de plantas cultivadas com 50% de luz incidente. Entretanto, o potencial hídrico foliar (Ψ_w), SPAD e a espessura da epiderme da superfície adaxial foram influenciados pelo ambiente com 100% de radiação solar incidente.

Figura 3. Análise de componentes principais (PCA) das variáveis anatômicas e ecofisiológicas de *P. nigrum* em função dos diferentes ambientes de radiação solar incidente



Análise de componentes principais (PCA) das variáveis anatómicas e ecofisiológicas de *P. nigrum* em função dos diferentes ambientes de radiação solar incidente. Amax: capacidade fotossintética; Φ : rendimento quântico; RD: respiração no escuro; LCP: ponto de compensação de luz; LSP: ponto de saturação de luz; A1200: fotossíntese; Gs1200: condutância estomática; E1200: transpiração; Ci/Ca1200: razão entre CO_2 intercelular e ambiente; A/E1200: eficiência do uso da água; A/PAR1200: eficiência do uso da luz; Ψ_w : potencial hídrico foliar. Sd: densidade estomática; AdEpL: epiderme da superfície adaxial da folha; PptL: espessura do parênquima paliçádico da folha; SptL: espessura do parênquima esponjoso da folha; Lbt: espessura da lâmina foliar; NvL: número de feixes vasculares da folha. Lxyl: comprimento da folha de xilema; LPhL: comprimento da folha de floema; WvL: espessura horizontal do feixe vascular da folha; LveL: espessura vertical do feixe vascular da folha; NxyvL: número de vasos do xilema na folha; CvtL: espessura da nervura central da folha. EpS: caule da epiderme; CoS: caule do colênquima; LxYs: comprimento do caule do xilema; LPhS: comprimento do caule do floema; WveS: largura do elemento vaso no caule; LveS: comprimento do elemento vaso no caule; HtvS: espessura horizontal do feixe vascular no caule; VtvS: espessura vertical do feixe vascular no caule; NxyvS: número de vasos do xilema no caule; XydS: diâmetro dos vasos do xilema no caule. LxyR: comprimento da raiz do xilema; LphR: comprimento da raiz do floema; NxyvR: número de vasos do xilema na raiz; XydR: diâmetro dos vasos do xilema na raiz; CtR: espessura do córtex na raiz; VctR: espessura do cilindro vascular na raiz. Ptr: espessura da periderme na raiz; VcaR: área do cilindro vascular na raiz.

Fonte: Os autores.

Discussão

Os efeitos da intensidade da radiação solar incidente na anatomia e fisiologia das plantas do gênero *Piper* são extremamente importantes, visto que são plantas originárias de ambientes sombreados, particularmente das florestas Atlântica e Amazônica (Araújo *et al.*, 2011). Além disso, *Piper nigrum* passou por melhoramento genético para ser cultivada em pleno sol.

A luz está diretamente ligada à fotossíntese e sua intensidade pode alterar o metabolismo e o crescimento das plantas, resultando em mudanças estruturais (Lenhard *et al.*, 2013). Muitas espécies são capazes de se adaptar a diferentes ambientes de radiação solar incidente, e a plasticidade fenotípica relacionada à luz é responsável por isso, além de ser extremamente importante para a sobrevivência e o estabelecimento das plantas em ambientes com variações de luz e dinâmica (Lima *et al.*, 2010).

A priori, o corpo da planta tem suas estruturas formadas com base em sua composição genética e, conseqüentemente, seu funcionamento fisiológico também, uma vez que está diretamente ligado ao organograma das estruturas anatômicas. No entanto, a luz tem um grande efeito no crescimento das plantas, de modo que a anatomia e a fisiologia podem se ajustar a diferentes níveis de radiação solar incidente para melhorar o desempenho ou simplesmente manter a planta viva (Krahmer *et al.*, 2018).

Os valores de densidade estomática, espessura do parênquima paliçádico e espessura do limbo foliar foram maiores em todas as espécies quando cultivadas com 100% de radiação solar incidente (Tabela 1). Isso ocorre porque a diminuição da intensidade da radiação solar causa uma redução no número de estômatos, além do parênquima e do limbo foliar (Moraes *et al.*, 2003). A densidade estomática está ligada ao aumento da conversão de energia luminosa em energia química, que ocorre com maior intensidade de radiação solar (Malone *et al.*, 1993).

A maior espessura do parênquima paliçádico em plantas expostas a alta radiação solar incidente é um mecanismo para evitar a fotoinibição (Dardengo *et al.*, 2017). Isso permite que a luz seja transmitida mais diretamente, evitando que o excesso de luz incida na parte superior da planta.

O Amax apresentou maior contribuição no ambiente com 100% de radiação solar incidente em *P. tuberculatum*, enquanto *P. arboreum* e *P. nigrum* apresentaram maior contribuição no ambiente com 20% de radiação. O aumento do Amax em plantas mantidas com 100% de radiação mostra que a espécie pode se ajustar para tolerar altos valores de radiação fotossinteticamente ativa (RFA). Isso demonstra que a espécie necessitou de muita radiação solar para atingir seu Amax. O maior ganho fotossintético está diretamente ligado ao aumento do Amax (Marenco *et al.*, 2014).

Plantas aclimatadas para baixa radiação solar incidente perdem sua eficiência fotossintética quando submetidas a altos níveis de RFA. Além disso, o ambiente com menor radiação solar incidente requer uma melhoria na captação de luz (Zhang; Ma; Chen, 2003).

Conforme observado nos componentes principais, a RD apresentou maior variação para todas as espécies, quando cultivadas com 100% de radiação solar incidente, indicando que o balanço de carbono não foi alterado. O desequilíbrio ocorre quando, em um ambiente de sol pleno, a RD é reduzida (Aleric; Kirkman, 2005). No entanto, o ponto de compensação de luz (LCP) em *P. arboreum* e *P. nigrum* foi reduzido no ambiente com maior sombreamento, o que é causado pelo baixo valor de RD. Contudo, *P. tuberculatum* manteve seu LCP no ambiente com 100% de radiação.

P. arboreum e *P. tuberculatum* sofreram contribuição do LSP no ambiente com 100% de radiação solar incidente, apresentando pontos de 1200 e 1600, respectivamente. Plantas cultivadas com níveis mais altos de radiação solar são capazes de lidar com a alta incidência de luz, onde, além de um LSP mais alto, elas também apresentam taxas de Gs e A mais elevadas.

A maior espessura da epiderme da folha, do caule e da raiz foi encontrada em plantas de *P. nigrum* quando cultivadas com 100% de radiação solar. Essa é uma estratégia adaptativa para evitar a perda intensa de água, visto que a planta está em um ambiente com alta exposição à luz e alta demanda de transpiração. Como resultado, observou-se um menor Ψ_w (Batista *et al.*, 2010), causado pelo processo de melhoramento pelo qual o genótipo passou.

O Fi indica a quantidade de CO₂ assimilada por cada fóton absorvido. Os valores mais altos foram observados em *P. tuberculatum* e *P. nigrum*

quando cultivadas com 20% de radiação solar incidente. Esse aumento ocorre porque as plantas mantidas com baixa radiação solar incidente têm uma limitação na quantidade de energia recebida. Portanto, mesmo com uma pequena quantidade de energia, a espécie pode assimilar mais carbono, resultando no aumento de $\phi(I_0)$.

Conclusão

O ambiente com 100% de radiação contribuiu para o aumento da densidade estomática e da espessura do parênquima paliçádico e do limbo foliar de todas as espécies. Como esperado, a eficiência do uso da água foi maior nas plantas de *P. arboreum* mantidas a 20% de radiação.

Entretanto, *P. tuberculatum* apresentou valores mais elevados nas plantas mantidas a 100% de radiação. Além disso, apresentou um aumento na sua fotossíntese máxima (A_{max}) e no número de vasos do xilema. O incremento dessas variáveis indica que a espécie apresenta forte plasticidade.

P. nigrum apresentou um aumento na espessura da epiderme da folha, do caule e da raiz no ambiente com 100% de radiação. Tal incremento ajudou a planta a reduzir seu potencial hídrico foliar, o que ocorreu porque o genótipo passou por melhoramento genético para ser cultivado em pleno sol. Os resultados deste experimento comprovam a perda de plasticidade em *P. nigrum*. Portanto, recomenda-se a realização de trabalhos adicionais de melhoramento genético para o desenvolvimento de genótipos mais tolerantes a ambientes com baixa incidência de radiação solar.

Referências

- AHEMD, H. A., AL-FARAJ, A. A., ABDEL-GHANY, A. M. Shading greenhouses to improve the microclimate, energy and water saving in hot regions: A review. **Sci. Hortic.** [S. l.], v.201, p. 36–45, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2016.01.030>.
- AHMAD, N., FAZAL, H., ABBASI, B. H., FAROOQ, S., ALI, M., KHAN, M. A. Biological role of *Piper nigrum* L. (Black pepper): A review. **Asian Pacific Journal of Tropical Biomedicine**, [S. l.], v. 2, n. 3, 1945–1953, 2012. DOI: [https://doi.org/10.1016/S2221-1691\(12\)60524-3](https://doi.org/10.1016/S2221-1691(12)60524-3).

ALBUQUERQUE, F. C., DUARTE, M. L. R., BENCHIMOL, R. L., ENDO, T. (2001) Resistência de piperáceas nativas da Amazônia à infecção causada por *Nectria haematococca* f. sp. piperis. **Acta Amaz.**, [S. l.], v. 31 n. 3, p. 341–348, 2001. <https://doi.org/10.1590/1809-43922001313348>.

ALERIC, K. M., KIRKMAN, K. Growth and photosynthetic responses of the federally endangered shrub, *Lindera melissifolia* (Lauraceae), to varied light environments. **American Journal of Botany**, [S. l.], v. 92, n. 4, p. 682–689, 2005. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.92.4.682>.

ARAUJO, C. A., CAMARA, C. A., MORAES, M. M., VASCONCELOS, G. I. N., PEREIRA, M. R., ZARTMAN, C. E. Chemical Compositions of Essential Oil of Piper Species from Atlantic Forest of Amazonia, Brazil. **Records of Natural Products**, [S. l.], v. 13, n. 4, p. 1–9, 2019. DOI: <https://doi.org/10.25135/rnp.110.18.09.904>

ARAÚJO, M. S., MIGUEL, J. R., JASCONE, C. E. S. O gênero Piper L. (Piperaceae) no Parque Natural Municipal da Taquara, Duque de Caxias, RJ, Brasil. **Saúde & Ambiente em Revista**, [S. l.], v. 6, n. 2, p. 1–21, 2011.

BATISTA, L. A., GUIMARÃES, R. J., PEREIRA, F. J., CARVALHO, G. R., CASTRO, E. M. Anatomia foliar e potencial hídrico na tolerância de cultivares de café ao estresse hídrico. **Revista Ciênc Agronômica**, [S. l.], v. 41, n. 3, p. 475–481, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1590/S1806-66902010000300022>.

CELESTINO, C. O., RIBEIRO VARÃO, C. A., VELUDO, H. H., BRAGA, A. G., LIMA, R. A. Ação inseticida do extrato de *Piper tuberculatum* (Jacq.). **South American Journal of Basic Education, Technical and Technological**, [S. l.], v. 3, n. 2, p. 3–9, 2016. Disponível em: <https://periodicos.ufac.br/index.php/SAJEBTT/article/view/615>. Acesso em: 15 jun. 2026.

CYSNE, J. B., CANUTO, K. M., PESSOA, O. D.L., NUNES, E. P., SILVEIRA, E. R. Leaf essential oils of four Piper species from the State of Ceará – northeast of Brazil. **Journal of the Brazilian Chemical Society**, [S. l.], v. 16, n. 6b, p. 1378–1381, 2005. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0103-50532005000800012>.

DARDENGO, J. F. E., ROSSI, A. A. B., SILVA, I. V., PESSOA, M. J. G., SILVA, C. J. Análise da influência luminosa nos aspectos anatômicos de folhas de *Theobroma speciosum* Willd ex Spreng. (Malvaceae). **Ciência Florestal**, [S. l.], v. 27, n. 3, p. 843–851, 2017. DOI: <https://doi.org/10.5902/1980509828634>.

DOUSSEAU, S., ALVARENGA, A. A. D., ALVES, E., CHAVES, I. D. S., SOUZA, E. D. S., ALVES, J. D. S. Physiological, morphological and biochemical characteristics of the sexual propagation of *Piper aduncum* (Piperaceae). **Rev Bras Bot.**, [S. l.], v. 34, n. 3, p. 297–305, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0100-84042011000300005>.

EVANS, J. R. Leaf anatomy enables more equal access to light and CO₂ between chloroplasts. **New Phytologist**, [S. l.], v. 143, n. 1, p. 93–104, 1999. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1999.00440.x>.

FACUNDO, V. A., POLLLI, A. R., RODRIGUES, R. V., MILITÃO, J. S. L. T., STABELLI, R. G., CARDOSO, C. T. Constituintes químicos fixos e voláteis dos talos e frutos de *Piper tuberculatum* Jacq e das raízes de *P. hispidum* H. B. K. **Acta Amaz.**, [S. l.], v. 38, n. 4, p. 743–748, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0044-59672008000400018>.

FAO (United Nations Food and Agriculture Organization). 2023. **The water–energy–food nexus a new approach in support of food security and sustainable agriculture**. Disponível em: http://www.fao.org/nr/water/docs/FAO_nexus_concept.pdf. Acesso em: 20 abr. 2025.

FRANKLIN, G. L. Preparation of thin sections of synthetic resins and wood – resin composites, and a new macerating method for wood. **Nature**, [S. l.], v. 155, n. 51, 1945. DOI: <https://doi.org/10.1038/155051a0>.

GEORGE, K. J., MALIK, N., KUMAR, I. V., KRISHNAMURTHY, K. Gene expression analysis in drought tolerant and susceptible black pepper (*Piper nigrum* L.) in response to water deficit stress. **Acta. Physiol. Plant.**, [S. l.], v. 39, n. 104, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11738-017-2398-5>.

KAISER, E. Verfahren zur Herstellung einer tadellosen Glycerin–Gelatine. **Botanisch Zentralb.**, [S. l.], v. 18, p. 25–26, 1980.

KRAHMER, J., GANPUDI, A., ABBAS, A., ROMANOWSKI, A., HALLIDAY, K. J. Phytochrome, carbon sensing, metabolism, and plant growth plasticity. **Plant Physiol.**, [S. l.], v. 176, n. 2, p. 1039–1048, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.17.01437>.

LENHARD, N. R., PAIVA NETO, V. B., SCALON, S. P., ALVARENGA, A. A. Crescimento de mudas de pau-ferro sob diferentes níveis de sombreamento. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, [S. l.], v. 43, n. 2, p. 178–186, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1590/S1983-40632013000200012>.

LIMA, M. A. O., MIELKE, M. S., LAVINSKY, A. O., FRANÇA, S., ALMEIDA, A. A. F., GOMES, F. P. Crescimento e plasticidade fenotípica de três espécies arbóreas com uso potencial em sistemas agroflorestais. **Sci. For.**, [S. l.], v. 38, p. 527–534, 2010.

LOBO, F. A., BARROS, M. P., DALMAGRO, H. J., DALMOLIN, Â. C., PEREIRA, W. E., SOUZA, É. C., VOURLITIS, G. L., ORTÍZ, C. E. R. Fitting net photosynthetic light–response curves with Microsoft Excel – a critical look at the models. **Photosynthetica**, [S. l.], v. 51, n. 3, p. 445–456, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11099-013-0045-y>.

MALONE, S. R., MAYEUX, H. S., JOHNSON, H. B., POLLEY, H. W. Stomatal density and aperture length in four plant species grown across a subambient CO₂ gradient. **American Journal of Botany**, [S. l.], v. 80, n. 12, p. 1413–1418, 1993. DOI: <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1993.tb15386.x>.

MARENCO, R. A., ANTEZANA-VERA, A. S., GOUVÊA, P. R. S., CAMARGO, M. A. B., OLIVEIRA, M. F., SANTOS, J. K. S. Fisiologia de espécies florestais da Amazônia: fotossíntese, respiração e relações hídricas. **Revista Ceres**, [S. l.], v. 61, n. suppl, p. 786–799, 2014. DOI <https://doi.org/10.1590/0034-737x201461000004>.

MENEZES, A. J. E. A., HOMMA, A. K. O., ISHIZUKA, Y., KODAMA, N. R., KODAMA, E. E. (2013) **Gliricídia como tutor vivo para pimenteira-do-reino**. Belém, PA: Embrapa Amazônia Oriental, 2013. 31 p.

MORAIS, H., MARUR, C. J., CARAMORI, P. H., RIBEIRO, A. M. A., GOMES, J. C. Características fisiológicas e de crescimento de cafeeiro sombreado com guandu e cultivado a pleno sol. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, [S. l.], v. 38, n. 10, p. 1131–1137, 2003. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2003001000001>.

PERERA-CASTRO, A. V., BRITO, P., GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ, Á. M. Light response in alpine species: different patterns of physiological plasticity. **Flora**. [S. l.], v. 234, p. 165–172, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2017.07.007>.

RAMALHO, M. A. P., FERREIRA, D. F., OLIVEIRA, A. C. **A experimentação em genética e melhoramento de plantas**. Lavras: Ufla, 2000. 326 p.

SEGATTO, F. B., BISOGNIN, D. A., BENEDETTI, M., COSTA, L. C., RAMPELOTTO, M. V., NICOLOSO, F. T. Técnica para estudo da anatomia da epiderme foliar de batata. **Ciência Rural**, [S. l.], v. 34, n. 5, p. 1597–1601, 2004. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0103-84782004000500042>.

SILVA, J. A., OLIVEIRA, F. F., GUEDES, E. S., BITTENCOURT, M. A. L., OLIVEIRA, R. A. Atividade antioxidante de *Piper arboreum*, *Piper dilatatum* e *Piper divaricatum*. **Rev. Bras. Plantas Med.**, [S. l.], v. 16, n. 3, suppl. 1, p. 700–706, 2014. DOI: https://doi.org/10.1590/1983-084x/13_097.

SOUZA, P. G., ALBINO, A. M., LIMA, R. A. Identificação de metabólitos secundários no extrato etanólico das inflorescências de *Piper arboreum* AUBL. e seu potencial candidacida. **Biota Amazônia (Biote Amazonie, Biota Amazonia, Amazonian Biota)**, [S. l.], v. 9, n. 2, p. 32–34, 2019.

VIEIRA, T. O., LAGE-PINTO, F., RIBEIRO, D. R., ALENCAR, T. S., VITÓRIA, A. P. Estresse luminoso em plântulas de jequitibá-rosa (*Cariniana legalis*, Lecythidaceae): monitoramento da capacidade de aclimação fotossintética sob duas intensidades luminosas. **Vértices**, [S. l.], v. 13, p. 129–142, 2012. DOI: <https://doi.org/10.5935/1809-2667.20110029>.

WATERS, M., LANGDALE, J. A. The making of a chloroplast. **EMBO Journal**, [S. l.], v. 28, p. 2861–2873, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1038/emboj.2009.264>.

YUAN, C. M., WU, T., GENG, Y. F., CHAI, Y., HAO, J. B. Phenotypic plasticity of lianas in response to altered light environment. **Ecol. Res.**, [S. l.], v. 31, n. 3, p. 375–384, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11284-016-1343-1>.

ZHANG, S., MA, K., CHEN, L. Response of photosynthetic plasticity of *Paeonia suffruticosa* to changed light environments. **Environmental and Experimental Botany**, [S. l.], v. 49, n. 2, p. 121–133, 2003. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0098-8472\(02\)00063-1](https://doi.org/10.1016/S0098-8472(02)00063-1).

CAPÍTULO XIII.

Aspectos fisiológicos e morfológicos de três genótipos de *Piper nigrum* submetidos a ciclos de déficit hídrico e reidratação recorrente

Basílio Cerri Neto¹

Vinicius de Souza Oliveira²

Thayanne Rangel Ferreira³

Jeane Crasque⁴

Lúcio de Oliveira Arantes⁵

José Altino Macho Filho⁶

Thiago Corrêa de Souza⁷

Antelmo Ralph Falqueto⁸

Edilson Romais Schmildt⁹

Carla da Silva Dias¹⁰

Sara Dousseau-Arantes¹¹

DOI: 10.52695/978-65-5456-195-2.13

1 ID: <https://orcid.org/0000-0002-5778-6185>

2 ID: <https://orcid.org/0000-0003-4068-1587>

3 ID: <https://orcid.org/0000-0002-4856-3887>

4 ID: <https://orcid.org/0000-0002-2731-4195>

5 ID: <https://orcid.org/0000-0001-7266-6563>

6 ID: <https://orcid.org/0000-0001-7759-2479>

7 ID: <https://orcid.org/0000-0002-4991-7704>

8 ID: <https://orcid.org/0000-0003-3146-1873>

9 ID: <https://orcid.org/0000-0002-3457-7997>

10 ID: <https://orcid.org/0009-0005-6102-6057>

11 ID: <https://orcid.org/0000-0001-6202-4153>

Introdução

Entre os fatores abióticos, o déficit hídrico é o maior fator limitante que gera impactos profundos na agricultura mundial, limitando a distribuição de carbono, a síntese de carboidratos e o crescimento (Kavroulakis *et al.*, 2018). O déficit hídrico recorrente acomete tanto plantas em ambientes naturais quanto em ambientes de produção agrícola; porém, a seca pode ser um evento recorrente ao longo de um período, e não um evento pontual (Menezes-Silva *et al.*, 2017). O déficit hídrico severo pode ocasionar na limitação da fotossíntese, em desequilíbrio no metabolismo e, por fim, na morte da planta.

Biologicamente, a tolerância à seca seria a habilidade de a planta sobreviver a um episódio estressante; entretanto, na esfera agrônômica, a tolerância faz referência à manutenção da capacidade de ela produzir, mesmo sob condições estressantes (Maggio *et al.*, 2018). Estratégias de sobrevivência ao déficit hídrico envolvem mecanismos de tolerância para reduzir ou recuperar danos, e estratégias de prevenção, que se empregam para evitar efeitos nocivos (Fang; Xiong, 2015).

A percepção do déficit hídrico pelas plantas pode ativar estratégias de evitação e de tolerância, onde podem agir em conjunto ou isoladas. A redução do crescimento frente às limitações de recursos é a estratégia de evitação mais amplamente conservada entre as espécies vegetais (Maggio *et al.*, 2018).

O Brasil é o segundo maior produtor de pimenta-do-reino, de acordo com a Organização para a Alimentação e Agricultura das Nações Unidas (Fao, 2024), com uma produção de 128.331 t da especiaria em 2022, sendo o estado brasileiro do Espírito Santo o maior produtor nacional, com 76.533 t de pimentas-do-reino colhidas (IBGE, 2024).

Conhecida como pimenta preta, a pimenta-do-reino é o condimento mais popular do mundo, tendo alcançado o *status* de rei das especiarias (Takooree *et al.*, 2019). É utilizada em uma infinidade de aplicações da indústria alimentícia e farmacêutica, devido à existência de uma vasta gama de metabólitos secundários contidos em toda a planta, principalmente em seus grãos (Ahmad *et al.*, 2012). Um dos principais problemas que afetam o

cultivo da pimenta-do-reino é causado por fatores de origem biótica, como doenças de solo (fusariose e nematóides), e de origem abiótica (seca, salinidade e inundações) (Ahmad *et al.*, 2012).

Pouco se sabe sobre o efeito do déficit hídrico na pimenteira-do-reino. Contudo, estudos feitos por Krishnamurthy *et al.* (2016) relatam que o déficit hídrico afetou intensamente a produção, além de reduzir as trocas gasosas e os níveis de carboidratos; contudo, genótipos tolerantes não foram severamente afetados.

Segundo Hamdin, Hussain e Chong (2020), existe muita variabilidade na expressão genética dos genótipos da pimenteira-do-reino quando submetida ao déficit hídrico, no entanto, são escassos estudos que investigam o efeito da falta de água recorrente em diferentes genótipos da cultura.

O alarme é a primeira etapa do estresse. O início se dá por meio da ativação de vias de detecção causadas pela perturbação da homeostase gerada pelo estressor (Borowitzka, 2018). Segundo Maggio *et al.* (2018), o fechamento estomático é a reação de alarme mais vista em plantas sob déficit hídrico. Isso ocorre devido a ativação do modo de sobrevivência, onde as plantas apresentam crescimento lento e consequente baixa produção.

Plantas com hipersensibilização do alarme ativam precocemente seus mecanismos de defesa, ocasionando uma maior sobrevivência caso o estresse seja severo. Porém, em ambientes de produção agrícola o déficit hídrico costuma ser leve ou moderado, e evitar as reações de alarme pode aumentar a produtividade (Maggio *et al.*, 2018).

Levando em consideração a importância da pimenteira-do-reino mundialmente, compreender os mecanismos de resposta ao estresse hídrico recorrente é de extrema importância para a cultura, tendo em vista que há evidências de que o déficit hídrico afeta, de maneiras diferentes, cada genótipo da pimenteira do reino (Hamdin *et al.*, 2020). Sendo assim, o objetivo do presente estudo foi avaliar as respostas fisiológicas, morfológicas e anatômicas de três genótipos de *Piper nigrum* submetidas a três ciclos de seca e posterior reidratação.

Material e métodos

O experimento foi conduzido na Fazenda Experimental de Linhares, do Instituto Capixaba de Pesquisa, Assistência Técnica e Extensão Rural (INCAPER), no município de Linhares, região Norte do estado do Espírito Santo. Foram avaliadas três cultivares de *Piper nigrum* L., Bragantina, Kottanadan broto roxo e Balankota. Os materiais vegetativos foram obtidos de plantas matrizes do Banco Ativo de Germoplasma do INCAPER e as mudas propagadas por estaquia pelo método descrito por George *et al.* (2017), em tubetes com capacidade para 280 cm³ preenchidos com substrato Bioplant® e três gramas de osmocote 6 meses.

Após atingirem o padrão comercial de 30 cm de comprimento da parte aérea (90 dias após o estaqueamento), foi efetuado o transplântio para vasos de 8 L preenchidos com solo e adubação corrigida de acordo com Prezotti *et al.* (2007). Para o volume de 6 m³ de solo foram utilizados 13 kg de calcário, 30 kg de Super Simples, 2 kg KCl e 350 g de FTE, e 12 sacos de esterco de galinha, adicionando-se também 5 g de osmocote de 8 meses por vaso. Após o transplântio, as plantas foram mantidas em pleno sol por 12 meses, com manejo nutricional e hídrico para atingir maior desenvolvimento vegetativo antes de serem submetidas ao estresse. Depois desse período, as plantas foram transferidas para casa de vegetação, na qual permaneceram por 15 dias para aclimação.

O estudo foi iniciado em 7 de abril de 2020, quando as plantas atingiram 12 meses após o estaqueamento, e foi composto pelos tratamentos seca e controle, com finalização em 2 de junho de 2020. A seca foi determinada pelo déficit hídrico recorrente, composto por três ciclos. Cada ciclo foi constituído de uma fase de desidratação, imposta pela suspensão da rega, e outra de reidratação, definido pelo retorno da irrigação até a capacidade de campo. O período máximo de restrição hídrica foi definido com base na capacidade de as plantas manterem a taxa fotossintética em torno de 0 a 1 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de CO₂, considerado estresse máximo (Cerri Neto *et al.*, 2023). A recuperação das plantas foi certificada no momento em que as avaliações de trocas gasosas se equipararam com o controle.

Foram efetuadas avaliações de potencial hídrico foliar (Ψ_w) nos dois grupos de plantas (seca e controle) antes de iniciar o estudo (TO), e durante cada período de seca e reidratação dos três ciclos, sendo avaliada uma planta por parcela. O Ψ_w foi medido utilizando-se a câmara de pressão de Scholander (Scholander *et al.*, 1965) (Modelo 1000, PMS Instrument Co., Albany, OR, USA) em folhas sadias completamente expandidas, coletadas no terço médio das plantas, no período da antemanhã, entre as 5h.

As trocas gasosas foram avaliadas a partir do momento em que o ciclo de estresse hídrico foi iniciado e a cada dois dias. Em cada parcela, foram avaliadas duas plantas, sendo efetuadas avaliações em uma folha madura e completamente expandida, localizada entre o segundo ou terceiro nó, contado a partir do ápice caulinar do ramo plagiotrópico. As análises foram efetuadas entre 8h e 11h. Um controlador de injeção de CO_2 foi utilizado para manter uma concentração constante de CO_2 de 400 ppm na câmara do IRGA LI-6400, o qual tem uma área de análise de 6 cm^2 e é equipado com uma fonte de luz vermelho-azul (6400-02B), emitida por meio de *light emitting diodes* (LEDs), sendo avaliadas as seguintes características: taxa fotossintética (PN), condutância estomática (gs), concentração intracelular de CO_2 (Ci) e taxa transpiratória (E). A partir desses dados, foi estimada a eficiência instantânea da carboxilação (ICE) pela razão entre PN/Ci e a eficiência instantânea de uso da água (WUE) pela razão entre a PN e a E (Machado *et al.*, 2005).

No terceiro ciclo de déficit hídrico recorrente, foram realizadas avaliações da fluorescência da clorofila *a* após a seca e a recuperação, utilizando-se o fluorômetro *Handy-PEA* (Hansatech, UK), de acordo com as recomendações de Strasser *et al.* (2004), comparando os valores com as plantas do grupo controle, denominado de TO. As folhas foram adaptadas ao escuro utilizando-se *clips* foliares por 30 minutos, período para oxidação completa do fotossistema. Após, foi emitido um *flash* de luz saturante de 3000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de fótons com duração de 1 segundo, e obtidos os parâmetros estabelecidos pelo Teste JIP. A interpretação e normalização dos parâmetros medidos e calculados, a partir deste teste, foram feitas de acordo com Strasser e Strasser (1995).

Ao final da terceira reidratação, cinco plantas do grupo controle e dos ciclos de seca e reidratação foram avaliadas quanto ao desenvolvimento da parte aérea, pela contagem do número de folhas (NF), área foliar total, determinação da massa seca foliar (MSF), fração de massa foliar (FMF), comprimento do caule (CC), massa seca do caule (MSC), fração de massa do caule (FMC) e massa seca da parte aérea (MSPA). O desenvolvimento radicular foi mensurado pela medição do comprimento da maior raiz (CR), volume radicular (VR), número de raízes (NR), massa seca do sistema radicular (MSR), densidade do tecido radicular (DTR). A qualidade das plantas foi avaliada pelo acúmulo de massa seca total (MST) e pelo índice de qualidade de Dickson (IQD).

A alocação de massa seca, expressa em g, foi obtida pela pesagem dos órgãos fracionados com o auxílio de uma balança analítica de precisão, após secagem em estufa com circulação forçada de ar, à temperatura de 65 °C, até peso constante. O CC foi obtido medindo-se do coleto até a gema apical, utilizando uma régua graduada e expressando os resultados em cm. A FMC, AFE e AFU foram obtidas conforme Poorter *et al.* (2012). A massa seca da parte aérea foi obtida pela soma da massa seca da folha e da massa seca do caule e expressa em g.

O CR foi mensurado com régua graduada considerando-se a raiz principal e expressando os resultados em cm. O VR foi obtido pelo procedimento que consiste em colocar as raízes em proveta graduada, contendo um volume conhecido de água (90 mL) e medindo-se o volume deslocado (pela diferença de volume, obtém-se a resposta direta por equivalência de unidades, considerando 1 mL = 1 cm³). O DTR foi calculado pela massa seca da raiz dividida pelo volume da raiz fresca, conforme Kramer-Walter *et al.* (2016), e expresso em g cm⁻³.

O índice de qualidade de Dickson (IQD) foi determinado pela equação
$$IQD = MST / (CC/DC + MSPA/MSR)$$
 proposta por Dickson *et al.* (1960), utilizando o comprimento do caule e o diâmetro do caule em cm e as massas secas em g.

O material vegetativo foi coletado ao final da fase de reidratação do 3º ciclo de déficit hídrico. As folhas completamente expandidas foram

retiradas do terceiro ramo, os fragmentos de entrenó dos caules foram extraídos do maior ramo, entre o 5º e o 7º nó, e os fragmentos das raízes foram coletados 5 cm acima da coifa. Os materiais foram fixados em FAA 70% e, após esse tempo, armazenados em álcool 70%.

Foram realizadas secções transversais no caule, raiz e na nervura central das folhas. Os cortes foram clarificados com hipoclorito de sódio e corados com *safrablue*. Foram feitas secções paradérmicas nas folhas, utilizando a técnica de impressões epidérmicas com uso de adesivo instantâneo universal (Super-Bonder®), conforme descrito em Segatto *et al.* 2004. Após a realização dos cortes, foram montadas lâminas histológicas.

Todas as secções foram analisadas em microscópio de campo claro (Euromex) e as imagens capturadas com o auxílio da microcâmera (CMEX 5). As medidas biométricas foram realizadas com *software ImageFocus 4*, de onde obteve-se as secções paradérmicas para estudar as características estomáticas e transversais para folha, caule e raízes. Das secções paradérmicas das folhas, foi avaliada a densidade estomática (Densidade) e a relação entre o diâmetro polar e equatorial dos estômatos. Das secções transversais das folhas, quantificou-se a espessura dos parênquimas paliçádico (EspPP) e limbo. Das secções transversais do caule, foram avaliados o comprimento do feixe vascular (CFv) e do xilema (CXil) e o número (NV) e diâmetro dos vasos (DV). Das secções transversais das raízes, foram quantificados o comprimento do xilema (CXil) e o número (NV), córtex e cilindro vascular.

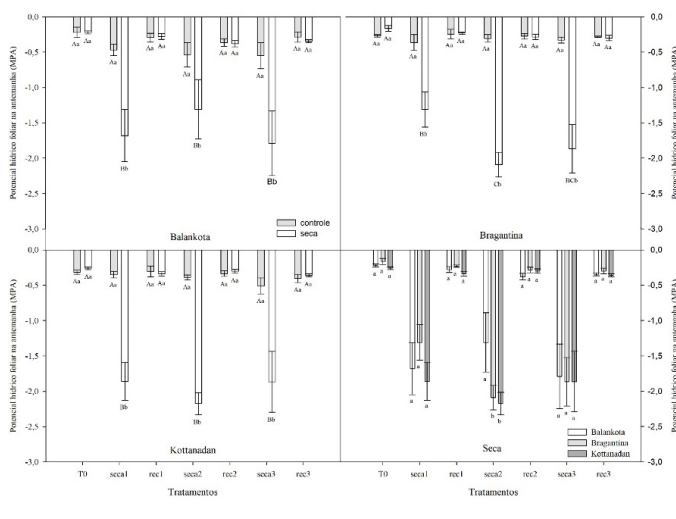
Os dados foram submetidos à análise de variância, e as médias, comparadas entre si pelo teste de F. Tukey ou Skott-Knott a 5% de probabilidade ($p < 0,05$) no programa estatístico *Sisvar* (Ferreira, 2011).

Resultados

O potencial hídrico foliar das plantas controle foi superior aos dos tratamentos da seca; porém, não diferiu após as reidratações, independentemente da cultivar avaliada (Figura 1). As plantas do ambiente controle mantiveram o potencial hídrico foliar em todos os períodos avaliados, enquanto nas submetidas aos ciclos de seca, os valores foram inferiores após os períodos de restrição hídrica (seca1, 2 e 3). Na Bragantina, o potencial hídrico

foliar foi menor após o segundo ciclo de seca (seca2) em comparação com o primeiro ciclo (seca1); contudo, os valores foram intermediários na seca3. Nas demais cultivares, os valores após cada período de seca foram semelhantes (Figura 1). O potencial hídrico foliar não diferiu nas cultivares mantidas no ambiente controle; porém, no ambiente com os ciclos de seca, as cultivares diferiram apenas na seca2, com valores superiores na Balankota, mesmo tendo maior tempo de seca e menor tempo de reidratação em todos os períodos (Figura 1).

Figura 1. Potencial hídrico foliar medido na antemanhã nas cultivares de pimenteira-do-reino (Balankota, Bragantina e Kottanadan)

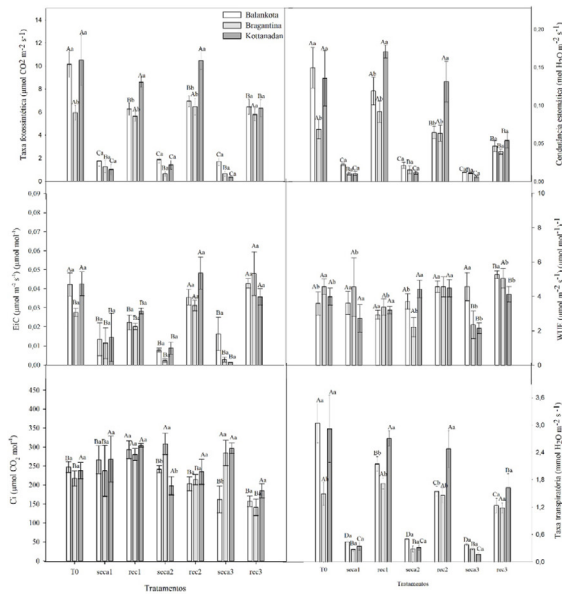


Potencial hídrico foliar medido na antemanhã nas cultivares de pimenteira-do-reino (Balankota, Bragantina e Kottanadan) submetidas a três ciclos de seca (seca 1, 2 e 3) e de recuperação (recuperação 1, 2 e 3), comparadas com o controle (plantas mantidas irrigadas e avaliadas durante todo o período experimental) e com os valores antes da seca (TO), nos gráficos de A a C. No gráfico D, foram consideradas apenas as plantas do estresse, comparadas aos valores antes da seca (TO). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$). Nos gráficos de A a C, médias seguidas de letras maiúsculas são usadas para comparar os tratamentos em cada ambiente, enquanto as minúsculas comparam o controle com a seca em cada tratamento. No gráfico D, está representado apenas o ambiente de seca, e letras minúsculas comparam as cultivares em cada tratamento. A barra corresponde ao erro padrão da média de 4 repetições de uma planta.

Fonte: os autores.

No tratamento TO, Bragantina manteve as menores taxas fotossintéticas, de condutância estomática e de transpiração dentre as cultivares (Figura 2A, B, F). Nos três períodos de seca e na terceira recuperação, não houve diferenças entre as cultivares para fotossíntese, condutância estomática e transpiração. Nas recuperações 1 e 2, a Kottanadan manteve valores superiores de fotossíntese, condutância estomática e transpiração em relação às demais cultivares (Figura 2A, B, F).

Figura 2. Cultivares de pimenteira-do-reino ('Balankota', 'Bragantina' e 'Kottanadan')



Cultivares de pimenteira-do-reino ('Balankota', 'Bragantina' e 'Kottanadan') submetidas a três ciclos de seca (seca 1, 2 e 3) e de recuperação (recuperação 1, 2 e 3), comparadas com o TO (plantas avaliadas antes do início dos tratamentos). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott ($p < 0,05$), onde letras maiúsculas comparam os tratamentos para cada cultivar e letras minúsculas as cultivares em cada tratamento. A barra corresponde ao erro padrão da média de 4 repetições de duas plantas. A- Taxa fotossintética (PN); B- Condutância estomática (G_s); C- eficiência instantânea de carboxilação (EIC); D- Eficiência do uso da água (EUA); E- Concentração interna de CO_2 (C_i); F- Transpiração (E).

Fonte: os autores.

A taxa fotossintética em Balankota foi superior no TO, seguida das recuperações, e inferior após os períodos de seca (Figura 2A). Já na Bragantina, os valores foram inferiores apenas após as secas e o TO não diferiu das recuperações. Na Kottanadan, a fotossíntese na recuperação 1 e 2 foi semelhante ao TO e superior à recuperação 3 e à seca, que manteve os menores valores.

A condutância estomática da Balankota após a recuperação 2 foi semelhante ao TO, seguida das recuperações 2 e 3, e inferior na seca. Bragantina apresentou a condutância estomática semelhante ao TO nas recuperações 1 e 2, porém, após a recuperação 3, os valores não diferiram da seca. Na Kottanadan, a condutância estomática foi semelhante ao TO nas recuperações 1 e 2, seguida da recuperação 3 e inferior nos períodos de seca.

Na Bragantina e na Kottanadan, o comportamento da transpiração se assemelhou ao da fotossíntese, enquanto na Balankota, os valores foram inferiores após as secas e superiores no TO, seguidos da primeira recuperação e das recuperações 2 e 3, sendo que essas duas últimas não diferiram entre si.

A EIC foi superior no TO e após a segunda e terceira recuperação, seguida da primeira recuperação, com menores valores após os episódios de seca (Figura 2C). O Ci foi inferior após a terceira seca e as recuperações 2 e 3 (Figura 2E). A EUA foi superior no TO e após a segunda e a terceira recuperação (Figura 2D).

O rendimento quântico da transferência de elétrons a partir da QA- para a cadeia de transporte de elétrons além QA- (ϕ_{EO}) aumentou no TO. No entanto, na reidratação, ϕ_{EO} não diferiu do TO e nem da seca (Tabela 1). A Balankota apresentou o maior rendimento quântico fotoquímico para dissipação de calor (ϕ_{DO}) e redução no rendimento quântico fotoquímico máximo (ϕ_{Po}) e em ϕ_{EO} (Tabela 1).

Tabela 1. Parâmetros fotoquímicos derivados da análise do teste JIP dos genótipos de pimenteira-do-reino (*Piper nigrum*) (Balankota, Bragantina e Kottanadan)

Genótipo	Ambiente	ϕP_o	ϕE_o	ϕD_o	ABS/RC	TR _o /RC	ET _o /RC	DI _o /RC	PI _{abs}
Balankota	T0	0,73	0,32	0,27	2,45	1,74	0,71	0,71	13,65
	Seca3	0,67	0,20	0,33	3,09	2,01	0,56	1,07	4,80
	reid3	0,66	0,19	0,34	3,13	2,03	0,54	1,10	3,44
Bragantina	T0	0,72	0,31	0,28	2,72	1,88	0,78	0,84	10,89
	Seca3	0,75	0,33	0,25	2,46	1,81	0,78	0,65	12,94
	reid3	0,71	0,33	0,29	2,69	1,90	0,86	0,80	9,97
Kottanadan	T0	0,75	0,37	0,25	2,32	1,73	0,81	0,59	16,95
	Seca3	0,71	0,29	0,29	2,67	1,84	0,70	0,83	10,62
	reid3	0,73	0,34	0,27	2,49	1,80	0,82	0,69	10,92
Médias	T0	0,73	0,33 A	0,27	2,50	1,78	0,77	0,71	13,83 A
	Seca3	0,71	0,28 B	0,29	2,74	1,89	0,68	0,85	9,45 AB
	reid3	0,70	0,29 AB	0,30	2,77	1,91	0,74	0,86	8,11 B
	Balankota	0,69 b	0,24 b	0,31 a	2,89 a	1,93 a	0,60 b	0,96 a	7,30 b
	Bragantina	0,72 a	0,33 a	0,28 b	2,63 ab	1,86 ab	0,81 a	0,76 ab	11,27 ab
	Kottanadan	0,73 a	0,33 a	0,27 b	2,49 b	1,79 b	0,77 a	0,70 b	12,83 a

Parâmetros fotoquímicos derivados da análise do teste JIP dos genótipos de pimenteira-do-reino (*Piper nigrum*) (Balankota, Bragantina e Kottanadan) submetidas a três ciclos de seca e de reidratação (recuperação), comparadas com o controle (plantas mantidas irrigadas e avaliadas durante todo o período experimental) e com os valores antes da seca (T0). Rendimento quântico fotoquímico máximo (ϕP_o), rendimento quântico da transferência de elétrons a partir da QA- para a cadeia de transporte de elétrons além QA- (ϕE_o), rendimento quântico fotoquímico para dissipação de calor (ϕD_o), fluxo de absorção de energia por centro de reação (ABS/RC), fluxo de energia capturada por centro de reação (TR_o/RC), fluxo de transporte de energia por centro de reação (ET_o/RC), fluxo de energia dissipada por centro de reação (DI_o/RC) e índice de desempenho para conservação de energia, desde éxcitons capturados até a redução dos aceptores de elétrons do intersistema (PI_{abs}). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si na coluna pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$). Na ausência de interação, as médias foram analisadas isoladamente e letras maiúsculas são usadas para comparar os ambientes e as minúsculas as espécies. No desdobramento da interação, letras maiúsculas comparam os ambientes em cada espécie, enquanto as minúsculas comparam as espécies em cada ambiente.

Fonte: os autores.

Os valores do fluxo de absorção de energia por centro de reação (ABS/RC), fluxo de energia capturada por centro de reação (TRO/RC) e fluxo de energia dissipada por centro de reação (DIO/RC) foram superiores na Balankota e inferiores na Kottanadan; porém, ambas não diferiram da Bragantina. O fluxo de energia para o transporte de elétrons por centro de reação (ETO/RC) foi diminuído no genótipo Balankota (Tabela 1).

Os índices de performance fotossintética relativos à absorção foram os que mais diferiram entre os ambientes. No TO, os valores de Pl_{abs} foram superiores, havendo redução na reidratação, porém sem diferir da seca. Pl_{abs} apresentou uma redução drástica no genótipo Balankota (Tabela 1).

O desenvolvimento foliar apresentou redução nas plantas submetidas aos três ciclos de seca, seguido da reidratação, comparadas com as plantas mantidas irrigadas na capacidade de campo, que tiveram maior área foliar total (AFT), número de folhas (NF), massa seca da folha (MSF), área foliar unitária (AFU) e fração de massa foliar (FMF), independentemente das cultivares (Tabela 2). A área foliar específica (AFE) não diferiu entre os ambientes na Bragantina e Kottanadan; entretanto, não houve redução nas plantas da Balankota na seca. No controle, a Bragantina apresentou a menor AFE; porém, na seca, foi menor na Balankota. Independentemente do ambiente, a Bragantina teve a maior MSF e AFU, enquanto a Balankota apresentou a menor FMF (Tabela 2).

Tabela 2. Caracterização dos parâmetros de crescimento dos genótipos de pimenteira-do-reino (*Piper nigrum*) (Balankota, Bragantina e Kottanadan)

Genótipo	Ambiente	AFT	NF	MSF	AFE	AFU	FMF	CC	MSC	FMC
Balankota	controle	4115,06	126,05	29,90	13,93 Aa	34,45	0,36	1,53	41,22	0,49
	seca	2031,46	73,60	19,09	10,99 Bb	28,72	0,31	1,37	34,10	0,55
Bragantina	controle	4471,73	107,15	37,53	12,08 Ab	44,28	0,38	1,47	46,40	0,46
	seca	3094,93	74,00	25,85	12,10 Aab	43,81	0,35	1,31	37,82	0,50
Kottanadan	controle	3960,75	106,70	27,66	14,37 Aa	41,47	0,40	1,28	30,96	0,44
	seca	2984,54	95,95	22,82	13,14 Aa	31,41	0,35	1,13	32,56	0,50
Médias	Controle	4182,51 A	113,30 A	31,70 A	13,46	40,07 A	0,38 A	1,43 A	39,53 A	0,47 B
	Seca	2703,64 B	81,18 B	22,58 B	12,08	34,65 B	0,33 B	1,27 B	34,83 B	0,52 A
	Balankota	3073,26	99,83	24,50 b	12,46	31,58 b	0,34 b	1,45 a	37,66 a	0,52 a
	Bragantina	3783,33	90,58	31,69 a	12,09	44,05 a	0,37 a	1,39 a	42,11 a	0,48 b
	Kottanadan	3472,65	101,33	25,24 b	13,75	36,44 b	0,37 a	1,21 b	31,76 b	0,47 b

Caracterização dos parâmetros de crescimento dos genótipos de pimenteira-do-reino (*Piper nigrum*) (Balankota, Bragantina e Kottanadan) submetidas a três ciclos de seca e de reidratação (recuperação), comparadas com o controle (plantas mantidas irrigadas e avaliadas durante todo o período experimental) e com os valores antes da seca (TO). Número de folhas (NF); área foliar unitária (AFU); área foliar específica (AFE); massa seca foliar (MSF); área foliar total (AFT); fração de massa foliar (FMF); comprimento do caule (CC); massa seca do caule (MSC); fração de massa do caule (FMC). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si na coluna pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$). Na ausência de interação, as médias foram analisadas isoladamente e letras maiúsculas são usadas para comparar os ambientes e as minúsculas as espécies. No desdobramento da interação, letras maiúsculas comparam os ambientes em cada espécie, enquanto as minúsculas comparam as espécies em cada ambiente.

Fonte: os autores.

O desenvolvimento caulinar também foi afetado pelos ciclos de seca e reidratação em comparação com as plantas mantidas irrigadas na capacidade de campo, que tiveram maior comprimento do caule (CC) e massa seca do caule (MSC), independentemente das cultivares. No entanto, foi observada maior fração de massa caulinar (FMC) nas plantas submetidas aos ciclos de seca e reidratação, independentemente das cultivares. Considerando as comparações entre as cultivares, verifica-se que o menor desenvolvimento caulinar ocorreu na Kottanadan; Balankota apresentou um aumento na relação FMC (Tabela 2).

As plantas submetidas aos três ciclos de seca seguidos da reidratação tiveram redução no número de raiz (NR) e na massa seca da raiz (MSR) em relação às do ambiente controle, independentemente da cultivar. Balankota obteve o menor crescimento radicular dentre as cultivares, independentemente do ambiente, enquanto a Kottanadan apresentou o menor NR e a Bragantina acumulou a maior MSR (Tabela 3). O volume de raiz (VR) e a densidade do tecido radicular (DTR) tiveram interação entre as cultivares e os ambientes e na Kottanadan, não variaram entre a seca e o controle (Tabela 3). No entanto, Balankota e Bragantina apresentaram redução no VR e aumento na DTR após os ciclos de seca e reidratação. A Bragantina apresentou o maior VR dentre as cultivares no ambiente controle, enquanto na seca, o valor foi reduzido em Balankota. A DTR não variou entre as cultivares no ambiente controle, porém, na seca, o valor foi maior na Balankota (Tabela 3).

Tabela 3. Caracterização dos parâmetros de crescimento dos genótipos de pimenteira-do-reino (*Piper nigrum*) (Balankota, Bragantina e Kottanadan)

Genótipo	Ambiente	CR	VR	NR	MSR	DTR	MST	MSPA	IQD
Balankota	controle	58,00	75,00 Ab	10,55	11,95	0,16 Ba	83,08	71,13	10,59
	seca	51,25	41,00 Bb	9,00	8,54	0,23 Aa	61,73	53,19	7,66
Bragantina	controle	63,40	110,50 Aa	11,10	15,48	0,14 Ba	99,41	83,93	14,13
	seca	64,00	71,50 Ba	9,25	11,42	0,17 Ab	75,09	63,67	10,48
Kottanadan	controle	69,80	75,50 Ab	8,15	11,36	0,15 Aa	69,97	58,61	10,52
	seca	65,00	62,75 Aa	7,05	10,15	0,16 Ab	65,52	55,38	9,78
Médias	Controle	63,73	87,00	9,93 A	12,93 A	0,15	84,15 A	71,22 A	11,75 A
	Seca	60,08	58,42	8,43 B	10,03 B	0,19	67,45 B	57,41 B	9,31 B
	Balankota	54,63 b	58,00	9,78 a	10,25 b	0,20	72,40 b	62,16 b	9,12 b
	Bragantina	63,70 a	91,00	10,18 a	13,45 a	0,15	87,25 a	73,80 a	12,30 a
	Kottanadan	67,40 a	69,13	7,60 b	10,75 b	0,16	67,75 b	57,00 b	10,15 b

Caracterização dos parâmetros de crescimento dos genótipos de pimenteira-do-reino (*Piper nigrum*) (Balankota, Bragantina e Kottanadan) submetidas a três ciclos de seca e de reidratação (recuperação), comparadas com o controle (plantas mantidas irrigadas e avaliadas durante todo o período experimental) e com os valores antes da seca (TO). Comprimento da raiz (CR); volume da raiz (VR); número de raízes (NR); massa seca da raiz (MSR); densidade do tecido radicular (DTR); massa seca total (MST); massa seca da parte aérea (MSPA); índice de qualidade de Dickson (IQD). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si na coluna pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$). Na ausência de interação, as médias foram analisadas isoladamente e letras maiúsculas são usadas para comparar os ambientes e as minúsculas as espécies. No desdobramento da interação, letras maiúsculas comparam os ambientes em cada espécie, enquanto as minúsculas comparam as espécies em cada ambiente.

Fonte: os autores.

Considerando os indicadores do desenvolvimento das plantas, verifica-se que as plantas submetidas aos três ciclos de seca seguidos da reidratação tiveram redução na massa seca total (MST), massa seca da parte aérea (MSPA) e índice de qualidade de Dickson (IQD) em relação às do ambiente controle, independentemente da cultivar. A Bragantina teve a maior MST, MSPA e IQD em relação às cultivares, independentemente do ambiente (Tabela 3).

A densidade estomática (DS) foi superior nas plantas submetidas aos três ciclos de seca seguidos da reidratação em relação às do ambiente controle, independentemente da cultivar. A Kottanadan apresentou a menor densidade estomática e relação diâmetro polar e equatorial (DP/DE) (Tabela

4). A espessura do limbo foi superior nas plantas submetidas aos três ciclos de seca seguidos da reidratação em relação às do ambiente controle, independentemente da cultivar. A espessura do parênquima paliçádico e do limbo foi superior na Balankota e inferior na Kottanadan (Tabela 4).

Tabela 4. Variáveis anatômicas foliares dos genótipos de pimenteira-do-reino (*Piper nigrum*) (Balankota, Bragantina e Kottanadan)

Genótipo	Am- biente	DS (mm ²)	DP/DE	PP (mm)	Limbo	Xilc	CFEc	NVc	DVc	Xilr	NVr	Córtex	cilindro
Balankota	controle	81,61	1,35	0,0644	0,25	0,25 Bb	0,39 Bb	10,69 Bb	0,0569	0,60	44,56	0,45 Aa	0,16 Ab
	seca	87,42	1,52	0,0631	0,27	0,43 Ab	0,62 Aab	19,94 Aa	0,0513	0,52	35,81	0,35 Bb	0,06 Bb
Bragantina	controle	71,61	1,54	0,0556	0,25	0,79 Aa	1,02 Aa	28,88 Aa	0,0544	0,66	48,69	0,42 Aa	0,10 Ac
	seca	86,77	1,52	0,0525	0,29	0,67 Aa	0,85 Aa	20,69 Aa	0,0394	0,67	42,88	0,35 Bb	0,10 Ab
Kottanadan	controle	60,16	1,28	0,0444	0,22	0,34 Ab	0,51 Ab	15,69 Ab	0,0394	0,41	32,19	0,45 Aa	0,24 Aa
	seca	73,87	1,40	0,0544	0,23	0,37 Ab	0,54 Ab	17,88 Aa	0,0456	0,54	31,81	0,43 Aa	0,23 Aa
Médias	Controle	71,13B	1,39	0,0548	0,24 B	0,46	0,64	18,42	0,0502	0,56	41,81	0,44	0,17
	Seca	82,69A	1,48	0,0567	0,26 A	0,49	0,67	19,50	0,0454	0,58	36,83	0,38	0,13
	Ba- lankota	84,52a	1,43ab	0,0638 a	0,26 a	0,34	0,51	15,31	0,0541 a	0,56 ab	40,19 a	0,40	0,11
	Bra- gantina	79,19a	1,53a	0,0541 ab	0,27 a	0,73	0,94	24,78	0,0469 ab	0,67a	45,78 a	0,39	0,10
	Kotta- nadan	67,02b	1,34b	0,0494 b	0,23 b	0,36	0,52	16,78	0,0425 b	0,48b	32,00 b	0,44	0,24

Variáveis anatômicas foliares dos genótipos de pimenteira-do-reino (*Piper nigrum*) (Balankota, Bragantina e Kottanadan) submetidas a três ciclos de seca e de reidratação (recuperação), comparadas com o controle (plantas mantidas irrigadas e avaliadas durante todo o período experimental) e com os valores antes da seca (TO). Densidade (DS); razão entre diâmetro polar e equatorial dos estômatos (DP/DE); parênquima paliçádico (PP); limbo (Limbo); comprimento do xilema caule (XILc); comprimento feixe vascular caule (CFEc); número de vasos caule (NVc); diâmetro do vaso caule (DVc); comprimento do xilema raiz (XILr); número de vasos raiz (NVr); córtex (Córtex); cilindro (cilindro). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si na coluna pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$). Na ausência de interação, as médias foram analisadas isoladamente e letras maiúsculas são usadas para comparar os ambientes e as minúsculas as espécies. No desdobramento da interação, letras maiúsculas comparam os ambientes em cada espécie, enquanto as minúsculas comparam as espécies em cada ambiente.

Fonte: os autores.

O comprimento do xilema e do feixe vascular foram superiores nas plantas submetidas aos três ciclos de seca seguidos da reidratação em relação às do ambiente controle, independentemente da cultivar (Tabela 4). Kottanadan apresentou menor espessura do xilema, comprimento do feixe e diâmetro do vaso entre as cultivares. Para Balankota, a espessura do xilema e o comprimento do feixe foram superiores, seguido da Bragantina. O diâmetro do vaso foi superior na Bragantina e intermediário na Balankota (Tabela 4). O número de vasos não variou entre as cultivares no ambiente controle, ainda, nestas condições, a Kottanadan teve a menor largura do feixe e espessura da nervura central. Na seca, a Bragantina teve o menor número de vaso (Tabela 4). O xilema da raiz e o número de vasos foram inferiores na Kottanadan, independentemente do ambiente; porém, na seca, houve aumento no floema e na espessura da periderme (Tabela 4). A espessura do córtex radicular apresentou redução na seca nas plantas de Balankota, e na Bragantina em relação ao controle. Na Bragantina, houve redução na espessura da periderme na seca (Tabela 4).

Discussão

As plantas sempre estão sujeitas a muitos fatores que podem causar estresse e limitar o seu crescimento, reduzindo a produção e sua sobrevivência. A adaptação da planta ao estresse pode representar flexibilidade das plantas em se adaptar, aumentando suas chances de sobreviver. Plantas sob déficit hídrico produzem estruturas que possibilitam a sua sobrevivência, entre elas, a redução de área transpiratória, evitando a perda de água (Krahmer *et al.*, 2018).

O potencial hídrico das plantas apresentou redução no período de seca. Isso está diretamente ligado ao fato de as plantas sob déficit hídrico também terem apresentado redução na condutância estomática, pois, para evitar perda de água, o potencial hídrico da folha diminui, ocasionando o fechamento estomático (Gao; Caldwell; Jiang, 2018).

O incremento na condutância estomática (gs) está associado à eficiência instantânea de carboxilação (EiC). Esse aumento está diretamente ligado à assimilação de carbono (CO₂) (Qayyum *et al.*, 2021), sendo observado

nas plantas mantidas irrigadas, com decréscimo em todos os genótipos após os episódios de déficit hídrico recorrente.

A taxa de fotossíntese foi aumentada nas plantas controle em comparação às que passaram por déficit hídrico recorrente; assim, os valores da eficiência instantânea de carboxilação das plantas controle sofreram um incremento. Além disso, a redução da condutância estomática nas plantas sob seca influencia diretamente a redução da taxa fotossintética (Gao *et al.*, 2018).

A redução da taxa transpiratória após os ciclos de seca, segundo Brunetti *et al.* (2019), ocorre devido à queda da condutância estomática. Esse mecanismo foi observado na Balankota. Existe uma redução, em paralelo, entre a transpiração e a condutância estomática. Um dos primeiros sinais a ser sensibilizado no momento que a planta está sob déficit hídrico é a condutância estomática (Brunetti *et al.*, 2019). Kottanadan apresentou redução na condutância nos três ciclos de seca. A condutância estomática está ligada ao incremento da conversão de energia luminosa em energia química, onde, normalmente, plantas irrigadas mantêm um maior número de estômatos abertos (Malone *et al.*, 1993).

A queda no rendimento quântico da transferência de elétrons a partir da QA⁻ para a cadeia de transporte de elétrons além QA⁻ (ϕ_{Eo}) nas plantas que foram submetidas ao déficit hídrico indica comprometimento da transmissão de elétrons (Mathur; Mehta; Jajoo, 2013). O aumento de ϕ_{Eo} nos genótipos Bragantina e na Kottanadan indica que o déficit hídrico não comprometeu a transmissão de elétrons.

O aumento observado no rendimento quântico fotoquímico para dissipação de calor (ϕ_{Do}) nas plantas de Balankota indica uma redução dos centros de reação ativos, onde não ocorre o envio de elétrons para plastoquinona, e sim a dissipação na forma de calor, o que acaba evitando a fotoinibição (Kalaji *et al.*, 2017). O rendimento quântico fotoquímico máximo (ϕ_{Po}) evidencia a eficiência fotoquímica do PSII (Chekanov; Vasilieva; Solovchenko, 2018). Valores baixos foram observados no genótipo Balankota; essa redução indica que o genótipo sofreu fotoinibição, o que ocasiona a diminuição da eficiência de transporte de elétrons.

A redução do fluxo de absorção de energia por centro de reação (ABS/RC) na Kottanadan indica que houve ativação de um mecanismo de defesa ao déficit hídrico, onde ocorrem alterações no tamanho do sistema antena. Isso ocasiona a inativação de uma fração dos centros de reação. A inativação dos centros de reação pode ser uma indicação de suscetibilidade à fotoinibição (Kalaji *et al.*, 2018).

O aumento do fluxo de energia dissipada por centro de reação (DIO/RC) nas plantas de Balankota ocorre devido ao mecanismo de defesa contra danos foto-oxidativos (Kalaji *et al.*, 2014). O decréscimo em DIO/RC observado nas plantas do genótipo Kottanadan ocorre pois a energia necessária para o fechamento de todos os centros de reação e fluxo de energia de dissipação por centro de reação (DIO/RC) diminuiu com a imposição do estresse (Lotfi *et al.*, 2018).

A redução no índice de performance fotossintética relativo à absorção (Plabs) observado tanto no período de reidratação quanto no período da seca reflete a diminuição no desempenho fotossintético, associado à redução da capacidade de transporte de elétrons (Kalaji *et al.*, 2018).

A redução da parte aérea das plantas que passaram pelos ciclos de seca ocorre pois plantas sob déficit hídrico reduzem as folhas para reduzir a superfície de transpiração. Entretanto, a baixa disponibilidade hídrica induz o crescimento e a alocação de carbono no sistema radicular, a fim de aumentar a captura de água (Ahemd; Al-Faraj; Abdel-Ghany, 2016).

O aumento na área foliar específica na Kottanadan sob déficit hídrico possibilita maior interceptação de fótons, aprimorando a captura de luz, e diminui a resistência à dessecação. Plantas que apresentam uma maior área foliar específica são mais tolerantes ao déficit hídrico (Liu *et al.*, 2016).

Plantas que sofrem com déficit hídrico reduzem a área foliar, entretanto aumentam a espessura da folha, a fim de reduzir a área de transpiração. Com isso, há um aumento na eficiência do uso da água, pois a demanda respiratória da planta é menor (Ahemd *et al.*, 2016). Esse comportamento foi observado na Bragantina; contudo, plantas que não passam pelo déficit hídrico não sofrem alteração na área foliar e no número de folhas; entretanto, a espessura da folha foi reduzida.

O crescimento e a alocação de massa são controlados por meio do investimento em órgãos, buscando minimizar efeitos do estresse (Poorter *et al.*, 2012). A alocação de biomassa é uma medida de desempenho das plantas, por ser produto direto e final do crescimento. Portanto, a alteração na biomassa em diferentes condições de disponibilidade hídrica sugere que a planta tem capacidade para tolerar o ambiente em que está.

O aumento da densidade estomática nos três genótipos sob déficit hídrico ocorre, pois as plantas reduziram o tamanho dos estômatos, a fim de facilitar o fechamento estomático e reduzir a transpiração. Esse aumento é necessário para que as plantas mantenham as atividades fotossintéticas (Ahemd *et al.*, 2016). A espessura do parênquima paliçádico foi aumentada na Balankota sob déficit hídrico; isso ocorre para evitar a fotoinibição, permitindo que a luz seja transmitida diretamente (Dardengo *et al.*, 2017).

O aumento observado no xilema e no comprimento do feixe vascular do caule nas plantas submetidas aos três ciclos de seca está associado à compensação na captura de água (Lenhard *et al.*, 2013). Entretanto, com esse aumento, ocorre a redução no tamanho dos vasos. Contudo, Bragantina apresentou um incremento no diâmetro dessas estruturas.

A diminuição da espessura da epiderme na raiz da Bragantina após os ciclos de seca é uma estratégia adaptativa para facilitar a captura de água, devido a planta estar em um ambiente de baixa disponibilidade hídrica e alta demanda transpiratória (Batista *et al.*, 2010). A redução do córtex das plantas de Balankota após os ciclos de seca se explica, pois a planta investiu os recursos no alongamento da raiz, a fim de otimizar a captura de água.

Conclusão

Os três genótipos apresentaram redução da parte aérea quando submetidos aos três ciclos de seca. A condutância estomática do genótipo Balankota após a recuperação 2 foi muito parecida com o controle.

A densidade estomática, comprimento do xilema e do feixe vascular caulinar foram maiores nos três genótipos quando submetidos aos três ciclos de seca. Balankota apresentou maior rendimento quântico fotoquímico

para dissipação de calor e o menor fluxo de energia para o transporte de elétrons por centro de reação. Assim, conclui-se que as plantas que passaram pelos ciclos de seca e reidratação ativaram mecanismos para tolerar o déficit hídrico. Balankota foi o genótipo que apresentou maiores adaptações, devido ao longo período que as plantas se mantiveram sob déficit hídrico.

Referências

- AHEMD, H. A., AL-FARAJ, A. A., ABDEL-GHANY, A. M. Shading greenhouses to improve the microclimate, energy and water saving in hot regions: A review. **Sci. Hortic.** [S. l.], v. 201, p. 36–45, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2016.01.030>.
- AHMAD, N., FAZAL, H., ABBASI, B. H., FAROOQ, S., ALI, M., KHAN, M. A. Biological role of *Piper nigrum* L. (Black pepper): A review. **Asian Pacific Journal of Tropical Biomedicine**, [S. l.], v. 2, n. 3, p. 1945–1953, 2012.
- BATISTA, L. A., GUIMARÃES, R. J., PEREIRA, F. J., CARVALHO, G. R., CASTRO, E. M. Leaf anatomy and water potential on the tolerance of coffee cultivars to water stress. **Rev. Cienc. Agron.**, [S. l.], v.41, n.3, p. 475–481, 2010. DOI <https://doi.org/10.1590/S1806-66902010000300022>.
- BOROWITZKA, M. A. The ‘stress’ concept in microalgal biology—homeostasis, acclimation and adaptation. **J. Appl. Phycol.**, [S. l.], v. 30, n. 5, p. 2815–2825, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10811-018-1399-0>.
- BRUNETTI, C., GORI, A., MARINO, G., LATINI, P., SOBOLEV, A. P., NARDINI, A., HAWORTH, M., GIOVANNELI, A., CAPITANI, D., LORETO, F., TAYLOS, G., MUGNOZZA, G. S., HARFOUCHE, A., CENTRITTO, M. Dynamic changes in ABA content in water-stressed *Populus nigra*: effects on carbon fixation and soluble carbohydrates. **Ann. Bot.-London**, [S. l.], v. 124, n. 4, p. 627–643, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcz005>.
- CERRI NETO B.; SILVA F. R. N.; FERREIRA, T. R.; CRASQUE, J.; ARANTES, L. O.; MACHADO FILHO, J. A.; SOUZA, T. C.; FALQUETO, A. R.; DOUSSEAU-ARANTES, S. Responses of wild *Piper* species to drought and rehydration cycles considering stomatal closure as a marker of the alarm phase. **Photosynthetica**, [S. l.], v. 61, n. 3, p. 363–376, 2023. DOI: <https://doi.org/10.32615/ps.2023.030>.
- CHEKANOV, K., VASILIEVA, S., SOLOVCHENKO, A. Reduction of photosynthetic apparatus plays a key role in survival of the microalga *Haematococcus pluvialis* (Chlorophyceae) at freezing temperatures. **Photosynthetica**, [S. l.], v. 56, n. 4, p. 1268–1277, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11099-018-0841-5>.

DARDENGO, J. F. E., ROSSI, A. A. B., SILVA, I. V., PESSOA, M. J. G., SILVA, C. J. Analysis of the influence of light on the anatomical aspects of leaves of *Theobroma speciosum* Willd ex Spreng. (Malvaceae). **Ci. Fl.**, [S. l.], v. 27, n. 3, p. 843–851, 2017. DOI: <https://doi.org/10.5902/1980509828634>.

FANG, Y., XIONG, L. General mechanisms of drought response and their application in drought resistance improvement in plants. **Cell. Mol. Life Sci.**, [S. l.], v. 72, n. 4, p. 673–689, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00018-014-1767-0>.

FAO (Food and Agriculture of the United Nations). **Statistical Databases**, 2022. Disponível em: <http://www.fao.org/faostat/en/>. Acesso em: 15 jun. 2026.

FERREIRA, D. F. Sisvar: a computer statistical analysis system. **Ciênc. Agrotec.**, [S. l.], v. 35, n. 6, p. 1039–1042, 2011.

GAO, L., CALDWELL, C. D., JIANG, Y. Photosynthesis and growth of camelina and canola in response to water deficit and applied nitrogen. **Crop Science**, [S. l.], v. 58, n. 1, p. 393–401, 2018. DOI: <https://doi.org/10.2135/cropsci2017.07.0406>.

GEORGE, K. J., MALIK, N., KUMAR I. P. V., KRISHNAMURTHY, K. S. Gene expression analysis in drought tolerant and susceptible black pepper (*Piper nigrum* L.) in response to water deficit stress. **Acta. Physiol. Plant**, [S. l.], v. 39, n. 104, 2017.

IBGE (Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística). **Produção agrícola municipal**, 2022. Disponível em: <https://sidra.ibge.gov.br/Tabela/1613>. Acesso em: 15 jun. 2026.

HAMDIN, N. E., HUSSAIN, H., CHONG, N. F.M. Identification of Stress-related Proteins during the Growth and Development of *Piper nigrum* L. **IOP Conference Series: Earth and Environmental Science**, [S. l.], v. 549, n. 012072, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1088/1755-1315/549/1/012072>.

KALAJI, H. M., OUKARROUM, A., ALEXANDRO, V. V., KUZMANOVA, M., BRESTIC, M., ZIVCAK, M., SAMBORSKA, I. A., CETNER, M. D., ALLAKHVERDIEV, S. I., GOLTSEV, V. Identification of nutrient deficiency in maize and tomato plants by in vivo chlorophyll a fluorescence measurements. **Plant Physiol. Biochem.**, [S. l.], v. 81, p. 16–25, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2014.03.029>.

KALAJI, H. M., RACKOVÁ, L., PAGANOVÁ, V., SWOCZYNA, T., RUSINOWSKI, S., SITKO, K. Can chlorophyll-a fluorescence parameters be used as bio-indicators to distinguish between drought and salinity stress in *Tilia cordata* Mill? **Environ. Exp. Bot.**, [S. l.], v. 152, p. 149–157, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2017.11.001>.

KALAJI, H. M., RASTOGI, A., ZIVČÁK, M., BRESTIC, M., DASZKOWSKA-GOLEC, A., SITKO, K., ALSHARAFA, K.Y., LOTFI, R., STYPINSKI, P., SAMBORSKA, I. A., CETNER, M. D. Prompt chlorophyll fluorescence as a tool for crop phenotyping: an example of barley landraces exposed to various abiotic stress factors. **Photosynthetica**, [S. l.], v. 56, n. 3, p. 953–961, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11099-018-0766-z>.

KAVROULAKIS, N., DOUPIS, G., PAPADAKIS, I. E., EHALIOTIS, C., PAPADOPOULOU, K. K. Tolerance of tomato plants to water stress is improved by the root endophyte *Fusarium solani* Fsk. **Rhizosphere**, [S. l.], v. 6, p. 77–85, 2018.

KRAHMER, J., GANPUDI, A., ABBAS, A., ROMANOWSKI, A., HALLIDAY, K. J. Phytochrome, carbon sensing, metabolism, and plant growth plasticity. **Plant Physiol.**, [S. l.], v. 176, n. 2, p. 1039–1048, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.17.01437>.

KRISHNAMURTHY, K. S., ANKEGOWDA, S. J., UMADEVI, P., KOKKAT, J. G. Black pepper and water stress. In: Abiotic stress physiology of horticultural crops. Springer, New Delh. p. 321–332, 2016. https://doi.org/10.1007/978-81-322-2725-0_17.

LENHARD, N. R., PAIVA NETO, V. B., SCALON, S. P. Q., ALVARENGA, A. A. Growth of ironwood seedlings under different shading levels. **Pesqui. Agropecu. Trop.**, [S. l.], v. 43, n. 2, p. 178–186, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1590/S1983-40632013000200012>.

LIU, Y., DAWSON, W., PRATI, D., HAEUSER, E., FENG, Y., KLEUNEN, M. Does greater specific leaf area plasticity help plants to maintain a high performance when shaded?. **Ann. Bot.**, [S. l.], v. 118, n. 7, p. 1329–1336, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcw180>.

LOTFI, R., KALAJI, H. M., VALIZADEH, G. R., BEHROZAR, E. K., HEMATI, A., GHARAVI-KOCHEBAGH, P., GHASSEMI, A. Effects of humic acid on photosynthetic efficiency of rapeseed plants growing under different watering conditions. **Photosynthetica**, [S. l.], v. 56, n. 3, p. 962–970, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11099-017-0745-9>.

MACHADO, E. C., SCHMIDT, P. T., MEDINA, C. L., RIBEIRO, R. V. Photosynthetic responses of three citrus species to environmental factors. **Pesqui. Agropecu. Bras.**, [S. l.], v. 40, n. 12, p. 1161–1170, 2005. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2005001200002>.

MACRAE, J. C., ARMSTRONG, D. G. Método enzimático para determinação de polímeros de glicose ligados a α em materiais biológicos. **Journal of the Science of Food and Agriculture**, [S. l.], v.19, n.10, p. 578–581, 1968. DOI: <http://dx.doi.org/10.1002/jsfa.2740191006>.

MAGGIO, A., BRESSAN, R. A., ZHAO, Y., PARK, J., YUN, D-J. It's hard to avoid avoidance: uncoupling the evolutionary connection between plant growth, productivity and stress "tolerance". **Int. J. Mol. Sci.**, [S. l.], v. 19, n. 11, p. 3671, 2018. DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms19113671>.

MATHUR, S., MEHTA, P., JAJOO, A. Effects of dual stress (high salt and high temperature) on the photochemical efficiency of wheat leaves (*Triticum aestivum*). **Physiol. Mol. Biol. Pla.**, [S. l.], v. 19, n. 2, p. 179-188, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12298-012-0151-5>.

MENEZES-SILVA, P. E., SANGLARD, L. M., ÁVILA, R. T., MORAIS, L. E., MARTINS, S. C. V., NOBRE, P., PATREZE, C. M., FERREIRA, M. A., ARAÚJO, W. L., FERNIE, A. R., DAMATTA, F. M. Photosynthetic and metabolic acclimation to repeated drought events play key roles in drought tolerance in coffee. **J. Exp. Bot.**, [S. l.], v. 68, n. 15, p. 4309-4322, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/erx211>.

MILLER, G. L. Use of dinitrosalicylic acid reagent for determination of reducing sugar. **Anal. Chem.**, [S. l.], v.31, n.3, p. 426-428, 1959. DOI: <https://doi.org/10.1021/ac60147a030>.

POORTER, H., NIKLAS, K. J., REICH, P. B., OLEKSYN, J., POOT, P., MOMMER, L. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. **New Phytol.**, [S. l.], v.193, n.1, p. 1-21, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03952.x>.

PREZOTTI, L. C., GOMES, J. Á., DADALTO, G. G., OLIVEIRA, J. **Manual de recomendação de calagem e adubação para o Estado do Espírito Santo**. 5. ed. Vitória: SEEA/Incaper/Cedagro, 2007.

QAYYUM, A., AYOUBI, S. A., SHER, A., BIBI, Y., AHMAD, S., SHEN, Z., JENKS, M. A. Improvement in drought tolerance in bread wheat is related to an improvement in osmolyte production, antioxidant enzyme activities, and gaseous exchange. **Saudi J. Biol. Sci.**, [S. l.], v. 28, n. 9, p. 5238-5249, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2021.05.040>.

SCHOLANDER, P. F., HAMMEL, H. T., HEMINGSEN, E. A., BRADSTREET, E. D. Hydrostatic pressure and osmotic potentials in mangrove leaves and some other plants. **Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.**, [S. l.], v. 51, n. 1, p. 119-125, 1965. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.52.1.119>.

SEGATTO, F. B., BISOGNIN, D. A., BENEDETTI, M., COSTA, L. C., RAMPELOTTO, M. V., NICOLOSO, F. T. Technique for studying the anatomy of the potato leaf epidermis. **Cienc. Rural**, [S. l.], v. 34, n. 5, p. 1597-1601, 2004. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0103-84782004000500042>.

STRASSER, B. J., STRASSER, R. J. Measuring fast fluorescence transients to address environmental questions: The JIP test. *In*: MATHIS, P. (ed.): Photosynthesis: from Light to Biosphere. **K Aca Pub.**, [S. l.], v. 5, p. 977–980, 1995. DOI: http://dx.doi.org/10.1007/978-94-009-0173-5_1142.

STRASSER, R. J., TSIMILLI-MICHAEL, M., SRIVASTAVA, A. Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient". *In*: PAPAGEORGIOU G.C.; GOVINDJEE (ed.). **Chlorophyll a Fluorescence: A Signature of Photosynthesis**. Advances in Photosynthesis and Respiration. Springer: Dordrecht, 2004. p. 321–362. DOI: https://doi.org/10.1007/978-1-4020-3218-9_1

TAKOOREE, H., AUMEERUDDY, M. Z., RENGASAMY, K. R. R., VENUGOPALA, K. N., JEEWON, R., ZENGIN, G., MAHOMOODALLY, M. F. (2019) A systematic review on black pepper (*Piper nigrum* L.): from folk uses to pharmacological applications. **Critical Reviews in Food Science and Nutrition**, [S. l.], v. 59, n. 1, 2019.

CAPÍTULO XIV.

Perfil químico e potencial biológico do óleo essencial de *Zingiber officinale* Roscoe (*Zingiberaceae*)

Monick Berbert de Moraes¹
Francielen Barroso Aragão²
Mylene Boeque Lascola³
Sara Nascimento dos Santos⁴
Eduarda Vieira Vóss Silva⁵
Patrícia Fontes Pinheiro⁶
Milene Miranda Praça-Fontes⁷
Sílvia Tamie Matsumoto⁸
DOI: 10.52695/978-65-5456-195-2.14

1 ID: <https://orcid.org/0000-0003-3186-1658>

2 ID: <https://orcid.org/0000-0001-5203-3451>

3 ID: <https://orcid.org/0009-0000-4910-9531>

4 ID: <https://orcid.org/0000-0001-7000-0506>

5 ID: <https://orcid.org/0009-0001-1042-6537>

6 ID: <https://orcid.org/0000-0003-4019-5773>

7 ID: <https://orcid.org/0000-0001-7738-9518>

8 ID: <https://orcid.org/0000-0001-6746-5548>

Introdução

Uma das mais antigas práticas medicinais da humanidade é o uso de plantas com finalidades fitoterápicas, para prevenção, tratamento e cura de doenças (Ramalho *et al.*, 2018; Dos Santos *et al.*, 2022). De acordo com a Organização Mundial da Saúde (OMS), aproximadamente 60–80% da população mundial vinda de países em desenvolvimento, devido à falta de condições financeiras ou à falta de acesso à medicina tradicional, dependem especialmente de plantas medicinais para cuidar de sua saúde (Who, 2013). Com isso, há um aumento de estudos toxicogenéticos em plantas para avaliar suas qualidades (Soares *et al.*, 2006; Bagatini *et al.*, 2007; Correa *et al.*, 2018; Silva *et al.*, 2016).

No Brasil, o uso de plantas medicinais é uma prática antiga, que recebe várias influências das culturas indígena, africana e europeia. Em 2009, foi elaborada pelo Ministério da Saúde a RENISUS (Relação de Plantas Medicinais de Interesse ao Sistema Único de Saúde), com a finalidade de direcionar estudos e pesquisas que auxiliem o ajuste da relação dos fitoterápicos disponíveis para uso com a máxima segurança e eficiência no combate às doenças. O RENISUS conta com 71 espécies, dentre as quais encontra-se o *Zingiber officinale*, especiaria utilizada e cultivada em vários municípios brasileiros (Ministério da Saúde, 2010; Oliveira, 2016).

O *Z. officinale*, popularmente conhecido como gengibre, é muito utilizado para fins medicinais e como especiaria culinária; possui mais de 115 constituintes químicos (Bode, 2011) e, em sua composição, destacam-se os carboidratos e lipídios, dentre eles os óleos essenciais, os quais vêm sendo amplamente estudados graças a propriedades como efeito antipirético e analgésicos, antibacteriano (Park *et al.*, 2008; Franco, 2018), atividades imunomoduladoras (Chari *et al.*, 2013; Vieira *et al.*, 2014) e, principalmente, antioxidante (Masuda *et al.*, 2008).

Diversas substâncias utilizadas na medicina, incluindo fármacos, podem induzir mutações genéticas. Em razão disso, agências reguladoras, como a Agência Nacional de Vigilância Sanitária, a Agência Europeia de Medicamentos e a *Food and Drug Administration*, exigem que todo novo medicamento seja avaliado quanto ao seu potencial genotóxico e mutagênico antes de

avançar para a fase de pesquisa clínica, etapa necessária para a análise de sua segurança e de um possível lançamento no mercado (Araldi *et al.*, 2015). Assim, compostos com atividade antimutagênica podem atuar por diferentes mecanismos, como a inativação direta de mutágenos, o estímulo aos sistemas de reparo do DNA e a redução do estresse oxidativo celular, contribuindo para a manutenção da estabilidade genômica (Ahmed *et al.*, 2025). A avaliação do óleo essencial de *Z. officinale* pode fornecer informações importantes sobre suas possíveis propriedades antimutagênicas. Dessa forma, torna-se fundamental a avaliação toxicogenética de *Z. officinale*, considerando sua importância econômica e medicinal.

Material e métodos

Óleo essencial

Os rizomas de *Z. officinale* foram adquiridos em comércio local da cidade de Alegre/ES, Brasil, no período de abril de 2018. A extração do óleo essencial da planta foi realizada por meio da hidrodestilação, utilizando aparelho do tipo Clevenger, segundo metodologia descrita por Baser e Buchbauer (2015).

A análise dos constituintes do óleo essencial seguiu o protocolo de cromatografia gasosa acoplada à espectrometria de massas (CG-EM), e foi utilizado o cromatógrafo da marca *Shimadzu QP2010 Plus*. Utilizou-se gás Hélio (He) como carregador, com vazão de 1,0 mL/min, iniciando à temperatura de 60 °C, seguindo um aumento gradual de 5 °C a cada 1 minuto até atingir 220 °C, permanecendo a essa temperatura por 10 minutos. Foi adicionado 1 µL de óleo essencial já à temperatura de 240 °C. A área relativa dos compostos foi determinada por seu percentual relativo, no qual foram identificados os compostos com área relativa maior que 5% (Cutrim *et al.*, 2019).

Para os bioensaios, o óleo essencial foi diluído nas concentrações de C1 – 3000; C2 – 1500; C3 – 750; C4 – 375; C5 – 187; C6 – 93; C7 – 46 e C8 – 23 mg/L (ppm), utilizando dimetilsulfóxido (DMSO) como solvente, conforme proposto por Esmaeili *et al.* (2018).

Material vegetal

Para os ensaios biológicos, foram utilizadas sementes de *Allium cepa* da variedade “Baia Periforme”, da marca *Top Seed*. O experimento foi montado em delineamento inteiramente casualizado, utilizando-se cinco repetições para cada tratamento. Para o controle negativo (CN), foi utilizada água destilada (Lascola *et al.*, 2024), e, para o controle positivo (CP), trifluralina na concentração final de 0,84 mg/L (Fernandes *et al.*, 2009). Foram utilizadas cinco placas de Petri por tratamento, forradas com papel filtro, contendo 30 sementes e mantidas à temperatura de 24 °C.

Análise de fitotoxicidade, citotoxicidade, genotoxicidade e mutagenicidade

As análises de fitotoxicidade, citotoxicidade, genotoxicidade e mutagenicidade foram realizadas em raízes providas do método contínuo, as quais foram tratadas com diferentes concentrações de óleo essencial de *Z. officinale* durante 96 horas.

A avaliação da fitotoxicidade foi realizada em 24, 48, 72 e 96 horas, de acordo com Liman *et al.* (2019). O índice de velocidade de germinação (IVG) foi calculado de acordo com o somatório do número de plântulas germinadas a cada dia e dividido pelo número de dias decorridos. A porcentagem de germinação e o comprimento radicular (CR) foram avaliados ao final de 96 horas.

O comprimento radicular foi mensurado com o auxílio de um paquímetro digital. Posteriormente, as raízes foram coletadas e fixadas em solução Carnoy 3:1 (etanol: ácido acético) por 24 horas. As raízes foram hidrolisadas em HCl 1 M a 60 °C por 8 minutos e coradas com Reativo de Schiff por duas horas em ausência de luz. As lâminas foram confeccionadas pela técnica de esmagamento suave, sendo analisadas cinco lâminas por tratamento (Santos *et al.*, 2023).

A citotoxicidade foi avaliada por meio do índice mitótico (IM), calculado pela razão entre células em divisão (prófase, metáfase, anáfase e telófase) e o total de células observadas, multiplicado por cem. A análise da genoto-

xicidade foi avaliada por meio da frequência de alterações cromossômicas (AC), incluindo perda, quebra, ponte e aderência cromossômica, c-metáfase, atraso cromossômico, anáfase multipolar e multipolar com ponte. O somatório de cada uma das alterações foi dividido pelo número total de divisões e multiplicado por cem (Aragão *et al.*, 2024). A mutagenicidade foi analisada pela frequência de células com micronúcleo (MN), quantificadas por meio da divisão do número de células com micronúcleo pelo número total de células observadas, multiplicado por cem (Santos *et al.*, 2023).

Análise de antigenotoxicidade e antimutagenicidade

Para o estudo da antimutagenicidade, foram utilizadas as concentrações C5, C7 e C8 por não apresentarem nenhum tipo de dano genotóxico ou mutagênico na análise de mutagenicidade. As sementes foram germinadas pelo método descontínuo, primeiramente em água por 72 horas, até as raízes atingirem aproximadamente 2 mm de comprimento, sendo então submetidas aos modelos de pré-tratamento, pós-tratamento e tratamento simultâneo. No pré-tratamento, os organismos-teste receberam 3 mL de diferentes concentrações dos tratamentos por 48 horas e, em seguida, foram tratados com o agente mutagênico por mais 48 horas. O pós-tratamento recebeu 3 mL de agente mutagênico por 48 horas e, posteriormente, 3 mL de diferentes concentrações dos tratamentos por mais 48 horas. Já o tratamento simultâneo recebeu as diferentes concentrações dos tratamentos juntamente com o agente mutagênico durante 48 horas. A antimutagenicidade foi estimada considerando células com ausência ou presença de micronúcleo (Mauro *et al.*, 2014).

Análise estatística

Os dados avaliados de *A. cepa* foram apresentados como média $\pm$ desvio padrão. Os pacotes estatísticos *STATISTICA 7.1* da *StatSoft Inc.* e *Infostat* foram utilizados para a análise estatística. Os dados foram analisados quanto à homogeneidade pelo teste de Levene's e Brown & Forsythe's e normalidade, pelo teste de Shapiro-Wilks e não seguiram a distribuição normal, sendo utilizado o teste de *Kruskal-Wallis* com significância de $p < 0,05$.

Resultados e discussão

No presente trabalho, o óleo essencial de *Z. officinale* apresentou um rendimento de 0,16%, calculado com base no volume de óleo obtido por hidrodestilação em relação à massa de 1kg do material vegetal utilizado. O rendimento pode ser influenciado por diversos fatores, como a metodologia empregada, tempo de extração e parte vegetal utilizada. Como os óleos essenciais provêm de metabólitos secundários, vale ressaltar que são resultado da interação química entre as plantas e o ambiente. Fatores como clima, luminosidade, nutrição, temperatura, características do solo, época e horário de colheita, entre outros, podem influenciar na extração (Cutrim, 2019).

O rendimento de óleo essencial obtido neste trabalho está de acordo com os dados relatados na literatura por Diemer (2016) e Cutrim (2019), sugerindo que não houve influências externas capazes de acometer o rendimento de extração do óleo essencial.

Os compostos presentes no óleo essencial de *Z. officinale* (Tabela 1), provindo de raízes cultivadas no Sul do Espírito Santo, apresentam similaridade com os compostos descritos por Dabague (2013) em raízes de gengibre cultivado no município de Morretes, no Paraná, com exceção apenas de dois compostos: eucaliptol e β -bisaboleno.

Tabela 1. Constituintes majoritários (> 5%) do óleo essencial de *Z. officinale*

Ordem de Eluição	Composto ¹	A _{rel} (%) ²
1	Canfeno	7,2
2	β-Felandreno	7,4
3	Z-Citral	8,1
4	Geranial	13,8
5	Acetato de Geranil	11,0
6	α-Curcumeno	5,7
7	α-Zingibereno	22,7
8	α-Farneseno	14,9
9	β-Sesquifelandreno	9,2

1 Compostos majoritários. 2 Compostos com área relativa >5% foram identificados.

Fonte: os autores.

Na análise da composição química do óleo, foram observados os monoterpenos acetato de geranila — (2*E*)-3,7-Dimethyl-2,6-octadien-1-yl acetate —, neral — (2*Z*)-3,7-Dimethyl-2,6-octadienal — e geranial — (2*E*)-3,7-Dimethyl-2,6-octadienal — (que, em mistura isomérica, formam o citral), que despertam grande interesse na indústria farmacêutica e alimentícia, pois podem ser utilizados na perfumaria, na síntese de vitamina A e até mesmo na formulação de aromas alimentícios. Também são atribuídas a eles atividades antimicrobianas e antifúngicas do óleo, além de atuarem na defesa química da planta contra a ação de predadores (Silva, 2014).

Outros monoterpenos observados na composição do óleo essencial foram o canfeno — (1*R*)-2,2-Dimethyl-3-methylenebicycloheptane — e β-felandreno — (3*S*)-3-Isopropyl-6-methylenecyclohexene. Além de alguns derivados do canfeno possuírem propriedade inseticida, também apresentam atividades citotóxicas em células de melanoma humano, agindo como indutores de apoptose e intervindo diretamente no ciclo celular (Passos, 2013). Já o β-felandreno, utilizado pela indústria farmacêutica na produção de fragrâncias, detém também ação digestiva e ativida-

de antimicrobiana para diferentes tipos de bactérias, fungos e leveduras (Siqueira *et al.*, 2016). Conjuntamente, o β -felandreno tem apresentado fortes evidências de ações anti-inflamatórias, apresentando capacidade de modulação da migração de neutrófilos e inibição de citocinas inflamatórias e atividades antinociceptivas (Siqueira *et al.*, 2016). Outros estudos com células tumorais discutem a capacidade do β -felandreno de induzir morte celular e autofagia (Hsieh *et al.*, 2014; Lin *et al.*, 2014).

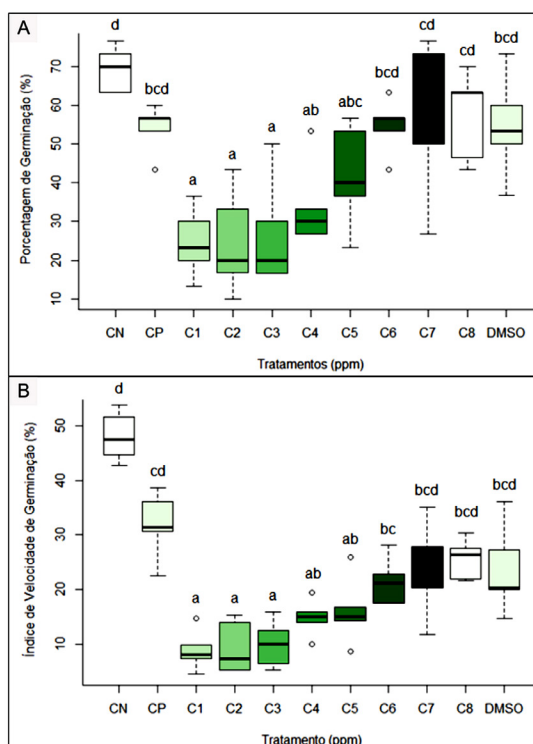
Da classe dos sesquiterpenos, foram quantificados o α -curcumeno — 1-Methyl- 4-(6-methyl-5-hepten-2-yl)benzene —, α -zingibereno — (5R)-2-Methyl-5-[(2S)-6-methyl-5-hepten-2-yl]-1,3-cyclohexadiene —, α -farneseno — (3E,6E)-3,7,11-Trimethyl-1,3,6,10-dodecatetraene — e α -sesquifelandreno — 3-Methylene-6-(6-methyl-5-hepten-2-yl)cyclohexene. Compostos como o α -curcumeno e o α -zingibereno vêm sendo estudados por sua capacidade de ativação da caspase-3, um dos principais executores do processo apoptótico, que, por sua vez, é capaz de eliminar células cancerosas ou malignas sem danificar as células normais e os tecidos circundantes.

Já o α -farneseno pode ser capaz de prevenir a neurodegeneração por meio de mecanismos antioxidantes e antígeno-tóxicos. Estudos recentes sugerem que o α -farneseno apresenta efeitos protetores contra a citotoxicidade induzida pelo peróxido de hidrogênio (H₂O₂), um metabólito tóxico que pode causar danos ao DNA de neurônios corticais (Turkez *et al.*, 2014). O α -sesquifelandreno, de acordo com os estudos de Tyagi *et al.* (2015), pode aumentar a expressão de fatores pró-apoptóticos, podendo inibir a sobrevivência de células cancerígenas.

Na análise de fitotoxicidade, foram avaliados a porcentagem de germinação, o índice de velocidade de germinação (IVG) e o crescimento radicular (CR). Na porcentagem de germinação (Figura 1A), foi observada uma redução significativa de 66,36% em C1 e C2, 63,63% em C3, 53,63% em C4 e 42,72% em C5, quando comparados ao controle negativo. O DMSO, utilizado para diluição das concentrações do óleo essencial, manteve-se compatível com o controle negativo, o que indica que não houve influência dele na germinação.

Para o IVG (Figura 1B), a redução foi de 81,64% em C1 e 80,48% em C2, 79,21% em C3, 69,17% em C4, 66,63% em C5 e 55,54% em C6. Nas concentrações C7 e C8, não foram constatadas alterações significativas em relação ao controle negativo, sugerindo que quanto menor a concentração do tratamento, maior a porcentagem de germinação e do índice de velocidade de germinação observados.

Figura 1. Porcentagem (A) e índice de velocidade de germinação (B) de raízes de *A. cepa* expostas a diferentes concentrações do óleo essencial de *Z. officinale*

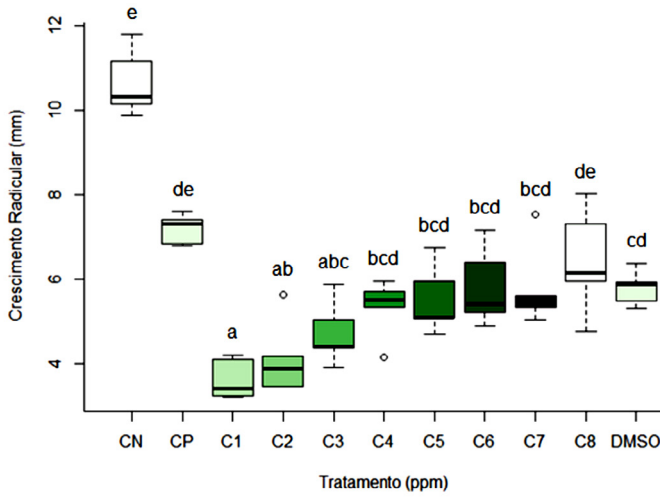


Porcentagem (A) e índice de velocidade de germinação (B) de raízes de *A. cepa* expostas a diferentes concentrações do óleo essencial de *Z. officinale*. As médias seguidas com as mesmas letras não diferem entre si em nível de 5% de significância pelo teste de Kruskal Wallis. CN: controle negativo; CP: controle positivo; DMSO: dimetilsulfóxido

Fonte: os autores.

Em relação ao crescimento radicular, apenas a concentração C8 não apresentou efeito de redução no comprimento das raízes (Figura 2).

Figura 2. Crescimento radicular das raízes de *A. cepa* expostas a diferentes concentrações do óleo essencial de *Z. officinale*.



Crescimento radicular das raízes de *A. cepa* expostas a diferentes concentrações do óleo essencial de *Z. officinale*. As médias seguidas com as mesmas letras não diferem entre si em nível de 5% de significância pelo teste de Kruskal Wallis. CN: controle negativo; CP: controle positivo; DMSO: dimetilsulfóxido

Fonte: os autores.

Esses resultados sugerem potencial alelopático — em que há a capacidade bioherbicida —, originado por metabólitos secundários das plantas (Miranda *et al.*, 2015). Esses herbicidas podem estar relacionados aos efeitos do citral, que, por sua vez, é capaz de atuar na defesa química da planta contra a ação dos predadores, ou aos derivados do canfeno, que podem expressar ação inseticida. Os óleos essenciais de plantas medicinais, especialmente das espécies aromáticas, têm sido considerados alternativas para o controle de fungos. Entre os compostos bioativos presentes no óleo essencial de *Z. officinale* destaca-se o citral, uma mistura isomérica de neral e geranial, que vem sendo estudada por seu potencial fungicida e capacidade de inibir o crescimento micelial (Coser, 2018).

De modo geral, as menores concentrações (C6, C7 e C8) não demonstraram redução da porcentagem de germinação e do índice de velocidade de germinação. Em relação ao crescimento radicular, a C8 não expressou capacidade em reduzir o tamanho das raízes, sugerindo que, em baixas concentrações (C8 – 23 mg/L), o óleo essencial de *Z. officinale* não expressa efeitos alelopáticos.

Na citotoxicidade do óleo essencial de *Z. officinale*, avaliada pelo índice mitótico (IM), as concentrações C1, C2, C4, C5 e C6 expressaram reduções significativas (Tabela 2), que podem ser explicadas pela ação citotóxica de derivados do canfeno descrita por Passos (2013). O α -curcumeno e α -zingibereno também podem estar relacionados à atividade citotóxica das concentrações, já que ambos os compostos estão relacionados ao processo apoptótico (Lee, 2016).

Tabela 2. Alterações no ciclo celular em células meristemáticas de *A. cepa* expostas a diferentes concentrações do óleo essencial de *Z. officinale* (continua)

Tratamento	IM (%)	AC (%)	MN (%)	Dano Genotóxico	Dano Mutagênico
CN	8,96±0,4 ^d	1,53±0,96 ^{abcd}	0,20±0,16 ^{ab}	0,87±0,92 ^a	0,86±0,48 ^{abcd}
CP	8,56±0,28 ^{cd}	8,87±3,06 ^e	1,32±0,37 ^c	7,02±1,66 ^e	3,17±1,73 ^d
C1	7,24±0,40 ^a	2,78±1,76 ^{cde}	0,30±0,35 ^{ab}	2,21±0,75 ^{bcd}	0,87±1,57 ^{abc}
C2	8,00±0,44 ^{abc}	3,05±2,03 ^{bcd}	0,28±0,23 ^b	2,03±1,53 ^{abcd}	1,30±1,21 ^{abcd}
C3	8,44±0,86 ^{cd}	4,48±0,70 ^e	0,44±0,34 ^{bc}	3,09±0,65 ^{de}	1,82±1,37 ^{cd}
C4	7,44±0,30 ^{ab}	4,91±4,64 ^{de}	0,46±0,21 ^{bc}	4,10±3,68 ^{cde}	1,27±1,12 ^{bcd}
C5	8,08±0,64 ^{abc}	0,96±1,60 ^{ab}	0,12±0,13 ^{ab}	0,96±1,60 ^{ab}	0,12±0,13 ^a
C6	8,04±0,41 ^{abc}	1,53±1,10 ^{abcd}	0,16±0,09 ^{ab}	0,76±0,69 ^{abc}	0,93±0,77 ^{abcd}
C7	8,22±0,20 ^{bcd}	0,48±0,65 ^a	0,22±0,29 ^{ab}	0,48±0,65 ^a	0,22±0,29 ^{ab}
C8	8,28±0,53 ^{cd}	1,47±0,61 ^{abcd}	0,14±0,17 ^{ab}	1,21±0,07 ^{abcd}	0,40±0,57 ^{ab}
DMSO	8,92±0,29 ^d	1,14±0,82 ^{abc}	0,00±0,00 ^a	0,45±0,61 ^a	0,69±1,04 ^{abc}
Fases da divisão					

Tabela 2. Alterações no ciclo celular em células meristemáticas de *A. cepa* expostas a diferentes concentrações do óleo essencial de *Z. officinale* (conclusão)

Tratamento	Prófase (%)	Metáfase (%)	Anáfase (%)	Telófase (%)
CN	8,96±0,42 ^d	1,53±0,96 ^{abcd}	0,20±0,16 ^{ab}	0,87±0,92 ^a
CP	8,56±0,28 ^{cd}	8,87±3,06 ^e	1,32±0,37 ^c	7,02±1,66 ^e
C1	7,24±0,40 ^a	2,78±1,76 ^{cde}	0,30±0,35 ^{ab}	2,21±0,75 ^{bde}
C2	8,00±0,44 ^{abc}	3,05±2,03 ^{bode}	0,28±0,23 ^b	2,03±1,53 ^{abcd}
C3	8,44±0,86 ^{cd}	4,48±0,70 ^e	0,44±0,34 ^{bc}	3,09±0,65 ^{de}
C4	7,44±0,30 ^{ab}	4,91±4,64 ^{de}	0,46±0,21 ^{bc}	4,10±3,68 ^{de}
C5	8,08±0,64 ^{abc}	0,96±1,60 ^{ab}	0,12±0,13 ^{ab}	0,96±1,60 ^{ab}
C6	8,04±0,41 ^{abc}	1,53±1,10 ^{abcd}	0,16±0,09 ^{ab}	0,76±0,69 ^{abc}
C7	8,22±0,20 ^{bcd}	0,48±0,65 ^a	0,22±0,29 ^{ab}	0,48±0,65 ^a
C8	8,28±0,53 ^{cd}	1,47±0,61 ^{abcd}	0,14±0,17 ^{ab}	1,21±0,07 ^{abcd}
DMSO	8,92±0,29 ^d	1,14±0,82 ^{abc}	0,00±0,00 ^a	0,45±0,61 ^a

As médias seguidas com a mesma letra nas colunas não diferem estatisticamente entre si em nível de 5% de significância pelo teste de Kruskal Wallis. CN: controle negativo; CP: controle positivo; DMSO: dimetilsulfóxido; IM: Índice mitótico; AC: alterações cromossômicas; MN: micronúcleo.

Fonte: os autores.

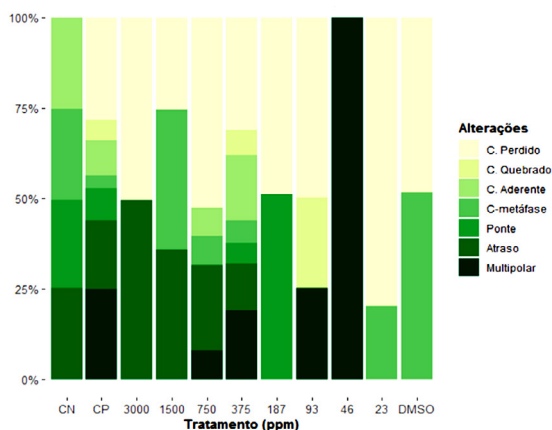
Com base nos estudos de Aragão *et al.* (2015), as taxas de índice mitótico, alterações cromossômicas e alterações nucleares estão diretamente ligadas ao desenvolvimento da raiz de uma planta; logo, quando há a diminuição do índice mitótico em razão da exposição ao óleo essencial, o número de divisões celulares e de células viáveis é reduzido, dificultando o desenvolvimento de órgãos vegetais, como é o caso das raízes, em que seu crescimento depende do aumento do número de células.

A interferência no desenvolvimento das raízes como resultado da redução do índice mitótico em C1 e C2 pode enfatizar o potencial alelopático das concentrações, visto que não só o efeito do aleloquímico sobre a germinação da planta deve ser avaliado, mas também as mudanças fisiológicas no sistema vegetal, que é indicativo de atividade citotóxica (Silva *et al.*, 2016).

Em relação à genotoxicidade, as concentrações C1, C3 e C4 expressam danos significativos (Tabela 2), o que insufla que altas concentrações do óleo essencial podem ocasionar lesões celulares; porém, esses danos podem ser passíveis de reparo (Oliveira, 2016).

Neste trabalho, foram observadas com baixa frequência as seguintes alterações cromossômicas (Figura 3): perdas e aderências cromossômicas; c- metáfases; pontes na anáfase e anáfases multipolares. As perdas cromossômicas podem ser provocadas por atrasos cromossômicos durante a separação que ocorre na anáfase (Rezende, 2018). Já os cromossomos aderentes são originados por alguma mudança estrutural nos cromossomos, que altera a condensação cromossômica normal, resultando em estruturas cromossômicas aglomeradas. Essas anormalidades são resultado da interação de substâncias tóxicas com as moléculas do DNA, provocando condensação de DNA ou ligações entre cromátides (Galter, 2016).

Figura 3. Frequência das alterações cromossômicas observadas em células meristemáticas de *A. cepa* expostas a diferentes concentrações do óleo essencial de *Z. officinale*



Frequência das alterações cromossômicas observadas em células meristemáticas de *A. cepa* expostas a diferentes concentrações do óleo essencial de *Z. officinale*, em relação ao total de células em divisão analisadas. As médias seguidas com as mesmas letras não diferem entre si em nível de 5% de significância pelo teste de Kruskal Wallis. CN: controle negativo; CP: controle positivo; DMSO: dimetilsulfóxido.

Fonte: os autores.

A frequência de alterações cromossômicas pode estar associada a fatores como a atuação do óleo essencial em fibras do fuso mitótico, acarretando aumento das taxas de c-metáfases nas maiores concentrações. Quando há alterações nas fibras do fuso, a metáfase é interrompida e os cromossomos podem ser visualizados em alto grau de condensação, com centrômeros bem definidos (Leme; Marin- Morales, 2008; Galter, 2016). Já as pontes cromossômicas vêm como consequência da junção de extremidades cromossômicas quebradas, formando cromossomos que se ligam aos dois polos do fuso mitótico (Costa *et al.*, 2014).

Foram observados atrasos na anáfase. Segundo os estudos de Queiroz *et al.* (2016), esses atrasos diminuem a velocidade de migração e disjunção dos cromossomos, que podem ser responsáveis pela redução das taxas de mutações espontâneas. A taxa de anáfases multipolares também aumentou exponencialmente de acordo com as concentrações do óleo essencial; essas anáfases ocorrem quando há mais de um fuso acromático durante o ciclo mitótico (Fernandes *et al.*, 2009). Não foram observadas, todavia, alterações mutagênicas significativas, o que sugere que não houve fixação dos danos genotóxicos.

Para o teste de antimutagenicidade, foram observadas apenas células com micronúcleos, que podem ser resultado de uma quebra, evento clastogênico, ou perda cromossômica, evento aneugênico (Rezende, 2018). As concentrações utilizadas neste ensaio foram C5, C7 e C8, pois não expressaram diferenças significativas em relação à genotoxicidade (Tabela 2).

No pré-tratamento, C5 não foi capaz de reduzir danos; em contrapartida, C7 apresentou uma taxa de redução de danos de 10,26% e C8 de 56,41% (Tabela 3). Os agentes desmutagênicos são aqueles capazes de proteger o DNA contra danos causados por agentes externos. De acordo com Magosso (2015), esses agentes expressam suas ações preferencialmente no pré-tratamento, o que propõe que o óleo essencial de *Z. officinale* nas concentrações mais baixas pode atuar como protetor da célula mediante bloqueio ou modificação do agente mutagênico, impedindo seu contato com o DNA. Vale a pena ressaltar que o α -farneseno é um dos componentes majoritários encontrados no óleo essencial, e que vem sendo estudado pelo

seu potencial antioxidante, que pode agir como protetor da célula contra a degeneração das membranas, dificultando a passagem de agentes mutagênicos intermembranas (Turkez *et al.*, 2014).

No tratamento simultâneo, as concentrações C5, C7 e C8 reduziram danos de 94,87, 41,03 e 32,05%, respectivamente. De acordo com os estudos de Mauro *et al.* (2014), o tratamento simultâneo pode agir tanto como agente desmutagênico quanto como agente bioantimutagênico, atuando na prevenção e no reparo de danos genéticos, respectivamente, o que poderia explicar a alta taxa de redução de danos observada neste tratamento. Esse fato sugere que o óleo essencial de *Z. officinale* poderia inativar o agente mutagênico por meio do bloqueio ou modificação para que não entre em contato com o material genético (desmutagênese), ou modulando a replicação e o reparo do DNA, inibindo os possíveis erros do sistema de reparo (bioantimutagênese) (Gheller *et al.*, 2017).

Tabela 3. Porcentagem de redução de micronúcleos (MN) + quebra cromossômica de *A. cepa* submetidas a diferentes tratamentos com diferentes concentrações do óleo essencial de *Z. officinale*

Tratamentos	Experimentos					
	Pré-Tratamento		Tratamento Simultâneo		Pós-Tratamento	
	MN + Quebra	RD (%)	MN + Quebra	RD (%)	MN + Quebra	RD (%)
CN	0,28±0,16 ^a	-	0,28±0,16 ^a	-	0,28±0,16 ^a	-
CP	1,06±0,62 ^{bc}	-	1,06±0,62 ^b	-	1,06±0,62 ^b	-
C5	1,56±0,59 ^c	-64,10	0,32±0,36 ^a	94,87	0,24±0,18 ^a	105,13
C7	0,98±0,52 ^{abc}	10,26	0,74±0,49 ^{ab}	41,03	0,50±0,29 ^{ab}	71,79
C8	0,62±0,50 ^{ab}	56,41	0,81±0,35 ^{ab}	32,05	0,82±0,16 ^b	30,77

As médias seguidas com as mesmas letras não diferem entre si em nível de 5% de significância pelo teste de Kruskal Wallis. RD: Redução de Dano; CN: controle negativo; CP: controle positivo.

Fonte: os autores.

No pós-tratamento, as concentrações C5, C7 e C8 foram capazes de reduzir os danos em 105,13, 71,79 e 30,77%, respectivamente, sugerindo

a eficiência do óleo essencial de *Z. officinale* na bioantimutagênese, que está relacionada à capacidade já existente na célula de corrigir os danos no material genético (Magosso, 2015).

Além de apresentar taxas de redução de danos e indicar capacidade de atuação como agente desmutagênico e bioantimutagênico, alguns compostos presentes no óleo essencial podem exercer efeitos antitumorais; por exemplo, o citral, que tem sido associado à indução de apoptose e à ativação de caspase-3 em linhas celulares tumorais, promovendo estresse oxidativo e fragmentação do DNA, que culmina na morte celular programada (Tisserand, 2014); ou o canfeno e o β -felandreno, os quais possuem capacidade antiproliferativa e de indução à morte celular (Passos, 2013; Lin *et al.*, 2014); ou o α -curcumeno e o α -zingibereno, capazes de ativar a caspase-3, que atua como um dos principais executores do processo apoptótico; e o α -sesquifelandreno, que aumenta a expressão de fatores que levam à apoptose (Tyagi *et al.*, 2015).

O óleo essencial de *Z. officinale* possui compostos antioxidantes, os quais não causam danos citotóxicos e auxiliam no processo de retardo da degeneração da membrana celular, dificultando a entrada de moléculas indutoras de danos ao DNA, o que pode estar associado à prevenção de várias doenças e reprimir os processos de carcinogênese e mutagênese (Costa *et al.*, 2014; Ramalho *et al.*, 2018). Vale ressaltar que o α -farneseno, composto em abundância no óleo essencial de *Z. officinale*, possui propriedades antioxidantes e antígeno-tóxicas, o que sugere repressão na fixação de lesões no DNA (Turkez *et al.*, 2014).

Conclusão

De acordo com a caracterização química do óleo essencial de *Z. officinale*, nota-se que vários compostos possuem potencial antioxidante, além de capacidade para atuação na indução da apoptose, como é o caso do citral, do canfeno, do β -felandreno, do α -curcumeno, do α -zingibereno e do α -sesquifelandreno.

As análises de fitotoxicidade e citotoxicidade indicam que, em altas concentrações, o óleo essencial de *Z. officinale* pode apresentar poten-

cial alelopático devido a componentes como o canfeno, o α -curcumeno e o α -zingibereno.

Também foi observado potencial genotóxico nas concentrações mais altas do óleo essencial (3000, 750 e 375 mg/L); todavia, não foram expressas alterações mutagênicas, o que sugere que não há fixação de danos, apesar de altas concentrações do óleo essencial serem capazes de ocasionar lesões celulares.

Frente às taxas de redução de danos mutagênicos, pode-se sugerir que o óleo essencial de *Z. officinale* expressou atividades antimutagênicas, atuando melhor em baixa concentração (C8 – 23 mg/L) quando analisado no pré-tratamento, sugerindo potencial protetivo, que pode ser indicativo de atividade desmutagênica.

Atesta-se também a expressão de atividade antimutagênica na concentração C5, quando avaliada no pós-tratamento. Esse fato sugere atividade bioantimutagênica e, no tratamento simultâneo, pode apresentar ação de atividades desmutagênicas e bioantimutagênicas, nas quais a concentração do óleo essencial foi diretamente proporcional à taxa de redução de danos.

Referências

AHMED, Z. S. O.; KHAN, E.; ELIAS, N.; ELSHEBINY, A.; DOU, Q. Updated review on natural polyphenols: molecular mechanisms, biological effects, and clinical applications for cancer management. **Biomolecules**, Basel, v. 15, n. 5, p. 629, 2025. DOI: 10.3390/biom15050629.

ARAGÃO, F. B.; GALTER, I. N.; GRECCO, K. D.; COELHO, E. J. R. C.; SILVA, T. T.; BONOMO, M. M.; FERNANDES, M. N.; MATSUMOTO, S. T. Toxic risk evaluation of effluents from a swine biodigester in the plant models *Lactuca sativa* and *Allium cepa*. **Environmental Monitoring and Assessment**, [S. l.], v. 196, n. 1, p. 64, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10661-023-12173-x>.

ARAGÃO, F. B.; PALMIERI, M. J.; FERREIRA, A.; COSTA, A. V.; QUEIROZ, V. T.; PINHEIRO, P. F.; ANDRADE-VIEIRA, L. F. Phytotoxic and cytotoxic effects of *Eucalyptus* essential oil on lettuce (*Lactuca sativa* L.). **Allelopathy Journal**, [S. l.], v. 35, n. 1, p. 259–272, 2015. Disponível em: https://www.researchgate.net/profile/Patricia-Pinheiro/publication/282902956_Phytotoxic_and_cytotoxic_effects_of_Eucalyptus_essential_oil_on_lettuce_Lactuca_sativa_L/links/5aa92ccfa6fdccd3b9b95635/Phytotoxic-and-cytotoxic-effects-of-Eucalyptus-essential-oil-on-lettuce-Lactuca-sativa-L.pdf. Acesso em: 1 de jun. 2026.

ARALDI, R. P.; MELO, T. C.; MENDES, T. B.; SANTOS JÚNIOR, P. L.; NOZIMA, B. H. N.; ITO, E. T.; CARVALHO, R. F.; STOCO, R. C. Using the comet and micronucleus assays for genotoxicity studies: a review. **Biomedicine & Pharmacotherapy**, Paris, v. 72, p. 74–82, 2015. DOI: 10.1016/j.biopha.2015.04.004.

BAGATINI, M. D.; SILVA, A. C. F.; TEDESCO, S. B. Uso do sistema teste de *Allium cepa* como bioindicador de genotoxicidade de infusões de plantas medicinais. **Revista Brasileira de Farmacognosia**, Curitiba, v. 17, n. 3, p. 444–447, 2007. DOI: 10.1590/S0102-695X2007000300019.

BASER, K. H. C.; BUCHBAUER, G. **Handbook of essential oils: science, technology, and applications**. 2. ed. Boca Raton: CRC Press, 2015. Disponível em: <https://www.cabidigitallibrary.org/doi/full/10.5555/20163380803>. Acesso em: 1 de jun. 2026.

BRASIL. Ministério da Saúde. Agência Nacional de Vigilância Sanitária. **Resolução RDC nº 10, de 9 de março de 2010**. Dispõe sobre a notificação de drogas vegetais junto à Agência Nacional de Vigilância Sanitária (ANVISA) e dá outras providências. Brasília, DF: Ministério da Saúde, 2010. Disponível em: https://bvsms.saude.gov.br/bvs/saudelegis/anvisa/2010/res0010_09_03_2010.html. Acesso em: 01 jun. 2026.

BODE, A. M.; DONG, Z. The amazing and mighty ginger. **Cancer Prevention Research**, Philadelphia, v. 4, n. 3, p. 384–392, 2011. DOI: 10.1158/1940-6207.CAPR-10-0244.

CHARI, N. K. L.; MANASA, D.; SRINIVAS, P.; SOWBHAGYA, H. B. Enzyme-assisted extraction of bioactive compounds from ginger (*Zingiber officinale* Roscoe). **Food Chemistry**, Amsterdam, v. 139, n. 1–4, p. 509–514, 2013. DOI: 10.1016/j.foodchem.2013.01.099.

CORREA, N.; SOARES, M. C. F.; MUCCILLO-BAISCH, A. L. Conhecimento do tema plantas medicinais e fitoterápicos como instrumento tecnológico na formação dos acadêmicos de enfermagem. **Vittale: Revista de Ciências da Saúde**, Rio Grande, v. 30, n. 2, p. 38–46, 2018. DOI: <https://doi.org/10.14295/vittale.v30i2.7496>.

COSER, E. **Potencial de óleos essenciais no controle do fungo *Sclerotium rolfsii* in vitro e em plantas de tomate**. 2018. 39 f. Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação em Agronomia) — Universidade Federal de Santa Catarina, Curitiba, 2018.

COSTA, A. C. D.; DOMINGUES, G.; DÜSMAN, E.; ALMEIDA, I. V. D.; VICENTINI, V. E. P. Citotoxicidade das águas do rio do Peixe (São Paulo–Brasil), em células meristemáticas de raiz de *Allium cepa* L. **Bioscience Journal**, [S. l.], v. 31, n. 1, p. 248–258, 2014. Disponível em: <https://pesquisa.bvsalud.org/porta/ resource/ esA/biblio-963854>. Acesso em: 1 jun. 2026.

CUTRIM, E. S. M.; TELES, A. M.; MOUCHREK, A. N.; MOUCHREK, V. E. F.; EVERTON, G. Avaliação da atividade antimicrobiana e antioxidante dos óleos essenciais e extratos hidroalcoólicos de *Zingiber officinale* (gengibre) e *Rosmarinus officinalis* (alecrim). **Revista Virtual de Química**, Niterói, v. 11, n. 1, p. 60–81, 2019. Disponível em: <http://rvq.s bq.org.br/>. Acesso em: 01 jun. 2026.

DABAGUE, I. C. M.; DESCHAMPS, C.; MACHADO, M. P.; CÔCCO, L. C. Rendimento do óleo essencial de *Zingiber officinale* em resposta a diferentes processamentos e tempos de extração. **Revista Acadêmica: Ciências Agrárias e Ambientais**, Curitiba, v. 11, n. 2, p. 163–168, 2013. Disponível em: <https://periodicos.pucpr.br/ index.php/cienciaanimal/article/view/11324/10661>. Acesso em: 01 jun. 2026.

DIEMER, A. W. **Ação antimicrobiana de *Rosmarinus officinalis* e *Zingiber officinale* frente à *Escherichia coli* e *Staphylococcus aureus* em carne mecanicamente separada de frango**. 2016. Dissertação (Mestrado em Biotecnologia) — Universidade do Vale do Taquari — Univates, Lajeado, 2016.

DOS SANTOS, E. C.; ROSSI, A. A. B.; PEDRI, E. C. M. D.; ZORTÉA, K. E. M.; FERREIRA, E. L.; MALTEZO, D. P. Potencial antimutagênico de extratos aquosos de gengibre. **Conjecturas**, [S. l.], v. 22, n. 9, p. 241–256, 2022. DOI: 10.53660/CONJ-1380-AG26.

ESMAEILI, M.; GOLI, S. A.; SHIRVANI, A.; SHAKERARDAKANI, A. Improving storage stability of pistachio oil packaged in different containers by using rosemary (*Rosmarinus officinalis* L.) and peppermint (*Mentha piperita*) essential oils. **European Journal of Lipid Science and Technology**, [S. l.], v. 120, n. 4, p. 1–10, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1002/ejlt.201700432>.

FERNANDES, T. C. C.; MAZZEO, D. E. C.; MARIN-MORALES, M. A. Origin of nuclear and chromosomal alterations derived from the action of an aneugenic agent—trifluralin herbicide. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, [S. l.], v. 72, n. 6, p. 1680–1686, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2009.03.014>.

FRANCO, R. R. **Avaliação da capacidade antioxidante e antiglicante de plantas medicinais e seu potencial de inibição das enzimas digestivas relacionadas ao diabetes mellitus tipo 2**. 2018. Dissertação (Mestrado em Genética e Bioquímica) – Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, 2018.

GALTER, I. N. **Avaliação da água do Rio Itapemirim/ES: aspectos abióticos e toxicogenéticos**. 2016. 94 f. 2016. Dissertação (Genética) – Universidade Federal do Espírito Santo, Alegre, 2016.

GHELLER, A. C. G. V.; KERKHOFF, J.; JÚNIOR, G. M. V.; CAMPOS, K. E. D.; SUGUI, M. M. Antimutagenic effect of *Hibiscus sabdariffa* L. aqueous extract on rats treated with monosodium glutamate. **The Scientific World Journal**, [S. l.], v. 2017, n. 1, p. 1–8, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1155/2017/9392532>.

HSIEH, S. L.; LI, Y. C.; CHANG, W. C.; CHUNG, J. G.; HSIEH, L. C.; WU, C. C. Induction of necrosis in human liver tumor cells by β -phellandrene. **Nutrition and Cancer**, Philadelphia, v. 66, n. 6, p. 970–979, 2014. DOI: 10.1080/01635581.2014.936946.

LASCOLA, M. B.; SANTOS, K. R.; SANTOS, S. N. D.; SOUZA, I. D. C.; FERNANDES, M. N.; MATSUMOTO, S. T. Avaliação toxicogenética de amostras de água para uso em ensaios laboratoriais. **Acta Biologica Brasiliensia**, [S. l.], v. 7, n. 2, p. 58–67, 2024. DOI: <https://doi.org/10.18554/acbiobras.v7i2.8049>.

LEE, Y. Cytotoxicity evaluation of essential oil and its component from *Zingiber officinale* Roscoe. **Toxicological Research**, [S. l.], v. 32, n. 3, p. 225–230, 2016. Disponível em: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC4946420/>. Acesso em: 01 jun. 2026.

LEME, D. M.; ANGELIS, D. D. F. D.; MARIN-MORALES, M. A. Action mechanisms of petroleum hydrocarbons present in waters impacted by an oil spill on the genetic material of *Allium cepa* root cells. **Aquatic Toxicology**, [S. l.], v. 88, n. 4, p. 214–219, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2008.04.012>.

LIMAN, R.; ÖZKAN, S. Cytotoxicity and genotoxicity in *Allium cepa* L. root meristem cells exposed to the herbicide penoxsulam. **Celal Bayar University Journal of Science**, [S. l.], v. 15, n. 2, p. 221–226, 2019. DOI: <https://doi.org/10.18466/cbayarfbe.533466>.

LIN, J.; WU, C. C.; HSU, S. C.; WENG, S. W.; MA, Y. S.; HUANG, Y. P.; LIN, J. G.; CHUNG, J. G. Alpha-phellandrene induced DNA damage and affect DNA repair protein expression in WEHI-3 murine leukemia cells in vitro. **Environmental Toxicology**, Hoboken, v. 30, n. 11, p. 1322–1330, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1002/tox.22003>.

MAGOSSO, M. F. **Acrocomia aculeata** previne danos toxicogenéticos causados pelo agente antitumoral ciclofosfamida. 2015. 66 f. Dissertação (Saúde e Desenvolvimento) — Campo Grande, 2015.

MASUDA, Y.; KIKUZAKI, H.; HISAMOTO, M.; NAKATANI, N. Antioxidant properties of gingerol related compounds from ginger. **BioFactors**, Oxford, v. 21, n. 1-4, p. 293-296, 2004. DOI: 10.1002/biof.552210157.

MAURO, M. O.; PESARINI, J. R.; MARIN-MORALES, M. A.; MONREAL, M. T. F. D.; MONREAL, A. C. D.; MANTOVANI, M. S.; OLIVEIRA, R. J. Evaluation of the antimutagenic activity and mode of action of the fructooligosaccharide inulin in the meristematic cells of *Allium cepa* culture. **Genetics and Molecular Research**, [S. l.], v. 13, n. 3, p. 4808-4819, 2014. Disponível em: <https://repositorio.unesp.br/bitstream/handle/11449/117560/WOS000340383600011.pdf?sequence=1&isAllowed=y>. Acesso em: 01 jun. 2026.

MIRANDA, C. A. S. F. D.; CARDOSO, M. D. G.; CARVALHO, M. L. M. D.; MACHADO, S. M. F.; ANDRADE, M. A.; OLIVEIRA, C. M. D. Análise comparativa do potencial alelopático do óleo essencial de *Thymus vulgaris* e seu constituinte majoritário na germinação e vigor de sementes de alface *Lactuca sativa*. **e-xacta**, [S. l.], v. 8, n. 2, p. 45-53, 2015. Disponível em: www.unibh.br/revistas/exacta/. Acesso em: 1 de jun de 2026.

OLIVEIRA, J. T. D. **Avaliação in vitro da mutagenicidade e antimutagenicidade do fármaco digoxina**. 2016. Dissertação (Mestrado em Ciências da Saúde) — Universidade Federal de São João del-Rei, São João del-Rei, 2016.

PARK, M.; BAE, J.; LEE, D. Antibacterial activity of [10]-gingerol and [12]-gingerol isolated from ginger rhizome against periodontal bacteria. **Phytotherapy Research**, Chichester, [S. l.], v. 22, n. 11, p. 1446-1449, 2008. DOI: 10.1002/ptr.2473.

PASSOS, D. C. S. **Ação biológica in vitro de tiossemicarbazonas derivadas de canfeno e limoneno em células de melanoma humano (SK-MEL-37)**. 2013. Tese (Doutorado em Biologia) — Universidade Federal de Goiás, Goiânia, 2013.

QUEIROZ, T. C. D.; FILIZARI, J. S. G.; QUICHABA, M. B.; REIS JUNIOR, E. S. D.; REIS, A. R. M. D.; REIS, M. F. D. Composição química e atividade antioxidante de *Agaricus blazei* e seu efeito sobre a modulação da mitose. **Journal of Health Sciences**, [S. l.], v. 18, n. 2, p. 134-138, 2016. DOI: <https://doi.org/10.17921/2447-8938.2016v-18n2p134-138>.

RAMALHO, M. P. S.; CASTRO, S. L. F.; VASCONCELOS, N. M. D.; MORAIS, L. M. O.; PESSOA, I. C. O.; VIDAL, C. Plantas medicinais no processo de cicatrização de feridas: revisão de literatura. **Revista Expressão Católica Saúde**, Quixadá, v. 3, n. 2, 2018. Disponível em: <http://repositorio.ufc.br/handle/riufc/40915>. Acesso em: 01 jun. 2026.

REZENDE, C. D. O. **Avaliação ambiental do Córrego Brejo Alegre, em Araguari (MG), utilizando *Allium cepa* e *Astyanax altiparanae* como sistemas-teste**. 2018. 26 f. Trabalho de Conclusão de Curso (Engenharia Ambiental) — Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, 2018.

SANTOS, K. R.; GALTER, I. N.; GRECCO, K. D.; SILVA, E. Z. M.; LASCOLA, M. B.; SANTOS, S. N. D.; ARAGÃO, F. B.; ARRIVABENE, H. P.; MILANEZ, C. R. D.; FERNANDES, M. N.; MATSUMOTO, S. T. Toxicogenetic, biochemical, and anatomical effects of the herbicide clethodim on *Allium cepa* L. **Environmental Science and Pollution Research**, [S. l.], v. 30, n. 60, p. 125388–125397, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11356-023-31048-9>.

SILVA, A. A. D.; BERGAMO, L.; CAMARGO, L. P. D.; FERNANDES, C.; MUSSATO, D.; CANAZART, D.; FILHO, B. A. D. A. Atividade microbiológica de óleos essenciais obtidos por arraste a vapor. **Revista Uningá Review**, Maringá, v. 20, n. 3, p. 33–39, 2014. Disponível em: <https://revista.uninga.br/uningareviews/article/download/1604/1214>. Acesso em: 1 de jun de 2026.

SILVA, L. P. D.; RECK, R. T.; FONSECA, F. N. Desenvolvimento de formas farmacêuticas semissólidas a partir de capim-limão (*Cymbopogon citratus*). **Saúde e Meio Ambiente**, Mafra, v. 5, n. 2, p. 82–92, 2016. DOI: 10.24302/sma.v5i2.1069.

SIQUEIRA, H. D. S.; NETO, B. S.; SOUSA, D. P.; GOMES, B. S.; DA SILVA, F. V.; CUNHA, F. V. M.; WANDERLEY, C. W. S.; PINHEIRO, G.; CÂNDIDO, A. G. F.; WONG, D. V. T.; RIBEIRO, R. A.; LIMA-JÚNIOR, R. C. P.; OLIVEIRA, F. A. Π -Phellandrene, a cyclic monoterpene, attenuates inflammatory response through neutrophil migration inhibition and mast cell degranulation. **Life Sciences**, Amsterdam, v. 160, p. 27–33, 2016. DOI: 10.1016/j.lfs.2016.07.008.

SOARES, A. K. A.; CARMO, G. C.; QUENTAL, D. P.; NASCIMENTO, D. F.; BEZERRA, F. A. F.; MORAES, M. O.; MORAES, M. E. A. Avaliação da segurança clínica de um fitoterápico contendo *Mikania glomerata*, *Grindelia robusta*, *Copaifera officinalis*, *Myroxylon toluifera*, *Nasturtium officinale*, própolis e mel em voluntários saudáveis. **Revista Brasileira de Farmacognosia**, Curitiba, v. 16, n. 4, p. 447–454, 2006. DOI: 10.1590/S0102-695X2006000400002.

TISSERAND, R.; YOUNG, R. **Essential oil safety**: a guide for health care professionals. London: Churchill Livingstone, 2014. 784 p. Disponível em: https://books.google.com.br/books?hl=pt-BR&lr=&id=DbEKAQAAQBAJ&oi=fnd&pg=PP1&dq=TISSE-RAND,+R.%3B+YOUNG,+R.+Essential+oil+safety:+a+guide+for+health+care+pro-fessionals.+Churchill+Livingstone,+London,+784+p.,+2014.&ots=jzctE3EQHh&-sig=UdQtadbOI5pnA78jytnOAy4wKNI&redir_esc=y#v=onepage&q&f=false. Acesso em: 1 jun 2026.

TURKEZ, H.; SOZIO, P.; GEYIKOGLU, F.; TÁRTARO, A.; HACIMUFTUOGLU, A.; DI STE-FANO, A. Neuroprotective effects of farnesene against hydrogen peroxide-in-duced neurotoxicity in vitro. **Cellular and Molecular Neurobiology**, New York, v. 34, n. 1, p. 101-111, 2014. DOI: 10.1007/s10571-013-9991-y.

TYAGI, A. K.; PRASAD, S.; YUAN, W.; LI, S.; AGGARWAL, B. B. Identification of a novel compound (β -sesquiphellandrene) from turmeric (*Curcuma longa*) with anti-cancer potential: comparison with curcumin. **Investigational New Drugs**, New York, v. 33, n. 6, p. 1175-1186, 2015. DOI: 10.1007/s10637-015-0296-5. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s10637-015-0296-5>. Acesso em: 01 jun. 2026.

VIEIRA, N. A.; TOMIOTTO, F. N.; MELO, G. P.; MANCHOPE, M. F.; DE LIMA, N. R.; DE OLIVEIRA, G. G.; WATANABE, M. A. E. Efeito anti-inflamatório do gengibre e pos-sível via de sinalização. **Semina: Ciências Biológicas e da Saúde**, Londrina, v. 35, n. 1, p. 149-162, 2014. Disponível em: <http://www.uel.br/revistas/uel/index.php/seminario/article/view/17125/15833>. Acesso em: 01 jun. 2026.

WORLD HEALTH ORGANIZATION. **WHO traditional medicine strategy**: 2014-2023. Geneva: World Health Organization, 2013. Disponível em: <https://apps.who.int/iris/handle/10665/92455>. Acesso em: 01 jun. 2026.

CAPÍTULO XV.

Aplicação de efluentes de biodigestores suínos como biofertilizantes: impactos no crescimento e na troca gasosa do milho (*Zea mays* L.)

Francielen Barroso Aragão¹
Mylena Boeque Lascola²
Sara Nascimento dos Santos³
Eduarda Vieira Vóss Silva⁴
Monick Berbert de Moraes⁵
Dayana Effgen Fantinato⁶
Leonardo Valandro Zanetti⁷
Romário de Oliveira Silva Junior⁸
Diolina Silva Moura⁹
Silvia Tamie Matsumoto¹⁰
DOI: 10.52695/978-65-5456-195-2.15

1 ID: <https://orcid.org/0000-0001-5203-3451>

2 ID: <https://orcid.org/0009-0000-4910-9531>

3 ID: <https://orcid.org/0000-0001-7000-0506>

4 ID: <https://orcid.org/0009-0001-1042-6537>

5 ID: <https://orcid.org/0000-0003-3186-1658>

6 ID: <https://orcid.org/0000-0001-7847-0350>

7 ID: <https://orcid.org/0000-0002-7737-7602>

8 ID: <https://orcid.org/0000-0003-2044-3661>

9 ID: <https://orcid.org/0000-0003-3885-280X>

10 ID: <https://orcid.org/0000-0001-6746-5548>

Introdução

As agroindústrias geralmente produzem uma quantidade considerável de resíduos, tanto sólidos quanto líquidos. Grande parte desses resíduos são compostos orgânicos, o que possibilita sua reutilização em propostas mais sustentáveis, incluindo o seu uso na forma de fertilizante orgânico (Marchi; Gonçalves, 2020), destacando-se como uma alternativa viável para a substituição total ou parcial dos fertilizantes químicos (Silva *et al.*, 2019). Conforme a origem dos resíduos, a composição do biofertilizante pode variar, dependendo do método de preparo, tempo de decomposição, microrganismos presentes, temperatura e pH do composto (Marrocos *et al.*, 2012; Benega *et al.*, 2018). O biofertilizante geralmente contém macro e micronutrientes essenciais para o crescimento e o desenvolvimento das plantas (Oliveira *et al.*, 2017), além de fornecer ao solo um aporte variável de nutrientes, proporcionando melhorias às suas condições. Quando comparado aos fertilizantes industriais, o biofertilizante não favorece o crescimento vegetativo da planta, porém não reduz significativamente a produtividade final da cultura (Zanuncio *et al.*, 2020).

A suinocultura, reconhecida por ser uma grande geradora de resíduos líquidos, exige maior atenção no processamento dos resíduos no final do processo produtivo, para reduzir o risco de contaminação do solo e das águas superficiais e subterrâneas (Brito *et al.* 2022). Todo o volume de resíduos pode ser utilizado para fertilizar as culturas, devido às suas características químicas, especialmente a grande quantidade de nutrientes e minerais essenciais para o desenvolvimento e crescimento das plantas, além de minimizar a poluição causada pelo descarte irregular dos resíduos (Gomes *et al.*, 2021). No entanto, a sua utilização deve ser feita com cuidado, evitando possíveis alterações nas características naturais do solo, poluição de corpos de água por lixiviação de componentes do composto, bem como poluição do ar pelos gases liberados na decomposição da matéria orgânica e pela proliferação de microrganismos, naturalmente presentes nesse tipo de resíduos (Brito *et al.* 2022).

Apesar dos diversos benefícios para as plantas, é necessário avaliar cuidadosamente o uso de biofertilizantes, especialmente no que se refere à

determinação da dose adequada para cada cultura. Concentrações reduzidas do composto podem não suprir as necessidades nutricionais básicas das plantas, enquanto doses elevadas podem resultar na concentração excessiva de determinados componentes, levando à fitotoxicidade com redução da produtividade, e, em casos extremos, à morte das plantas (Gomes *et al.*, 2018). Ademais, dependendo de sua composição, muitos biofertilizantes apresentam elevado potencial contaminante, sobretudo em função da presença de certos nutrientes e metais pesados (Ramires *et al.*, 2019), o que reforça a importância da determinação de doses seguras e adequadas para diferentes culturas (Azevedo *et al.*, 2020).

Uma forma de avaliar os efeitos dos biofertilizantes é por meio da análise do crescimento vegetativo das plantas, uma vez que, quando tratadas com o composto em questão, espera-se que respondam de maneira positiva ou negativa ao seu desenvolvimento e crescimento. Nesse contexto, a análise do crescimento permite esclarecer as condições morfofisiológicas das plantas em diferentes situações, avaliando o crescimento do vegetal como um todo e a contribuição dos diferentes órgãos para o crescimento total (Barbero *et al.*, 2013).

Essa avaliação fisiológica possibilita compreender as diferenças no comportamento das plantas, decorrentes de processos como a capacidade fotossintética, a respiração e a fotorrespiração, bem como a alocação e a partição dos fotoassimilados (Pedó *et al.*, 2013). Assim, a análise das trocas gasosas torna-se uma ferramenta importante para a compreensão dos processos fisiológicos vegetais. Diferentes condições ambientais ou de manejo podem levar à redução do crescimento vegetativo, o qual está diretamente relacionado à atividade fotossintética, permitindo avaliar a adaptação e a estabilidade das plantas em determinados ambientes (Anjos *et al.*, 2014).

A espécie *Zea mays*, popularmente conhecida como milho, é uma planta amplamente utilizada como modelo para avaliação de biofertilizantes (Camacho *et al.*, 2023; Dornas *et al.*, 2020; Muniswami *et al.*, 2021; Nascimento *et al.*, 2020; Saraiva *et al.*, 2020). É caracterizada como um bom modelo vegetal, pois é uma planta de ciclo anual com baixo ponto de compensação de CO₂, alta taxa fotossintética, baixo consumo de água

para produção de biomassa, crescimento rápido e grande potencial produtivo (Bergamaschi *et al.*, 2004; USDA, 2018). Portanto, o objetivo deste estudo foi avaliar o efeito de diferentes diluições do efluente da lagoa de estabilização do biodigestor suíno como biofertilizante em plantas de milho, utilizando análises de crescimento e troca gasosa.

Material e métodos

Área de estudo e instalação do experimento

O efluente foi coletado da lagoa de estabilização na qual os resíduos provenientes do biodigestor são alocados, em uma granja de suínos situada no município de Santa Tereza (19° 50' 14.7" S 40° 40' 46.9" W), interior do estado do Espírito Santo, Brasil. O experimento foi conduzido em condição de casa de vegetação, no período de abril a maio de 2019, pertencente ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal do Espírito Santo, Vitória/ES, Brasil. Para a realização do experimento, utilizou-se solo com baixo teor de nutrientes, classificado como latossolo vermelho amarelo distrófico, coletado na localidade de Parajú, distrito do município de Domingos Martins, ES.

O solo foi peneirado e acondicionado em vasos com capacidade de 7 litros de solo, os quais foram distribuídos sobre uma bancada, seguindo um delineamento inteiramente ao acaso. Para avaliar as respostas das plantas às diferentes diluições do efluente, estas foram preparadas utilizando água deionizada, tendo como ponto de partida o efluente puro (C1), seguido por diluições sucessivas: 50% (C2), 25% (C3), 12,5% (C4), 6,25% (C5), 3,12% (C6), 0,78% (C7) e 0,39% (C8).

Foram utilizados dois tratamentos controle: um controle negativo, composto apenas por água deionizada (CN); e um controle positivo, constituído por fertilizante comercial (Forth®, NPK 15-05-10) (CF). Ao todo, foram avaliados oito tratamentos com diferentes diluições do efluente e dois tratamentos controle com cinco repetições por tratamento. Os vasos contendo solo foram irrigados com as respectivas soluções até atingirem 100% da capacidade de campo do solo.

Foram semeadas três sementes de milho híbrido BR 206 por vaso, a aproximadamente 1 cm de profundidade. Após cinco dias de germinação, realizou-se o desbaste, mantendo-se apenas uma plântula por vaso. Os vasos foram irrigados regularmente com água, de modo a atingir 90% da capacidade de campo do solo, evitando-se o extravasamento. Após 31 dias do início do experimento, foram realizadas as análises de crescimento e de trocas gasosas.

Análises químicas

A caracterização química do solo utilizado no experimento foi realizada antes de receber os tratamentos, sendo quantificados os elementos Alumínio (Al), Boro (B), Cálcio (Ca), Cobre (Cu), Enxofre (S), Ferro (Fe), Fósforo (P), Magnésio (Mg), Manganês (Mn), Potássio (K), Sódio (Na) e Zinco (Zn).

Para análise química do efluente, as amostras foram armazenadas em frascos de polietileno previamente higienizados. As amostras foram acidificadas com ácido nítrico P.A., alcançando um pH < 2, e refrigeradas a -6 °C. Para quantificar a presença de metais e outros elementos, as amostras foram submetidas ao procedimento baseado no método U.S. EPA 200.8. Foi utilizada a técnica espectrometria de emissão óptica, com plasma indutivamente acoplado por meio de dois equipamentos: o ICP OES da *Thermo Scientific*, modelo iCAP6000, e o ICP MS, em aparelho Nexlon 300 D (Perkin Elmer). Os elementos quantificados foram os mesmos realizados para análise do solo.

Trocas Gasosas

As análises de trocas gasosas foram realizadas no início da manhã, no 31º dia de exposição, utilizando-se o analisador de gás infravermelho (*Opti-Sciences*, LCpro-T) com a câmara de leitura "Narrow" estreita, para folhas aciculadas. O sistema foi mantido constante, com radiação fotossinteticamente ativa de 1300 $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2}\text{s}^{-1}$, CO_2 ambiente, temperatura de 25 °C e vapor e água 27 MBar – milibar. Foram obtidos os dados de assimilação líquida de CO_2 (A , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$), concentração intracelular de CO_2 (C_i , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$), condutância estomática (g_s , $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$), transpiração

(E , $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), eficiência de carboxilação (A/C_i , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{Pa}^{-1}$) e razão entre concentrações de CO_2 intra e extracelular (C_i/C_a).

Análises de crescimento de *Zea mays*

Após trinta e um dias de exposição, as plantas foram retiradas dos vasos e foram realizadas medições da altura dos órgãos vegetativos da planta (raiz, caule e folha), diâmetro do caule (DC) e área foliar (AF), obtida por meio de um *scanner* de geração de imagens (*Area Meter*, LI-COR 3100, Nebraska, EUA). Em seguida, as plantas foram alocadas em sacos de papel e acondicionadas em estufa para a secagem a 65°C até que o material atingisse um peso constante. Posteriormente, foi obtida a massa seca das plantas, obtendo-se os dados da massa seca da raiz (MSR) e da parte aérea (MSPA). Com os dados da massa seca, calculou-se as razões alométricas, relação parte aérea/raiz (RPA), obtida pela razão MSPA/MSR, razão massa radicular (RMR), calculada com a matéria seca da raiz / matéria seca total, e foi realizada a razão área foliar (RAF), utilizando-se a área foliar / matéria seca total.

Análises estatísticas

Os resultados obtidos foram apresentados em média $\pm$ desvio padrão. Com a finalidade de verificar a normalidade dos dados, foi utilizado o teste Shapiro-Wilks. Os dados foram submetidos à análise de variância ANOVA e foi utilizado o teste de Tukey ($P < 0,05$), a fim de comparar as médias encontradas entre os tratamentos.

Resultados e discussão

Análises químicas

Os resultados da análise química do solo utilizado nos experimentos são apresentados na Tabela 1, indicando que as amostras representam solo com baixos níveis de nutrientes e que a maioria dos elementos analisados não continha a quantidade mínima necessária para o desenvolvimento da cultura do milho. Por outro lado, a quantificação dos elementos

minerais observados nas amostras do efluente (Tabela 1) sugerem que alguns deles, como o fósforo (21,73 mg/dm³), poderiam compensar a deficiência no solo, atendendo às necessidades básicas da planta quando o efluente puro é utilizado. Alguns elementos foram detectados em altas concentrações, acima dos valores de referência ideais para o milho, como enxofre (19,53 mg/dm³), potássio (670,17 mg/dm³) e sódio (273,02 mg/dm³).

Alguns nutrientes não foram detectados no efluente puro em concentrações mínimas suficientes para suprir as exigências nutricionais do solo, destacando-se o cálcio (0,18 cmol dm⁻³), o cobre (0,59 mg dm⁻³), o magnésio (0,07 cmol dm⁻³), o manganês (0,34 mg dm⁻³) e o zinco (1,83 mg dm⁻³). Esses resultados sugerem que, apesar do potencial do efluente como fonte de nutrientes, sua aplicação isolada pode não atender plenamente às demandas nutricionais da cultura do milho, especialmente em solos com baixa fertilidade inicial.

Tabela 1. Caracterização química do solo, antes de receber os tratamentos, e do efluente bruto da lagoa de estabilização, provenientes do biodigestor de suinocultura.

Parâmetros	Valores de Referência*			Solo	Efluente bruto
	Baixo	Médio	Alto		
Alumínio (Al) (mg/m ³)	< 0,4	0,4 - 1	> 1	0,5	0,25
Boro (B) (mg/dm ³)	0,16-0,35	0,36-0,6	0,61-0,9	0,58	1,03
Cálcio (Ca) (cmol c/dm ³)	< 1,5	1,5 - 4	> 4	0,7	0,18
Cobre (Cu) (mg/dm ³)	0,6 - 1,5	1,6 - 20	> 20	0,3	0,59
Enxofre (S) (mg/dm ³)	< 5	5 - 10	>10	10	19,56
Ferro (Fe) (mg/dm ³)	21 - 31	31 - 200	> 200	174	2,26
Fósforo (P) (mg/dm ³)	< 10	10 - 20	> 20	2	20,73
Magnésio (Mg) (cmol c/dm ³)	< 0,6	0,6 - 1	> 1	0,2	0,07
Manganês (Mn) (mg/dm ³)	6 - 11	12 - 130	> 130	5	0,34
Potássio (K) (mg/dm ³)	< 60	60 -150	> 150	17	670,17
Sódio (Na) (mg/dm ³)	< 40	40 - 80	> 80	2	237,02
Zinco (Zn) (mg/dm ³)	4,1 - 6,9	7 - 40	> 40	0,2	1,83
pH	-	-	-	5	8,85

*Valores de referência de nutrientes para plantas de milho (Amissah *et al.*, 2023).

Fonte: os autores.

Observou-se ainda que os elementos alumínio, boro e ferro já se encontravam em concentrações mínimas no solo utilizado, o que reforça a importância de considerar as características químicas do solo previamente à aplicação do efluente. O solo apresentou pH ácido (5,0), condição frequentemente associada à maior disponibilidade de alumínio e ferro, enquanto o efluente apresentou pH básico (8,5). Dessa forma, o uso do efluente na agricultura pode contribuir para a elevação do pH do solo, aproximando-o da faixa considerada ideal para o cultivo do milho: entre 5,8 e 6,8 (NGAE, 2019). Contudo, embora o potencial corretivo da acidez represente um aspecto positivo, o uso do efluente deve ser cuidadosamente manejado, uma vez que alterações excessivas no pH do solo podem afetar a disponibilidade de nutrientes e o equilíbrio químico do sistema, influenciando diretamente o crescimento e o desenvolvimento das plantas.

Embora a quantidade de enxofre tenha sido elevada, provavelmente não foi prejudicial às plantas de milho, uma vez que o enxofre é um macronutriente essencial devido à sua importância na constituição de proteínas e na melhoria da assimilação de nitrogênio (Andrade *et al.*, 2019). Assim como o potássio, o enxofre é um dos nutrientes mais requeridos pelas plantas e participa de diversos complexos enzimáticos, atuando na translocação de carboidratos, na fosforilação oxidativa e estando relacionado à redução da fotossíntese e ao aumento da respiração em casos de deficiência de fósforo (Carvalho *et al.*, 2013; Santos *et al.*, 2013).

Por outro lado, o excesso de sódio presente no efluente pode causar estresse salino nas plantas, levando à redução da abertura estomática, da atividade fotossintética e da transpiração, além de prejudicar a absorção e o equilíbrio nutricional, resultando em danos ao crescimento vegetal (Prisco *et al.*, 2016; Tagliaferre *et al.*, 2016). O Na⁺ também pode induzir deficiências de outros nutrientes, em decorrência da redução da capacidade da planta em absorver nutrientes do solo (Ramos *et al.*, 2012; Lacerda *et al.*, 2016).

A análise química do efluente da lagoa de estabilização do biodigestor indica que o efluente não apresenta concentrações suficientes de nutrientes para o adequado desenvolvimento do milho. No entanto, mesmo não

atendendo plenamente às exigências nutricionais da cultura, sua aplicação como biofertilizante pode contribuir para o aumento da produtividade final das plantas (Menezes *et al.*, 2018; Lima *et al.*, 2019). As concentrações dos elementos quantificados podem variar em função do manejo alimentar dos suínos (composição da ração e suplementação) e do sistema de confinamento, incluindo a água utilizada na limpeza das instalações, os dejetos animais e a água de dessedentação, resultando em resíduos com diferentes composições químicas (Xu *et al.*, 2019; Moraes *et al.*, 2020; Fan *et al.*, 2025).

Trocas gasosas

A análise das trocas gasosas no milho após o tratamento com diluições do efluente revelou alterações nas variáveis fotossintéticas da troca gasosa, quando comparadas com o controle com água e o controle com fertilizante comercial (Tabela 2 e Tabela 3). Ao comparar os tratamentos com efluentes com o controle com água, foi possível observar um aumento significativo nas variáveis concentração intracelular de CO_2 (C_i), transpiração (E) e a relação entre as concentrações intracelular e extracelular de CO_2 (C_i/C_a) em todos os tratamentos. A variável eficiência de carboxilação (A/C_i) diminuiu significativamente quando comparada ao controle com água na maioria das diluições, reduzindo a carboxilação; no entanto, na diluição C7, essa redução significativa não foi observada, sugerindo que o biofertilizante contribuiu para uma melhor abertura dos estômatos, permitindo a entrada de CO_2 , bem como a transpiração.

Resultados semelhantes foram relatados por Moreira e colaboradores (2020), que demonstraram que o milho, quando fertilizado com adubos orgânicos, apresenta aumento na capacidade fotossintética. A troca gasosa ao longo do crescimento das plantas é influenciada por diversos fatores, os quais variam de acordo com as condições ambientais, como irradiância, disponibilidade hídrica, temperatura, concentração de CO_2 e disponibilidade de nutrientes (Mohotti *et al.*, 2002).

A nutrição mineral exerce papel fundamental no desenvolvimento vegetal, estando associada a funções estruturais e metabólicas, como a constituição de enzimas e pigmentos fotossintéticos, influenciando diretamente

processos fisiológicos essenciais à fotossíntese (Araújo *et al.*, 2006). Nesse contexto, o magnésio (Mg) atua como cofator de quase todas as enzimas envolvidas em reações de fosforilação (Vitti *et al.*, 2006). Dessa forma, a redução da taxa de carboxilação observada nos tratamentos pode estar relacionada à deficiência de Mg, uma vez que esse nutriente é indispensável para as reações de fosforilação, que limitam a fotossíntese e, consequentemente, a fixação de CO₂ (Farhat *et al.*, 2016).

Foi possível observar que o efluente da lagoa de estabilização não atendia aos requisitos mínimos de magnésio para as plantas de milho. Embora tenha melhorado algumas das variáveis analisadas na troca gasosa, a fotossíntese líquida não apresentou diferença significativa quando comparada ao controle com água, reforçando a evidência de uma deficiência nutricional específica no efluente.

Tabela 2. Assimilação líquida de CO₂ (*A*, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), condutância estomática (*gs*, $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) e concentração intracelular de CO₂ (*Ci*, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$) de plantas de milho expostas às diluições do efluente do biodigestor de suinocultura

	<i>A</i>	<i>gs</i>	<i>Ci</i>
Controle água	10,35 ± 1,43 ^a	0,07 ± 0,01 ^a	129,2 ± 35,1 ^a
Controle Fertilizante	22,29 ± 1,99 ^b	0,73 ± 0,15 ^b	266,8 ± 14,2 ^{bc}
C3	4,32 ± 0,22 ^a	0,19 ± 0,01 ^a	335,6 ± 3,4 ^c
C4	6,04 ± 0,75 ^a	0,23 ± 0,03 ^a	319,8 ± 7,6 ^{bc}
C5	7,05 ± 2,19 ^a	0,18 ± 0,02 ^a	299,4 ± 21,6 ^{bc}
C6	7,14 ± 1,06 ^a	0,21 ± 0,01 ^a	305,2 ± 12,7 ^{bc}
C7	10,18 ± 1,52 ^a	0,16 ± 0,03 ^a	242,4 ± 12,5 ^b
C8	7,40 ± 1,31 ^a	0,18 ± 0,03 ^a	287,8 ± 14,3 ^{bc}

As médias seguidas com a mesma letra nas colunas não diferem estatisticamente entre si em nível de 5% de significância pelo Teste de Tukey.

Fonte: os autores.

Tabela 3. Transpiração (E, mmol H₂O m⁻².s⁻¹), razão entre concentrações de CO₂ intra e extracelular (Ci/Ca), eficiência de carboxilação (A/Ci, µmol CO₂ m⁻².s⁻¹.Pa⁻¹) de plantas de milho expostas às diluições do efluente do biodigestor de suinocultura

	E	Ci/Ca	A/Ci
Controle água	0,94 ± 0,05 ^a	0,35 ± 0,09 ^a	0,13 ± 0,06 ^b
Controle fertilizante	7,23 ± 0,70 ^c	0,79 ± 0,04 ^{bc}	0,09 ± 0,01 ^{ab}
C3	2,61 ± 0,08 ^b	0,88 ± 0,01 ^{bc}	0,01 ± 0,0 ^a
C4	2,88 ± 0,10 ^b	0,85 ± 0,02 ^{bc}	0,02 ± 0,0 ^a
C5	2,51 ± 0,16 ^b	0,80 ± 0,05 ^{bc}	0,03 ± 0,01 ^a
C6	2,79 ± 0,13 ^b	0,82 ± 0,03 ^{bc}	0,02 ± 0,0 ^a
C7	2,99 ± 0,37 ^b	0,67 ± 0,03 ^b	0,04 ± 0,01 ^{bc}
C8	2,87 ± 0,25 ^b	0,77 ± 0,03 ^{bc}	0,03 ± 0,01 ^a

As médias seguidas com a mesma letra nas colunas não diferem estatisticamente entre si em nível de 5% de significância pelo Teste de Tukey.

Fonte: Os autores.

Por outro lado, ao comparar os tratamentos com efluente com o tratamento que recebeu fertilizante comercial, houve uma redução significativa em todas as diluições nas taxas de fotossíntese líquida (A), condutância estomática (gs) e transpiração (E). Esses resultados mostram que pode ter havido uma deficiência nutricional nas plantas que foram tratadas com o efluente. Além disso, o excesso de sódio no efluente pode ter sido um fator agravante que levou a uma menor taxa de fotossíntese líquida, interferindo diretamente no crescimento das plantas. Silva e colaboradores (2011) argumentaram que o excesso de sais pode causar danos à estrutura das enzimas e membranas, prejudicando a assimilação líquida de CO₂ pelas plantas. Assim, a fotossíntese é um dos processos mais afetados em condições salinas, não apenas devido ao fechamento dos estômatos, mas também porque compromete a integridade das enzimas e reduz o conteúdo de clorofilas e carotenóides (Taiz *et al.*, 2017).

Os parâmetros avaliados indicam que os processos fotossintéticos nas plantas de milho foram reduzidos, refletindo diretamente na diminuição

da fixação de CO_2 e, consequentemente, na produção de fotoassimilados. Esses resultados corroboram os achados de Freire e colaboradores (2015), que observaram aumento nos teores de sódio em plantas submetidas à aplicação de biofertilizante via solo. Tal evidência reforça a importância de se avaliar a diluição adequada do biofertilizante para cada cultura, a fim de evitar efeitos negativos sobre o crescimento e o desenvolvimento vegetal, que podem comprometer a produtividade (Azevedo *et al.*, 2020).

Análise de crescimento de *Zea mays*

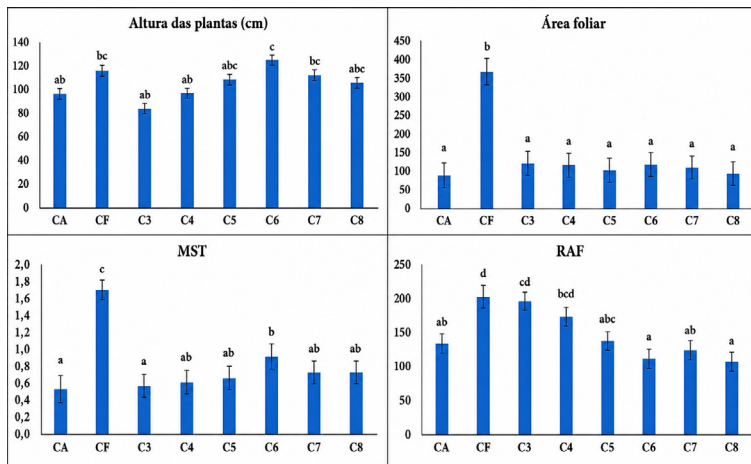
Nos tratamentos com as maiores concentrações de efluentes, C1 e C2, não foi possível realizar análises de crescimento, porque as sementes de milho expostas a esses tratamentos não germinaram. A inibição de germinação nessas diluições pode estar relacionada a um excesso de íons, como o sódio. Soares e colaboradores (2015) relataram que a germinação das sementes pode ser afetada pela baixa disponibilidade de água nos tecidos e, consequentemente, pela redução do potencial hídrico, especialmente em solos com níveis mais elevados de sal. O déficit hídrico com cloreto de sódio reduz a germinação das sementes de milho, diminuindo o potencial osmótico do solo, afetando significativamente o vigor das sementes, bem como o crescimento das plântulas de milho (Henrique, 2021).

Na diluição C6, foi possível observar alterações na análise do crescimento (Figuras 1 e 2), apresentando um aumento significativo na altura das plantas, massa seca das raízes e massa seca total em comparação com o controle água. As plantas tratadas com a diluição C3 apresentaram um aumento significativo nos valores encontrados para a relação parte aérea/raiz, razão massa radicular e razão área foliar, em comparação com o controle água.

Foi possível observar que a maioria dos tratamentos não diferiu significativamente do controle água. Esse resultado pode indicar que o efluente não apresenta todos os nutrientes essenciais ou não os disponibiliza em concentrações mínimas adequadas para o desenvolvimento das plantas de milho. Embora diversos estudos relatem que o uso de fertilizantes orgânicos pode promover melhorias na produtividade vegetal (Saraiva *et al.*,

2020), há evidências de que os biofertilizantes frequentemente necessitam de adaptação ou suplementação para suprir adequadamente as exigências nutricionais das plantas (Passarin *et al.*, 2016), especialmente no que se refere a nutrientes potencialmente limitantes para o seu uso, como o nitrogênio e o sódio (Moretti, 2017).

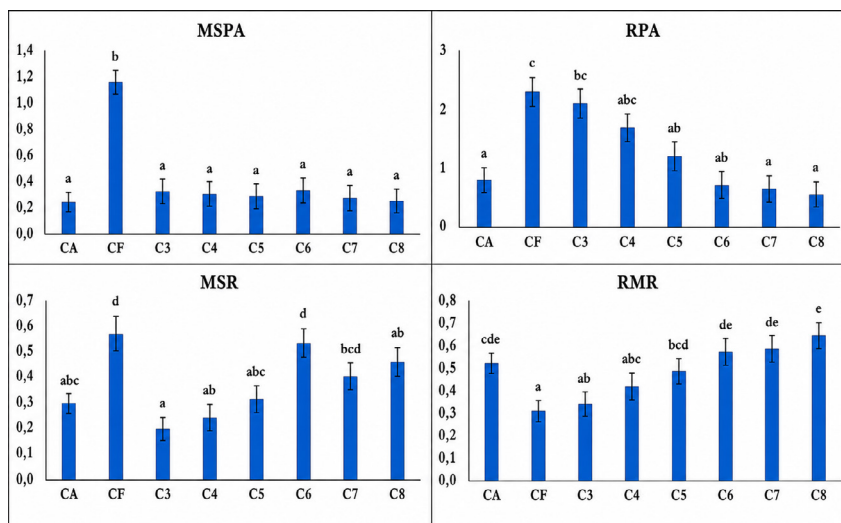
Figura 1. Altura das plantas (cm), massa seca total (MST), área foliar e razão da área foliar (RAF) de plantas de milho



Altura das plantas (cm), massa seca total (MST), área foliar e razão da área foliar (RAF) de plantas de milho expostas a diferentes diluições do efluente da lagoa de estabilização proveniente de biodigestor de suinocultura. As médias seguidas pela mesma letra, nas colunas, não diferem estatisticamente entre si ($p \leq 0,05$), de acordo com o teste de Tukey. CA: controle água; CF: controle fertilizante.

Fonte: Os autores.

Figura 2. Massa seca parte aérea (MSPA), Razão parte aérea (RPA) e razão massa radicular (RMR) de plantas de milho



Massa seca parte aérea (MSPA), Razão parte aérea (RPA) e razão massa radicular (RMR) de plantas de milho expostas a diferentes diluições do efluente da lagoa de estabilização proveniente de biodigestor de suinocultura. As médias seguidas pela mesma letra, nas colunas, não diferem estatisticamente entre si ($p \leq 0,05$), de acordo com o teste de Tukey. CA: controle água; CF: controle fertilizante.

Fonte: Os autores.

O excesso de alguns nutrientes, como o potássio, pode prejudicar a absorção de cálcio e magnésio nas plântulas de milho (Gomes *et al.*, 2018), assim como a salinidade proporcionada pelo excesso de sódio observada no estudo pode reduzir a altura, a área foliar, o diâmetro do caule e a massa seca das plantas de milho (Sousa *et al.*, 2018). Foi possível observar que a diluição do efluente resultou na redução das concentrações de alguns nutrientes que, em excesso, são prejudiciais, mas pode reduzir ainda mais a concentração de outros elementos essenciais para as plantas, como zinco, boro e fósforo (Castro *et al.*, 2016; Fancelli; Almeida, 2015; Santos *et al.*, 2019; França, 2019).

De forma distinta, quando os tratamentos foram comparados com o controle com fertilizante, a maioria das diluições apresentaram alterações

nos parâmetros de análise do crescimento. As variáveis área foliar, massa seca total e massa seca da parte aérea apresentaram redução significativa em todos os tratamentos (C3, C4, C5, C6, C7 e C8), e essa redução significativa se observou nos demais parâmetros conforme o aumento da diluição do efluente, razão aérea foliar (C4, C5, C6, C7 e C8), razão parte aérea (C5, C6, C7 e C8) e massa seca da raiz (C3, C4, C5, C7 e C8). Isso indica que os tratamentos realizados com as diluições do efluente não fornecem as quantidades de nutrientes necessárias para o desenvolvimento e crescimento das plantas como o fertilizante comercial, e esses resultados podem estar relacionados à falta de alguns nutrientes essenciais, da mesma forma que o aumento da diluição leva à redução de nutrientes importantes para o desenvolvimento das plantas, promovendo deficiência nutricional (Passarin *et al.*, 2016). França (2019), ao estudar os efeitos do resíduo de biodigestor suíno no solo, mostrou que ele proporciona maior disponibilidade de fósforo e magnésio, além de reduzir a concentração de alumínio e acidez no solo; por outro lado, não oferece aumento na disponibilidade de cálcio e potássio.

Outro fator limitante encontrado neste trabalho, que pode ter levado a essa diferença, quando comparado às diluições com fertilizante comercial, seria o *stress* hídrico, provavelmente causado pelo excesso de alguns elementos, como o sódio (Moretti, 2017), cuja concentração permaneceu elevada mesmo com as diluições. Passarin e colaboradores (2016) relataram que altas doses de resíduos de biodigestores suínos causam sintomas de toxicidade em culturas de soja, levando a uma redução na qualidade fisiológica das sementes.

Conclusão

Conclui-se que o efluente da lagoa de estabilização de um biodigestor de uma fazenda de suínos deve ser utilizado com cautela como biofertilizante. A aplicação do efluente sem diluição pode provocar estresse salino nas plantas em função das elevadas concentrações de potássio e sódio, comprometendo a germinação das sementes e o desenvolvimento vegetal. Embora a diluição do efluente atenuar os efeitos do excesso de K e Na, essa prática reduz a disponibilidade de outros nutrientes essenciais

ao crescimento das plantas de milho. Além disso, elementos como cálcio, cobre, magnésio, manganês e zinco não foram encontrados em concentrações suficientes para atender às exigências nutricionais da cultura.

Referências

AMISSAH, S.; ANKOMAH, G.; AGYEI, B. K.; LEE, R. D.; HARRIS, G. H.; CABRERA, M.; FRANKLIN, D. H.; DIAZ-PEREZ, J. C.; HABTESELASSIE, M. Y.; SINTIM, H. Y. Nutrient sufficiency ranges for corn at the early growth stage: implications for nutrient management. **Plants**, Basel, v. 12, n. 4, art. 713, 2023. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants12040713>.

ANDRADE, R. P.; PILON, G. A. L.; REIS, W. dos; NETO, E. D. D. M. F.; JANEGITZ, M. C. Fontes, modo de aplicação e translocação de enxofre no desenvolvimento inicial do milho. **Brazilian Journal of Development**, Curitiba, v. 5, n. 12, p. 32019–32032, 2019. DOI: <https://doi.org/10.34117/bjdv5n12-282>.

ANJOS, D. N.; VASCONCELOS, R. C.; MENDES, H. T. A.; CAGUSSU, A. Trocas gasosas em plantas de feijoeiro submetidas a fitorreguladores, NPK e micronutrientes. **Enciclopédia Biosfera**, Goiânia, v. 10, n. 19, p. 1797–1808, 2014. Disponível em: <https://conhecer.org.br/ojs/index.php/biosfera/article/view/2991>. Acesso em: 1 jun. 2026.

ARAÚJO, A. P.; MACHADO, C. T. T. Fósforo. In: FERNANDES, M. S. (ed.). **Nutrição mineral de plantas**. Viçosa: Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, 2006. p. 253–280.

AZEVEDO, J.; VIANA, T. V. de A.; SOUSA, G. G. de; GOMES, K. R.; CANJÁ, J. F.; AZEVEDO, B. M. de. Produção de biomassa e teores foliares de macronutrientes em abobrinha adubada com fertilizantes orgânicos em diferentes solos. **Research, Society and Development**, Vargem Grande Paulista, v. 9, n. 7, p. e603974583–e603974583, 2020. DOI: <https://doi.org/10.33448/rsd-v9i7.4583>.

BARBERO, L. M.; PRADO, T. F.; BASSO, K. C.; LIMA, L. A.; MOTTA, K. M.; KRÜGER, B. C.; NETO, L. R. M.; SILVA, G. D. Análise de crescimento em plantas forrageiras aplicada ao manejo de pastagens. **Veterinária Notícias**, Uberlândia, v. 19, n. 2, p. 71–85, 2013. Disponível em: <https://seer.ufu.br/index.php/vetnot/article/view/21765>. Acesso em: 1 jun. 2026.

BENEGA, R. M.; LOZANO, A. P.; BARROS, C. A. de; PACHECO, G. D. Utilização do biodigestor para tratamento de dejetos da suinocultura. **Revista Terra & Cultura: Cadernos de Ensino e Pesquisa**, Londrina, v. 34, p. 387–396, 2018. Disponível em: <http://publicacoes.unifil.br/index.php/Revistateste/article/view/2643/2408>. Acesso em: 1 jun. 2026.

BERGAMASCHI, H.; DALMAGO, G. A.; BERGONCI, J. I.; BIANCHI, C. A. M.; MÜLLER, A. G.; COMIRAN, F.; HECKLER, B. M. Distribuição hídrica no período crítico do milho e produção de grãos. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 39, n. 9, p. 831–839, 2004. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2004000900001>.

BRITO, S. A. P. de; DUARTE, G. D.; SOBRAL, F. E. da S.; CHRISTOFFERSEN, M. L. Environmental impacts of swine farming. **Environmental Smoke**, João Pessoa, v. 5, n. 3, p. 1–6, 2022. DOI: <https://doi.org/10.32435/envsmoke.20225316>.

CAMACHO, V. C.; POTTER, S. W.; MCDANIEL, M. D.; LICHT, M. A. Impact of biological seed treatments on maize (*Zea mays* L.) and soil: Crop growth and yield. **Agronomy Journal**, Madison, v. 115, n. 6, p. 2877–2887, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1002/agj2.21445>.

CARVALHO, D. O. de; POZZA, E. A.; CASELA, C. R.; COSTA, R. V. da; POZZA, A. A. A.; CARVALHO, C. O. Adubação nitrogenada e potássica na severidade da antracnose em dois cultivares de milho. **Revista Ceres**, Viçosa, v. 60, n. 3, p. 380–387, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0034-737X2013600300009>.

CASTRO, L. R.; REIS, T. C.; FERNANDES JÚNIOR, O.; ALMEIDA, R. B. S.; ALVES, D. S. Doses e formas de aplicação de fósforo na cultura do milho. **Revista Agrarian**, Dourados, v. 9, n. 31, p. 47–54, 2016. Disponível em: <https://ojs.ufgd.edu.br/index.php/agrarian/article/view/3635>. Acesso em: 1 jun. 2026.

SOUSA, G. G. de; RODRIGUES, V. S. de; SILVA SALES, J. R. da; CAVALCANTE, F.; SILVA, G. L. da; LEITE, K. N. Estresse salino e cobertura vegetal morta na cultura do milho. **Revista Brasileira de Agricultura Irrigada**, Fortaleza, v. 12, n. 7, p. 3078–3089, 2018. DOI: <https://doi.org/10.7127/rbai.v12n700889>.

DORNAS, M. F.; BONO, J. A. M.; SUGUIMOTO, H. H.; SAUER, A. V.; PEDRINHO, D. R.; CORRÊA, B. O. Eficiência nutricional e produtividade de milho pelo uso de biofertilizante orgânico. **Uniciências**, Campo Grande, v. 24, n. 1, p. 14–19, 2020. DOI: <https://doi.org/10.17921/1415-5141.2020v24n1p14-19>.

FANCELLI, A. L.; ALMEIDA, R. E. M. de. Programa racional para fertilizantes deve considerar fatores que afetam cultivo. **Visão Agrícola**, Piracicaba, n. 13, p. 52–57, 2015. Disponível em: <https://www.esalq.usp.br/visaoagricola/sites/default/files/VA13-adubacao-nutricao03.pdf>. Acesso em: 1 jun. 2026.

FAN, H.; LI, C.; ZHANG, W.; LIU, C.; ABASS, O. K.; LIU, L.; HUANG, X.; SUN, Y.; WANG, H.; GESIYE, M. X.; CHEN, W. Evaluation of pollution potential in swine manure across growth stages: Impact of dietary nutrients and management strategies. **Science of The Total Environment**, Amsterdam, v. 958, art. 177942, 2025. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.177942>.

FARHAT, N.; ELKHOUNI, A.; ZORRIG, W.; SMAOUI, A.; ABDELLY, C.; RABHI, M. Effects of magnesium deficiency on photosynthesis and carbohydrate partitioning. **Acta Physiologiae Plantarum**, Berlin, v. 38, n. 6, art. 145, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11738-016-2165-z>.

FRANÇA, D. M. **Impacto do curto tempo de aplicação de biodigestado sobre a fertilidade do solo e a distribuição das frações humificadas**. 2019. Dissertação (Mestrado em Agronomia) – Universidade de Brasília, Brasília, 2019. Disponível em: <https://repositorio.unb.br/>. Acesso em: 1 jun. 2026.

FREIRE, J. O.; CAVALCANTE, L. F.; DIAS, T. J.; DANTAS, M. M. M.; MACEDO, L. P. M.; AZEVEDO, T. A. O. Teores de micronutrientes no solo e no tecido foliar do maracujazeiro amarelo sob uso de atenuantes do estresse salino. **Agropecuária Técnica**, Areia, v. 35, n. 1, p. 65–81, 2015. Disponível em: <https://periodicos.ufpb.br/index.php/at/article/view/22342>. Acesso em: 1 jun. 2026.

GOMES, M. D. P.; CORDIDO, J. P. D. B. R.; SANTOS, M. L. dos; PEREIRA, A. M. Desenvolvimento inicial do milho em resposta a doses de potássio. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, Sete Lagoas, v. 17, n. 1, p. 27–36, 2018. DOI: <https://doi.org/10.18512/1980-6477/rbms.v17n1p27-36>.

GOMES, K. R.; VIANA, T. V. de A.; SOUSA, G. G. de; SILVA NETO, P. M. da; SILVA, L. F. da; AZEVEDO, B. M. de. Biofertilizante de codorna nos parâmetros de crescimento de plantas de melão. **Revista Brasileira de Agricultura Irrigada**, Fortaleza, v. 14, n. 5, p. 4248–4257, 2021. DOI: <https://doi.org/10.7127/rbai.v14n501210>.

HENRIQUE, I. G.; BOSQUEIRO, R. O.; KOTSUBO, R. M.; BOTELHO, S. C. C. Déficit hídrico e a germinação de sementes de híbridos de milho. **Nativa**, Sinop, v. 9, n. 3, p. 240–246, 2021. DOI: <https://doi.org/10.31413/nativa.v9i3.9686>.

LACERDA, C. D.; FERREIRA, J. F. S.; LIU, X.; SUAREZ, D. L. Evapotranspiration as a criterion to estimate nitrogen requirement of maize under salt stress. **Journal of Agronomy and Crop Science**, Weinheim, v. 202, n. 3, p. 192–202, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1111/jac.12145>.

LIMA, C. J. G. S.; PEREIRA, L. da S.; SANTOS, T. O. da S.; PINTO, S. N.; RODRIGUES, A. C.; NUNES, L. A. P. L. Alterações no solo e produtividade de milho-verde adubado com água residuária da suinocultura. **Revista Caatinga**, Mossoró, v. 32, n. 1, p. 167–178, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1590/1983-21252019v32n117rc>.

MARCHI, C. M. D. F.; GONÇALVES, I. O. Compostagem: a importância da reutilização dos resíduos orgânicos para a sustentabilidade de uma instituição de ensino superior. **Revista Monografias Ambientais**, Santa Maria, v. 19, n. 1, p. 1–25, 2020. DOI: <https://doi.org/10.5902/2236130841718>.

MARROCOS, S. D. T. P.; JÚNIOR, J. N.; GRANGEIRO, L. C.; AMBROSIO, M. M. Q.; CUNHA, A. P. A. da. Composição química e microbiológica de biofertilizantes em diferentes tempos de decomposição. **Revista Caatinga**, Mossoró, v. 25, n. 4, p. 34–43, 2012. Disponível em: <https://www.redalyc.org/pdf/2371/237125883005.pdf>. Acesso em: 1 jun. 2026.

MENEZES, J. F. S.; BERTI, M. P. da S.; JÚNIOR, V. D.; RIBEIRO, R. de L.; BERTI, C. L. F. Extração e exportação de nitrogênio, fósforo e potássio pelo milho adubado com dejetos de suínos. **Revista de Agricultura Neotropical**, Cassilândia, v. 5, n. 3, p. 55–59, 2018. DOI: <https://doi.org/10.32404/reaan.v5i3.1645>.

MOHOTTI, A. J.; LAWLOR, D. W. Diurnal variation of photosynthesis and photoinhibition in tea: effects of irradiance and nitrogen supply during growth in the field. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 53, n. 367, p. 313–322, 2002. DOI: <https://doi.org/10.1093/jexbot/53.367.313>.

MORAIS, N. W. S.; COELHO, M. M. H.; SILVA, A. D. S.; PEREIRA, E. L.; LEITÃO, R. C.; SANTOS, A. B. dos. Kinetic modeling of anaerobic carboxylic acid production from swine wastewater. **Bioresource Technology**, Essex, v. 297, art. 122520, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2019.122520>.

MOREIRA, V. O. G.; ASSIS JÚNIOR, R. N. de; ARAGÃO, T. C. Crescimento e fotossíntese do milho cultivado sob estresse salino com esterco e polímero superabsorvente. **Irriga**, Botucatu, v. 25, n. 3, p. 603–616, 2020. DOI: <https://doi.org/10.15809/irriga.2020v25n3p603-616>.

MORETTI, S. M. L. **Irrigação de dois cultivos de milho com efluente de suinocultura tratado em biodigestor anaeróbico**: avaliações no sistema solo-água-ar-planta. 2017. Tese (Doutorado em Ciências – Área de Concentração: Química na Agricultura e no Ambiente) – Centro de Energia Nuclear na Agricultura, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2017. Disponível em: https://teses.usp.br/teses/disponiveis/64/64135/tde-19102017-094318/publico/SarahMelloLeiteMoretti_Revisada.pdf. Acesso em: 1 jun. 2026.

MUNISWAMI, D. M.; BUVANESHWARI, K.; NAVEENA, T.; PABITHA, B.; RESHMA, S.; RANGILA, D.; SANTHIYA, P.; SHARMILA, D. N.; AHAMED, R. A.; SAMPATHKUMAR, P.; DINESHKUMAR, R. Comparative assessment of different biofertilizers in maize (*Zea mays* L.) cultivation. **Biomass Conversion and Biorefinery**, Cham, p. 1–19, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13399-021-01543-5>.

NASCIMENTO, A. M.; MACIEL, A. M.; SILVA, J. B. G.; MENDONÇA, H. V.; PAULA, V. R. de; OTENIO, M. H. Biofertilizer application on corn (*Zea mays*) increases the productivity and quality of the crop without causing environmental damage. **Water, Air, & Soil Pollution**, Dordrecht, v. 231, p. 1–10, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11270-020-04778-6>.

NATIONAL GARDENING ASSOCIATION EDITORS. **Corn Growing**: getting started. 2019. Disponível em: <https://garden.org/learn/articles/view/400//>. Acesso em: 11 nov. 2020.

OLIVEIRA, F. I. F.; MEDEIROS, W. J. F.; CAVALCANTE, L. F.; CAVALCANTE, Í. H. L.; SOUTO, A. G. L.; LIMA NETO, A. J. Crescimento e produção do maracujazeiro amarelo fertirrigado com esterco bovino líquido fermentado. **Revista Agropecuária Técnica**, Areia, v. 38, n. 4, p. 191-199, 2017. DOI: <https://doi.org/10.25066/agrotec.v38i4.34434>.

PASSARIN, O. M.; ALVES, J. M. A.; GALVÃO, J. C. C.; FURTINI NETO, A. E.; EVANGELISTA, A. R. Soybean nutritional status and seed physiological quality with swine wastewater. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, v. 20, n. 1, p. 16-21, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1590/1807-1929/agriambi.v20n1p16-21>.

PEDÓ, T.; MEDEIROS, S. L. P.; MARAFON, A. C.; PICOLOTTO, L.; ANTUNES, L. E. C. Growth analysis and assimilate partitioning in physalis plants under leaf fertilization intervals. **Semina: Ciências Agrárias**, Londrina, v. 34, n. 5, p. 2247-2256, 2013. DOI: <https://doi.org/10.5433/1679-0359.2013v34n5p2247>.

PRISCO, J. T.; GOMES-FILHO, E.; MIRANDA, R. S.; MACÊDO, C. E. C. Physiology and biochemistry of plants growing under salt stress. In: GHEYI, H. R.; DIAS, N. S.; LACERDA, C. F.; GOMES-FILHO, E. (org.). **Manejo da salinidade na agricultura**: estudos básicos e aplicados. 2. ed. Fortaleza: INCTSal, 2016. p. 163-180.

RAMIRES, M. F.; SOUZA, E. L. de; FONTANIVE, D. E.; BIANCHETTO, R.; KRYNSKI, Â. M.; CEZIMBRA, J. C. G.; ANTONIOLLI, Z. I. Ecotoxicology of pig slaughterhouse waste using *Lactuca sativa* L., *Raphanus sativus* L., and *Oryza sativa* L. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, v. 43, e0180119, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1590/18069657rbcs20180119>.

RAMOS, T. B.; SIMÚNEK, J.; GONÇALVES, M. C.; MARTINS, J. C.; PRAZERES, A.; CASTANHEIRA, N. L.; PEREIRA, L. S. Two-dimensional modeling of water and nitrogen fate from sweet sorghum irrigated with fresh and blended saline waters. **Agricultural Water Management**, Amsterdam, v. 111, p. 87-104, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2012.05.004>.

SANTOS, M. C.; SILVA, J. A.; OLIVEIRA, R. F.; SOUZA, L. C.; PEREIRA, T. S. Efeito do silício, nitrogênio e potássio na incidência da traça-do-tomateiro em plantas para processamento industrial. **Revista Brasileira de Agropecuária Sustentável**, Viçosa, v. 3, n. 2, p. 19-24, 2013. Disponível em: <https://periodicos.ufv.br/rbas/article/view/2871>. Acesso em: 1 jun. 2026.

SANTOS, A. F. dos; OLIVEIRA, F. A.; SILVA, R. B.; SOUZA, F. A.; LIMA, J. C. Tratamento de sementes de milho com zinco semeadas em diferentes profundidades. **Revista Engenharia na Agricultura**, Viçosa, v. 27, n. 2, p. 111–121, 2019. DOI: <https://doi.org/10.13083/reveng.v27i2.779>.

SARAIVA, K. R.; SILVA, J. P.; OLIVEIRA, M. A.; SANTOS, L. F.; COSTA, R. S. Efeitos de biofertilizante sobre o crescimento e a biomassa do milho agroecológico no Piauí. **Agrotrópica**, Ilhéus, v. 32, n. 1, p. 67–74, 2020. DOI: <https://doi.org/10.21757/0103-3816.2020v32n1p67-74>.

SILVA, F. L. B.; OLIVEIRA, J. A.; SANTOS, M. A.; COSTA, R. F. Interação entre salinidade e biofertilizante bovino na cultura do feijão-de-corda. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, v. 15, n. 4, p. 383–389, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1590/S1415-43662011000400009>.

SILVA, F. L. da et al. Biofertilizantes na produção da videira Isabel. **Revista Verde de Agroecologia e Desenvolvimento Sustentável**, Pombal, v. 14, n. 2, p. 211–217, 2019. DOI: <https://doi.org/10.18378/rvads.v14i2.6200>.

SOARES, M. M.; SILVA, J. A.; OLIVEIRA, F. A.; SANTOS, L. F.; COSTA, R. S. Estresse hídrico e salino em sementes de soja classificadas em diferentes tamanhos. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, Goiânia, v. 45, n. 4, p. 370–378, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1590/1983-40632015v45i35357>.

TAGLIAFERRE, C.; SILVA, J. A.; OLIVEIRA, F. A.; SANTOS, L. F.; COSTA, R. S. Absorption of nutrients by cowpea irrigated with saline water under different leaching fractions. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, v. 20, n. 12, p. 1067–1071, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1590/1807-1929/agriambi.v20n12p1067-1071>.

TAIZ, L.; ZEIGER, E.; MØLLER, I. M.; MURPHY, A. **Fisiologia e desenvolvimento vegetal**. 6. ed. Porto Alegre: Artmed, 2017.

UNITED STATES DEPARTMENT OF AGRICULTURE (USDA); NATURAL RESOURCES CONSERVATION SERVICE (NRCS). **USDA – Natural Resources Conservation Service**. Washington, DC, 2018. Disponível em: <https://www.usda.gov/>. Acesso em: 21 jan. 2026.

VITTI, G. C.; LIMA, E.; CICARONE, F. Cálcio, magnésio e enxofre. In: FERNANDES, M. S. (ed.). **Nutrição mineral de plantas**. Viçosa: Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, 2006. p. 299–326.

XU, S.; ZHU, J.; MENG, Z.; LI, W.; REN, S.; WANG, T. Hydrogen and methane production by co-digesting liquid swine manure and brewery wastewater in a two-phase system. **Bioresource Technology**, Essex, v. 293, art. 122041, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2019.122041>.

ZANUNCIO, A. S.; SILVA, F. L.; OLIVEIRA, J. A.; SANTOS, L. F.; COSTA, R. S. Biofertilizante orgânico na cultura do feijoeiro comum. **Research, Society and Development**, Vargem Grande Paulista, v. 9, n. 5, 2020. DOI: <https://doi.org/10.33448/rsd-v9i5.3279>.

CAPÍTULO XVI.

Ação dos subprodutos do SNP na germinação de alface em cenário simulado de crise climática

Yasmim Smarsaro Bonfá¹

Camila Reis dos Santos²

Marina Reis Pires³

Viviana Borges Corte⁴

DOI: 10.52695/978-65-5456-195-2.16

Introdução

A crise climática global está transformando, de maneira significativa, padrões de temperatura, precipitação e outros aspectos do clima, com impactos profundos nos ecossistemas, saúde humana e infraestrutura (Soergel *et al.*, 2021). Estudos mostram que a produção agrícola, até 2050, necessita duplicar-se para atender às exigências do aumento populacional, realidade que tem atraído a atenção dos cientistas para a iminente

1 ID: <https://orcid.org/0000-0002-3136-4857>

2 ID: <https://orcid.org/0000-0003-4596-5386>

3 ID: <https://orcid.org/0000-0001-8434-7287>

4 ID: <https://orcid.org/0000-0002-5488-6578>

ameaça das variações climáticas globais, bem como as perdas e danos financeiros (Janni *et al.*, 2024).

Nesse cenário, a agricultura e a segurança alimentar estão intrinsecamente relacionadas às alterações climáticas, visto que as variações extremas do clima são uma das principais causas de tensões bióticas e abióticas, afetando adversamente a agricultura em todo o mundo. Dessa forma, o aquecimento global é uma ameaça à sobrevivência de muitas espécies, principalmente das culturas que utilizamos na alimentação (Raza *et al.*, 2019; Janni *et al.*, 2024).

A alface (*Lactuca sativa* L.) é uma das hortaliças mais consumidas no mundo e cultivada em quase todas as regiões do globo terrestre (Santos *et al.*, 2001; De Oliveira *et al.*, 2024). No Brasil, é a hortaliça mais consumida e a mais relevante economicamente, com cultivo estimado em aproximadamente 30 mil hectares por ano (Silveira, 2016). Em 2023, sua produção apresentou avanços significativos, com destaque para a recuperação da área cultivada e o aumento do uso de tecnologias agrícolas (CEPEA, 2023). A alface do tipo americana destaca-se, dentre a variedade de tipos de alface existente, pelo fato de suportar melhor o processamento, quando comparada com outras cultivares. Além disso, apresenta folhas com crocância, textura e sabor marcantes, o que a faz ser preferida pelas redes de *fast food* (Yuri *et al.*, 2002; Henz; Suinaga, 2009; Suinaga *et al.*, 2013).

Diante dos desafios impostos pelos estresses climáticos às plantas, o nitroprussiato de sódio (SNP), conhecido como um doador de óxido nítrico (NO) de baixo custo (Floryszak-Wieczorek, 2006; Tian; Lei, 2006; Zandonadi, 2010; Farnese, 2013), tem ganhado destaque desde o final dos anos 1990 como um potencial agente de melhoramento da tolerância a estresses abióticos (Filippou *et al.*, 2013; Silveira *et al.*, 2019). Os benefícios do SNP podem ser observados em diferentes estágios do desenvolvimento da planta, desde a semente até as fases vegetativa e reprodutiva, e estão relacionados aos efeitos positivos no crescimento e na fisiologia vegetal (Sanz *et al.*, 2015). Embora sua ação seja consolidada como um doador de NO (Floryszak-Wieczorek, 2006; Tian; Lei, 2006; Zandonadi, 2010; Farnese, 2013), a decomposição espontânea do SNP libera tanto NO quanto cianeto (CN) (Zandonadi, 2010; Sanz *et al.*, 2015).

Essa dualidade na liberação de produtos gera incerteza ao afirmar que os efeitos benéficos atribuídos ao SNP sejam exclusivos do NO, pois mesmo que minimamente pesquisados, esses benefícios metabólicos também podem ser provenientes da ação do cianeto liberado na sua decomposição (Savvides *et al.*, 2016; Zeid *et al.*, 2018). Tal questionamento aponta para uma lacuna no entendimento dos mecanismos moleculares específicos pelos quais o SNP exerce seus efeitos protetores.

Considerando a complexa liberação dos subprodutos do SNP, o presente estudo buscou avaliar a contribuição do óxido nítrico e do cianeto como potenciais promotores dos efeitos benéficos em condição de estresse. Para tanto, foram expostas sementes de alface a um cenário simulado de crise climática, combinando estresse hídrico e térmico com a administração exógena de SNP e do sequestrador de NO (PTIO -2-fenil 4,4,5,5 -tetrametilimidazolina-1-óxido 3-óxido). O objetivo foi elucidar, de forma isolada, a contribuição do cianeto para os resultados da germinação obtidos na presença e ausência do NO.

Material e métodos

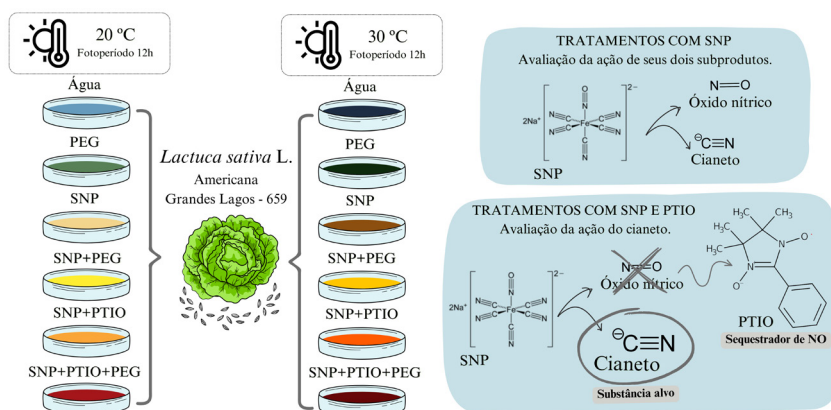
Visando a otimização dos resultados, optou-se pelo uso da cultivar *Alface Americana Grandes Lagos 659* (Feltrin Sementes®). Esta já é descrita e conhecida pela agricultura como mais indicada ao cultivo sob condições de temperaturas mais elevadas, alta taxa de sucesso germinativo, boa qualidade dos aquênios, rápida resposta germinativa (menos de 7 dias), e dentre a variedade de tipos de alface existentes, pelo fato de suportar melhor o processamento quando comparada com outras cultivares.

Sementes foram armazenadas no Laboratório de Sementes e Ecofisiologia Florestal da Universidade Federal do Espírito Santo, *campus* Vitória, em câmara fria (5 °C). Para promover a condição de déficit hídrico, utilizou-se uma solução de polietilenoglicol 6000 (PEG) com potencial osmótico ajustado a -0,6 MPa (correspondente a 213,64 g/L a 20 °C) (Villela; Doni Filho; Sequeira, 1991). As soluções de nitroprussiato de sódio (SNP) e -2-fenil 4,4,5,5 -tetrametilimidazolina-1-óxido 3-óxido (PTIO) foram preparadas com água destilada na concentração de 0,7µM. Foram utilizadas duas

temperaturas para analisar o efeito do estresse térmico e, para a análise do estresse hídrico, testou-se com presença e ausência o PEG, resultando em 12 tratamentos, como ilustrado na Figura 1.

O delineamento experimental foi inteiramente casualizado, com quatro repetições de 25 sementes para cada tratamento. Para avaliar os dados obtidos, utilizou-se a análise de variância (ANOVA), e as médias foram analisadas via teste de Tukey a 5% de significância. Para determinar as associações das variáveis analisadas e os tratamentos testados, os resultados obtidos foram submetidos à análise de componentes principais (PCA), utilizando da fonte de dados as repetições e o algoritmo de distância euclidiana. Todas as análises de dados foram realizadas no programa R versão 4.4.1. (Wickham, 2016).

Figura 1. Esquema utilizado na germinação de sementes de alface submetidas ao estresse hídrico e térmico para a avaliação da influência dos subprodutos do SNP



Fonte: os autores.

Teste de germinação

As sementes foram desinfetadas com hipoclorito de sódio 2% por 2 minutos, lavadas e semeadas em placas de Petri forradas com duas folhas de papel de filtro umedecidas com 3 ml de solução correspondente a cada

tratamento. Os testes de germinação foram realizados em câmara de germinação B.O.D. e utilizou-se de duas temperaturas constantes de 20 °C e 30 °C, com fotoperíodo de 12/12h. A germinação foi monitorada diariamente, considerando sementes germinadas com protrusão radicular de pelo menos 2 mm. A porcentagem de germinação (%G) (Del Longo *et al.*, 1993; Kaiser *et al.*, 2016), índice de velocidade de germinação (IVG) (Beauchamp *et al.*, 1971; Giannopolitis *et al.*, 1977), crescimento da raiz e parte aérea (cm) e massas fresca e seca (g) (Kar; Mishra, 1976) foram avaliadas.

Análise enzimática e malondialdeído

Para as análises dos tratamentos que não apresentaram germinação, fez-se necessária a germinação de um quantitativo maior de sementes, devido à massa exigida para os protocolos adotados. Para tal, germinaram-se 10 placas com 25 sementes para cada tratamento não germinado.

Para quantificação da ação enzimática, utilizaram-se 300 mg de folha homogeneizada com tampão fosfato de potássio 0,1 M (pH 6,8), EDTA Na2 0,1 mM e polivinilpolipirrolidona (PVPP) 1% (p/v) e nitrogênio líquido na preparação do extrato de cada tratamento. Em seguida, centrifugou-se a 12000 rpm, por 15 minutos, a 4 °C. A atividade enzimática foi quantificada utilizando-se o sobrenadante.

- Peroxidase (POX) – preparou-se um coquetel com 820 µL de tampão de fosfato de potássio 0,1 M (pH 6,8), 600 µL de peróxido de hidrogênio, 600 µL de pirogalol e 940 µL de água destilada por amostra. A atividade de POX foi medida com 40 µL do extrato inicial, com leitura à 420 nm baseado em KAR E Mishra (1976).
- Catalase (CAT) – preparou-se um coquetel com 1,5 mL de tampão fosfato de potássio 0,1 M (pH 6,8), 500 µL de peróxido de hidrogênio e 990 µL de água destilada para cada amostra. Adicionou-se ao coquetel 10 µL do extrato e a leitura foi realizada utilizando-se o protocolo de Anderson *et al.* (1995) a 240 nm. Em ambas as quantificações, foram realizadas duas leituras, uma inicial e uma final, após reação à temperatura ambiente por 2 minutos. Os resultados foram expressos em $\mu\text{mol H}_2\text{O}_2 \text{ min}^{-1} \text{ g}^{-1}$ (Chance; Maehley, 1955)

- As proteínas totais para as análises enzimáticas foram identificadas utilizando-se o método de Bradford (Bradford, 1976).

Para a quantificação do malondialdeído (MDA), macerou-se 250 mg da folha em uma solução de ácido tricloroacético a 20%, ácido tiobarbitúrico a 5% e polivinilpolipirrolidona (PVPP) 1% (p/v) no equipamento *Fastprep*. Posteriormente, o macerado foi centrifugado a 10000 rpm, por 10 minutos, a 4 °C. O sobrenadante foi retirado e acondicionado em banho maria a 90 °C por 35 minutos e, em seguida, aferidos em duas diferentes absorvâncias: 532 e 600 nm. O cálculo para determinação do MDA foi $A_{532} - A_{600} / 1,56 \times 10^5$ (Havir; Mchale, 1987).

Resultados e discussão

A avaliação da ação dos subprodutos do SNP na germinação da alface sob condições simuladas de crise climática com ação do estresse hídrico e térmico apresentou diferenças estatísticas significativas entre os tratamentos para todos os parâmetros avaliados por meio da ANOVA e do teste de Tukey. Observou-se um impacto significativo na porcentagem de germinação (G) e no índice de velocidade de germinação (IVG) (Tabela 1), com a inibição completa da germinação em quatro dos doze tratamentos testados.

A porcentagem de germinação apresentou resultados expressivos e importantes em relação à capacidade de superação dos estresses infligidos às sementes de alface. É possível observar, com base na Tabela 1, que apenas três tratamentos apresentaram germinação plena, ou seja, 100% de sementes germinadas (Água 30 °C, SNP 20 °C e SNP+PTIO+PEG 30 °C), e que quatro tratamentos não apresentaram nenhuma germinação (PEG 20 °C, PEG 30 °C, SNP 30 °C e SNP+PTIO+PEG 20 °C). Resultados semelhantes foram obtidos para a avaliação do índice de velocidade de germinação.

Tabela 1. Porcentagem de germinação (G) e índice de velocidade de germinação (IVG) de plântulas de *L. sativa*. Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si a 5% pelo teste de Tukey

Tratamentos	G	IVG
Água 20 °C (controle)	97.4 a	15.31 a
Água 30 °C (controle)	100 a	17.40 a
PEG 20 °C	0 c	0 d
PEG 30 °C	0 c	0 d
SNP 20 °C	100 a	15.24 a
SNP 30 °C	0 c	0 d
SNP+PEG 20 °C	92 a	9.62 b
SNP+PEG 30 °C	57.4 b	6.52 c
SNP+PTIO 20 °C	0 c	0 d
SNP+PTIO 30 °C	97.4 a	15.64 a
SNP+PTIO+PEG 20 °C	0 c	0 d
SNP+PTIO+PEG 30°C	100 a	17.38 a

*Coeficiente de variação: %G = 10.38%; IVG = 9.29%.

Fonte: os autores.

A alface é originária de regiões de clima temperado da Europa e da Ásia e, por esse motivo, apresenta a germinação de suas sementes fortemente influenciada pela temperatura. De acordo com a literatura, a temperatura ideal para a germinação da espécie está em torno de 20 °C, com a maioria das cultivares não germinando em temperaturas superiores a 30 °C (Nascimento; Cantliffe, 2002). Sabe-se também que a alface tem seu desenvolvimento dificultado em condições climáticas adversas, para além da questão térmica, caracterizadas por alta luminosidade e baixa umidade relativa do ar, o que propicia perdas consideráveis na produção e na qualidade (Queiroga; Neto; Negreiros; Oliveira; Azevedo, 2001).

Dentre a diversidade de cultivares de alface disponíveis no mercado atual, a variedade *Americana – Grandes Lagos 659* é uma das indicadas pelas empresas produtoras de semente para ambientes com condições

climáticas um pouco mais severas, pois apresentam capacidade de suportar temperaturas mais elevadas (Viggiano, 1990; Rodrigues *et al.*, 2008).

Sua germinação em altas temperaturas têm sido foco de interesse de vários pesquisadores, e isso tem se intensificado com o agravamento da crise climática global (Demartelaere *et al.*, 2020; Felipe *et al.*, 2025). Para tal, mecanismos fisiológicos limitantes vêm sendo testados, como redução da permeabilidade do tegumento a trocas gasosas e acumulação de produtos metabólicos no endosperma e embrião (Borthwick; Robbins, 1928); barreira física do tegumento e/ou endosperma (Ikuma; Tilmann, 1963); mau funcionamento do fitocromo (Scheibe; Lang, 1969); deficiência do potencial de crescimento do embrião (Nabors; Lang, 1971); impermeabilidade do tegumento à água (Speer, 1974); efeitos inibitórios do ácido abscísico (Mcwha, 1976); inibição da secreção de enzimas da parede celular (Ikuma; Tilmann, 1963; Dutta *et al.*, 1997) e enzimas antioxidantes (Antony; Farid, 2022); e muitos outros.

Os resultados mostram que a germinação das sementes de alface *Americana Grandes Lagos 659* é fortemente afetada pela temperatura (Tabela 1). Os tratamentos controle e PEG (-0,6 MPa), em ambas as temperaturas avaliadas, demonstraram resultados que se alinham com os princípios estabelecidos na fisiologia da germinação: sementes mantidas em condições hídricas adequadas (tratamento ÁGUA) exibiram germinação, enquanto aquelas submetidas a um potencial hídrico reduzido (PEG -0,6 MPa) não apresentaram germinação. Esse padrão é consistentemente reportado na literatura científica para a maioria das espécies vegetais, indicando a dependência da disponibilidade de água para o processo germinativo e sua inibição causada por estresse hídrico (Marcos Filho, 1986; McDonald, 1998; Paparella *et al.*, 2015; ISTA, 2018; Silva *et al.*, 2026).

Nos tratamentos com SNP e sem o sequestrador de NO (PTIO), onde temos a ação conjunta dos subprodutos provenientes da decomposição do SNP, obteve-se maior sucesso germinativo na temperatura de 20 °C. Entretanto, quando temos o acréscimo da alta temperatura, a germinação ocorre, porém de forma menos expressiva. Podemos, dessa forma, retornar à questão da temperatura, pois, com a presença desse fator estres-

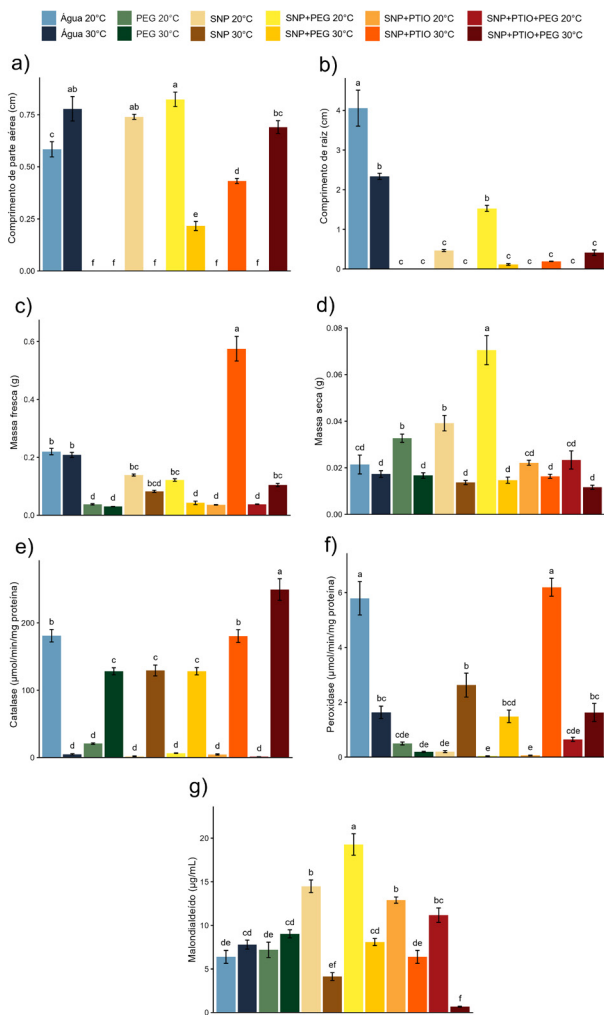
sante, observamos de forma significativa a ineficiência dos subprodutos do SNP quando em conjunto para sobrepujar a alta temperatura imposta em condições de déficit hídrico.

Em contrapartida, nos tratamentos submetidos ao SNP junto com o sequestro do NO (PTIO) — ou seja, quando os tratamentos estão sujeitos à ação apenas do cianeto —, podemos sugerir que esta substância está agindo como promotora dos benefícios relacionados à superação e/ou mitigação dos danos causados pelo estresse térmico, evidenciado pelo sucesso germinativo alcançado na temperatura de 30 °C, independentemente de estar associado ao estresse hídrico.

É possível que um mecanismo metabólico que seja ativado ou intensificado pelo cianeto diante do estresse térmico viabilize a germinação e o crescimento inicial (Oracz *et al.*, 2009), tais como a respiração resistente ao cianeto (Suganuma; Ohno; Tezuka; Yamamoto, 1985), ou, ainda, vias relacionadas ao etileno (Oracz; El-Maarouf-Bouteau; Bogatek; Corbineau; Bailly, 2008), mas que, na presença do NO, esse mecanismo não seja ativado (como no tratamento SNP 30 °C) ou retardado (como no caso do tratamento SNP+PEG 30 °C). Vale ressaltar que os mecanismos bioquímicos de interação e ativação não foram alvo deste trabalho e carecem de mais investigação.

As plântulas da alface apresentaram melhora do crescimento da parte aérea e redução no comprimento da raiz com o aumento da temperatura no tratamento controle (Figura 2a e 2b). Essa desaceleração no crescimento radicular é uma estratégia adaptativa bem documentada em plantas para mitigar potenciais danos em condições de estresse (May; Vernoux; Leaver; Van Montagu; Inzé, 1998).

Figura 2. Análise da influência dos subprodutos do SNP na presença do PTIO em sementes de alface sob condições de estresse hídrico e térmico



Análise da influência dos subprodutos do SNP na presença do PTIO em sementes de alface sob condições de estresse hídrico e térmico. Médias com letras iguais não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. CV: a) 10.2%; b) 25.8%; c) 14%; d) 16%; e) 11.3%; f) 22.3%; g) 4.6%; h) 11%.

Fonte: Os autores.

Na superação do déficit hídrico (SNP+PEG 20 °C), a aplicação exógena do SNP corroborou o declarado pela literatura sobre os benefícios para a mitigação e até reversão dos danos causados por estresse, visto que exibiu o melhor resultado para crescimento de parte aérea (Figura 2A).

Os tratamentos com a adição do sequestrador de NO, o PTIO, apresentaram um crescimento reduzido quando expostos ao estresse térmico, e este associado ao estresse hídrico. Ao analisarmos as contribuições do cianeto no processo de superação/mitigação de danos, observamos sua atuação na redução do processo de alongamento, como já descrito por Smith e Arteca (2000), que identificaram um crescimento atrofiado em plantas de *A. thaliana* tratadas com cianeto.

Os autores também afirmam que essa capacidade de reduzir o crescimento celular em condições desfavoráveis pode não apenas permitir a conservação de energia para fins de defesa, mas também limitar o risco de danos hereditários, e ainda propõem que esse efeito se dê por influência da ação do etileno, sintetizado após tratamento com cianeto, pois é possível que este esteja envolvido na regulação por retroalimentação positiva do etileno, que ocorre em alguns tecidos vegetais (Achard *et al.*, 2003).

Estudos fisiológicos, bioquímicos e moleculares demonstram que o cianeto está diretamente envolvido na síntese do etileno, estabelecendo uma relação funcional clara entre essas duas moléculas durante a via biossintética do etileno nas plantas, especialmente na conversão do ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico (ACC) em etileno pela enzima ACC oxidase; entretanto, todo esse processo está relacionado com a dosagem de cianeto (Pattyn; Vaughan-Hirsch; Poel, 2020).

Embora lembrado apenas como tóxico, o cianeto desempenha papéis fisiológicos importantes, como a aclimação ao estresse, assimilação de nitrato e quebra de dormência em sementes. O efeito duplo da ação do cianeto pode estar diretamente relacionado à sua concentração, assim como ao estado da planta e a suas condições de crescimento (Siegieñ; Bogatek, 2006).

Estudos destacam sua capacidade de ativar vias metabólicas essenciais, como a glicólise e o catabolismo de sacarose, fundamentais para processos como a germinação. Apesar de ser amplamente reconhecido como inibidor metabólico, o cianeto tem potencial de agir como modulador em rotas de sinalização, oferecendo novas perspectivas na fisiologia vegetal (Oracz *et al.*, 2009).

Ao contrário das informações inconclusivas disponíveis na literatura referente a ação do cianeto no crescimento vegetal, principalmente quanto a esse composto promovia um aumento ou uma diminuição na produção de biomassa (Ebbs, 2010; Yu *et al.*, 2012; Yu; Zhang, 2012), o presente estudo demonstra que a relação essa relação é de redução nos casos dos estresses testados, sobretudo no estresse térmico. Esse efeito pode ser observado no tratamento SNP+PTIO 30 °C, que exibiu uma redução considerável da biomassa quando comparadas a massa fresca (Figura 2C) com a seca (Figura 2D), de 0.575g para 0.016g. Essa redução nos mostra todo o investimento que a planta fez para retenção de líquido para superar o estresse.

Apesar de visualmente haver uma inversão na questão da manutenção de biomassa para o tratamento SNP+PEG 20 °C, os valores também evidenciam uma redução (massa fresca 0.121g e massa seca 0.07g), entretanto menos severa, como a visualizada para o tratamento citado anteriormente; mas vale ressaltar que, nesse tratamento, temos a ação do SNP como um todo, ou seja, NO e cianeto agindo em sinergia.

Podemos constatar uma atuação favorável do cianeto novamente quando observamos os dados da ação da catalase (CAT) para o cenário de crise climática simulado pela associação do estresse térmico e hídrico no tratamento SNP+PTIO+PEG 30 °C, e da peroxidase (POX) para o estresse térmico no tratamento SNP+PTIO 30 °C, apresentados nas Figura 2E e 2F, respectivamente. Essas enzimas desempenham um papel fundamental na proteção contra estresses abióticos, como seca e altas temperaturas, ajudando as plantas a sobreviverem em condições adversas, pois o cianeto está envolvido no controle de diferentes processos metabólicos, fisiológicos e de desenvolvimento em plantas. Vários deles consistem em efeitos diretos ou indiretos sobre as atividades enzimáticas (Siegien; Bogatek, 2006; Nauth; Opatz, 2019).

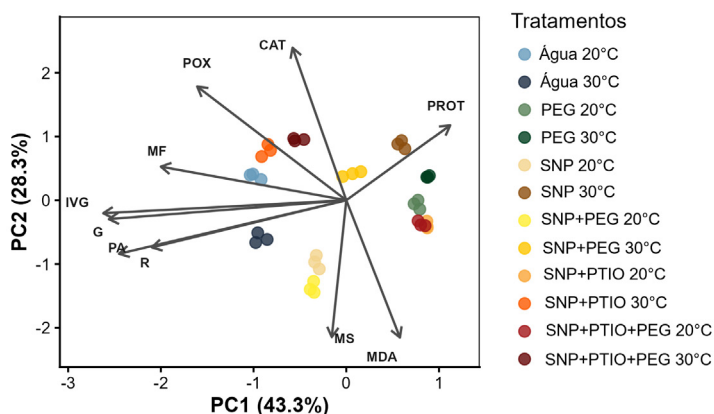
Dependente da maquinaria antioxidante, a tolerância a estresses abióticos tem como propósito evitar danos causados pelo estresse oxidativo de espécies reativas de oxigênio (Mouradi *et al.*, 2016). O aumento da atividade de enzimas antioxidantes caracteriza o potencial de resistência do vegetal para neutralizar os efeitos tóxicos do estresse (Apel; Hirt, 2004). Essa intensificação observada nos resultados obtidos, principalmente para catalase (CAT) e peroxidase (POX) — SNP+PTIO+PEG 30 °C e SNP+P-TIO 30 °C, respectivamente —, apresenta-nos benefícios em relação à tolerância das plantas ao estresse, assim como já relatado por diversos autores (Mittler, 2002; Møller *et al.*, 2007; Bian; Jiang, 2009).

O malondialdeído (MDA) pode atuar como um mecanismo de proteção e resistência, em vez de ser um indicador de danos. Tounekti *et al.* (2011) relatou que aumento nos níveis de MDA em plantas estressadas, ativando eficientemente um sistema antioxidante para dissipar o estresse e, como resultado, nenhum dano oxidativo foi observado nas amostras. Morales e Munné-Bosch (2019) afirmam que, quando os níveis de MDA permanecem altos, modificam as proteínas e os ácidos nucleicos de formas, muitas vezes, irreparáveis.

O maior valor encontrado para MDA foi observado para o tratamento SNP+PEG 20 °C (Figura 2G), onde temos atuação apenas do estresse hídrico e ação conjunta dos subprodutos do SNP. Outra observação que vale ressaltar é que o menor valor encontrado para MDA foi obtido para o tratamento em estresse máximo testado, ou seja, para o tratamento SNP+PTIO+PEG 30 °C, onde temos a ação do estresse térmico associado ao estresse hídrico e com ação apenas do cianeto. Isso posto, podemos inferir que os dados obtidos para MDA devem ser interpretados em separado, dependendo diretamente do estresse acometido ao vegetal, visto que, para o estresse hídrico, ele se apresenta como um indicador de danos, assim como descrito nos trabalhos de Tounekti *et al.* (2011). Em contrapartida, temos os menores valores podendo ser interpretados como mecanismos de proteção e resistência aos estresses sofridos, assim como demonstrado por Anjum *et al.* (2011) para o milho, onde o baixo teor de MDA é associado à tolerância à seca.

A análise de componentes principais (PCA) foi utilizada para determinar as associações das variáveis analisadas e os tratamentos testados. O PCA explicou 43,3% da variância pelo componente 1 (PC1) e 28,3% pelo componente 2 (PC2), totalizando 71,6% da variância associada às variáveis estudadas (Figura 3). As variáveis se distribuíram de forma distinta no gráfico, com vetores indicando as relações entre os atributos germinativos e de crescimento e as avaliações metabólicas realizadas, refletindo as respostas fisiológicas diferenciadas da germinação das sementes de alface em relação à ação do SNP diante do cenário simulado de crise climática, com o estresse hídrico e térmico atuando individualmente ou em sinergia.

Figura 3. Análise de componentes principais da influência dos subprodutos do SNP na presença do PTIO em sementes de alface sob condições de estresse hídrico e térmico



Fonte: os autores.

O PC1 promoveu a principal separação entre os tratamentos, estabelecendo um gradiente entre variáveis associadas ao crescimento e desenvolvimento, posicionadas no lado negativo do eixo — esquerda (IVG, G, PA, R e MF) —, e variáveis relacionadas a respostas bioquímicas e estresse oxidativo, localizadas no lado positivo — direita (PROT, MDA e MS). Os tratamentos PEG 20 °C, PEG 30 °C, SNP 30 °C, SNP+PEG 30 °C, SNP+PTIO 20 °C e SNP+PTIO+PEG 20 °C apresentaram escores positivos em PC1, indicando maior associação com proteína total (PROT), malondialdeído (MDA) e massa seca

(MS). O tratamento SNP 30 °C destacou-se pela forte associação com PROT, enquanto os tratamentos SNP+PTIO 20 °C e SNP+PTIO+PEG 20 °C mostraram maior proximidade com MDA. Por outro lado, os tratamentos ÁGUA 20 °C, ÁGUA 30 °C, SNP+PTIO 30 °C e SNP+PTIO+PEG 30 °C apresentaram escores negativos em PC1, demonstrando maior relação com variáveis de crescimento e desempenho fisiológico. O tratamento ÁGUA 30 °C esteve mais associado ao comprimento de raiz (R) e parte aérea (PA), enquanto o tratamento ÁGUA 20 °C apresentou maior relação com massa fresca (MF). O tratamento SNP+PTIO 30 °C mostrou maior proximidade com a atividade da peroxidase (POX).

O PC2 evidenciou diferenças entre os tratamentos principalmente em função da atividade enzimática antioxidante e dos indicadores de dano oxidativo. No quadrante superior (valores positivos de PC2), observaram-se maiores contribuições das enzimas catalase (CAT) e peroxidase (POX), além de PROT, destacando-se os tratamentos SNP 30 °C, SNP+PTIO 30 °C e SNP+PTIO+PEG 30 °C. Em contraste, os valores negativos de PC2 (quadrante inferior) estiveram associados, principalmente, à MS e ao MDA, com maior proximidade dos tratamentos SNP 20 °C e SNP+PEG 20 °C, sugerindo maior intensidade de estresse oxidativo nessas condições.

A análise dos vetores indicou correlação positiva entre IVG e G, bem como entre PA e R, evidenciada pelo pequeno ângulo entre esses vetores. De forma semelhante, CAT e POX apresentaram correlação positiva moderada, enquanto MDA e MS mostraram forte associação. Variáveis posicionadas em direções opostas, como PROT em relação às variáveis de crescimento, indicaram correlação negativa.

De maneira geral, os objetivos almejados com a realização da PCA foram alcançados, visto que esta evidenciou uma separação clara dos tratamentos quanto às respostas de crescimento e aos mecanismos bioquímicos relacionados ao estresse oxidativo, permitindo identificar padrões distintos de resposta fisiológica entre as condições avaliadas.

Dessa forma, fica claro que as vias de atuação do cianeto não operam de forma independente, mas sim interligadas em uma rede complexa de

interações. Entretanto, é necessário ainda um melhor conhecimento da cadeia de eventos bioquímicos envolvidos com a ação do cianeto nesses processos cruciais. Esse entendimento pode ser a chave para sabermos até que ponto o cianeto pode ser benéfico na busca pela superação do estresse desse tipo de cenário climático.

Pensando em uma solução prática, torna-se inviável investir em tratamentos com SNP para obter resultados positivos nesse cenário simulado de crise climática, onde temos ação do estresse hídrico e térmico, visto que esse composto se mostrou insuficiente para o desenvolvimento da planta, participando, ao que parece, apenas do princípio da germinação, sendo limitado pelas altas temperaturas.

Conclusão

Diante do exposto, podemos concluir que, em estresse hídrico, a presença do NO é essencial para os processos germinativos, visto que, quando este está ausente, a germinação não ocorre — ou seja, o cianeto sozinho não permite que o processo germinativo ocorra, provavelmente devido à toxicidade. Quando temos altas temperaturas, sozinhas ou associadas ao estresse hídrico, o cianeto é o agente promotor das respostas de superação.

Portanto, tratamentos com a aplicação direta de doses de cianeto exógeno devem ser suficientes para minimizar os danos provocados pelos estresses testados neste trabalho — estresses esses que podem, muito provavelmente, ser encontrados em um possível cenário de crise climática. Estudos mais aprofundados são necessários para quantificar o limiar tóxico do cianeto para esse propósito, bem como uma aplicação *in situ* para avaliar a aplicação prática desses resultados, além de, principalmente, encontrar uma forma segura para a sua aplicação.

Referências

ACHARD, P.; VRIEZEN, W. H.; VAN DER STRAETEN, D.; HARBERD, N. P. Ethylene regulates Arabidopsis development via the modulation of DELLA protein growth repressor function. **Plant Cell**, Rockville, v. 15, n. 12, p. 2816–2825, 2003. DOI: 10.1105/tpc.015685. Acesso em: 15 dez. 2025.

AMARO, H. T. R.; DAVID, A. M. S. S.; ASSIS, M. O.; RODRIGUES, B. R. A.; CANGUSSÚ, L. V. S.; OLIVEIRA, M. B. Testes de vigor para avaliação da qualidade fisiológica de sementes de feijoeiro. **Revista de Ciências Agrárias**, [S. l.], v. 38, n. 3, p. 383–389, 2015. DOI: 10.19084/rca.16943. Acesso em: 07 dez. 2025.

ANDERSON, M. D.; PRASAD, T. K.; STEWART, C. R. Changes in isozyme profiles of catalase, peroxidase, and glutathione reductase during acclimation to chilling in mesocotyls of maize seedlings. **Plant Physiology**, Rockville, v. 109, n. 4, p. 1247–1257, 1995. DOI: 10.1104/pp.109.4.1247. Acesso em: 15 dez. 2025.

ANJUM, S. A.; WANG, L.; FAROOQ, M.; XUE, L.; ALI, S. Fulvic acid application improves the maize performance under well-watered and drought conditions. **Journal of Agronomy and Crop Science**, Berlin, v. 197, n. 6, p. 409–417, 2011. DOI: 10.1111/j.1439–037X.2011.00483.x. Acesso em: 15 dez. 2024

ANTONY, A.; FARID, M. Efeito da temperatura nos polifenóis durante a extração. **Applied Sciences**, Basel, v. 12, n. 4, p. 2107, 2022. DOI: 10.3390/app12042107. Acesso em: 15 mar. 2024.

APEL, K.; HIRT, H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress and signal transduction. **Annual Review of Plant Biology**, Palo Alto, v. 55, p. 373–399, 2004. DOI: 10.1146/annurev.arplant.55.031903.141701. Acesso em: 18 mar. 2024.

BEAUCHAMP, C.; FRIDOVICH, I. Superoxide dismutase: improved assays and an assay applicable to acrylamide gels. **Analytical Biochemistry**, New York, v. 44, n. 1, p. 276–287, 1971. DOI: 10.1016/0003–2697(71)90370–8. Acesso em: 10 mar. 2024.

BIAN, S.; JIANG, Y. Reactive oxygen species, antioxidant enzyme activities and gene expression patterns in leaves and roots of Kentucky bluegrass in response to drought stress and recovery. **Scientia Horticulturae**, Amsterdam, v. 120, n. 2, p. 264–270, 2009. DOI: 10.1016/j.scienta.2008.10.014. Acesso em: 07 dez. 2025.

BORTHWICK, H. A.; ROBINS, W. W. Lettuce seed and its germination. **Hilgardia**, California, v. 3, n. 11, p. 275–304, 1928. DOI: 10.3733/hilg.v03n11p275. Acesso em: 19 mai. 2024.

BRADFORD, M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein–dye binding. **Analytical Biochemistry**, New York, v. 72, p. 248–254, 1976. DOI: 10.1016/0003–2697(76)90527–3. Acesso em: 10 mar. 2024.

CAKMAK, I.; HORST, W. J. Effect of aluminum on lipid peroxidation, superoxide dismutase, catalase, and peroxidase activities in root tips of soybean (*Glycine max*). **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 83, p. 463–468, 1991. DOI: 10.1111/j.1399–3054.1991.tb00121.x. Acesso em: 18 mar. 2024.

CHANCE, B.; MAEHLEY, A. C. Assay of catalases and peroxidases. **Methods in Enzymology**, New York, v. 2, p. 764–775, 1955. DOI: 10.1016/S0076-6879(55)02300-8. Acesso em: 10 mar. 2024.

DEL LONGO, O. T.; GONZÁLEZ, C. A.; PASTORI, G. M.; TRIPPI, V. S. Antioxidant defences under hyperoxygenic and hyperosmotic conditions in leaves of two lines of maize with differential sensitivity to drought. **Plant and Cell Physiology**, Oxford, v. 34, n. 7, p. 1023–1028, 1993. DOI: 10.1093/oxfordjournals.pcp.a078515. Acesso em: 10 mar. 2024.

DEMARTELAERE, A. C. F.; PRESTON, H. A. F.; FEITOSA, S. S.; PRESTON, W.; SILVA, R. M.; ROSADO, A. K. H. B.; MEDEIROS, D. C.; FERREIRA, M. S.; RODRIGUES, A. L. S.; BENJAMIM, R. F. A influência dos fatores climáticos sob as variedades de alface cultivadas no Rio Grande do Norte. **Revista Brasileira de Desenvolvimento**, [S. l.], v. 6, n. 11, p. 90363–90378, 2020. DOI: 10.34117/bjdv6n11-447. Acesso em: 18 mar. 2024

DUTTA, S.; BRADFORD, K. J.; NEVINS, D. J. Endo- β -mannanase present in cell wall extracts of lettuce endosperm prior to radicle emergence. **Plant Physiology**, Rockville, v. 113, p. 155–161, 1997. Acesso em: 19 mai. 2024.

EBBS, S. D.; KOSMA, D. K.; NIELSON, E. H.; MACHINGURA, M.; BAKER, A. J.; WOODROW, I. E. Nitrogen supply and cyanide concentration influence the enrichment of nitrogen from cyanide in wheat (*Triticum aestivum* L.) and sorghum (*Sorghum bicolor* L.). **Plant, Cell & Environment**, Oxford, v. 33, n. 7, p. 1152–1160, 2010. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2010.02136.x. Acesso em: 15 dez. 2025.

CENTRO DE ESTUDOS AVANÇADOS EM ECONOMIA APLICADA (CEPEA). **Anuário HF Brasil: Retrospectiva 2023 & Perspectiva 2024**. Piracicaba: Esalq/USP, 2023. Disponível em: <https://www.hfbrasil.org.br>. Acesso em: 22 nov. 2024.

FARNESE, F.; OLIVEIRA, J.; GUSMAN, G.; LEÃO, G.; RIBEIRO, C.; SIMAN, L.; CAMBRAIA, J. Plant responses to arsenic: the role of nitric oxide. **Water, Air, and Soil Pollution**, Dordrecht, v. 224, n. 9, p. 1660, 2013. DOI: 10.1007/s11270-013-1660-8. Acesso em: 19 mai. 2024.

FELIPPE, J. N. O.; PEREIRA, K. R. O.; FLUMINHAN, A.; SALES, D. B.; MIGUELI, C. O. D.; DUQUE, R. R.; FERRARI, T. C.; NASCIMENTO, H. B.; SANTOS, I. O.; MATOS, A. K. G.; GOMES, B. H.; GOMES, M. E. A.; SILVA, V. F.; CAVALCANTE, F. J. M. Colheita em risco: os impactos das mudanças climáticas na produção de frutas, legumes e verduras no Brasil. **Observatorio de la Economía Latinoamericana**, [S. l.], v. 23, n. 7, p. 1–47, 2025. DOI: 10.55905/oelv23n7-001. Acesso em: 07 dez. 2025.

FILIPPOU, P.; ANTONIOU, C.; FOTOPOULOS, V. The nitric oxide donor sodium nitroprusside regulates polyamine and proline metabolism in leaves of *Medicago truncatula* plants. **Free Radical Biology and Medicine**, New York, v. 56, p. 172–183, 2013. DOI: 10.1016/j.freeradbiomed.2012.09.037. Acesso em: 19 mai. 2024.

FLORYSZAK-WIECZOREK, J.; MILCZAREK, G.; ARASIMOWICZ, M.; CISZEWSKI, A. Do nitric oxide donors mimic endogenous NO-related response in plants? **Planta**, Berlin, v. 224, p. 1363–1372, 2006. DOI: 10.1007/s00425-006-0321-1. Acesso em: 07 dez. 2025.

GIANNOPOLOTIS, C. N.; RIES, S. K. Superoxide dismutases: occurrence in higher plants. **Plant Physiology**, Rockville, v. 59, n. 2, p. 309–314, 1977. DOI: 10.1104/pp.59.2.309. Acesso em: 10 mar. 2024.

HAVIR, E. A.; MCHALE, N. A. Biochemical and developmental characterization of multiple forms of catalase in tobacco leaves. **Plant Physiology**, Rockville, v. 84, n. 2, p. 450–455, 1987. DOI: 10.1104/pp.84.2.450. Acesso em: 10 mar. 2024.

IKUMA, H.; THIMANN, K. V. The role of seed coats in germination of photosensitive lettuce seeds. **Plant and Cell Physiology**, Kyoto, v. 4, p. 169–185, 1963. Acesso em: 17 jun. 2025.

ISTA – Associação Internacional de Testes de Sementes. **Regras Internacionais para Testes de Sementes**. Bassersdorf, Suíça, 2018. Acesso em: 18 mar. 2025.

JANNI, M.; MAESTRI, E.; GULLÌ, M.; MARMIROLI, M.; MARMIROLI, N. Plant responses to climate change, how global warming may impact on food security: a critical review. **Frontiers in Plant Science**, Lausanne, v. 14, p. 1297569, 2024. DOI: 10.3389/fpls.2023.1297569. Acesso em: 15 dez. 2025.

KAISER, I. S.; MACHADO, L. C.; LOPES, J. C.; MENGARDA, L. H. G. Efeito de liberadores de óxido nítrico na qualidade fisiológica de sementes de repolho sob salinidade. **Revista Ceres**, v. 63, n. 1, p. 039–045, 2016. DOI: 10.1590/0034-737X201663010006. Acesso em: 10 de março de 2024.

KAR, M.; MISHRA, D. Catalase, peroxidase, and polyphenoloxidase activities during rice leaf senescence. **Plant Physiology**, Rockville, v. 57, n. 2, p. 315–319, 1976. DOI: 10.1104/pp.57.2.315. Acesso em: 10 mar. 2024.

KRZYZANOWSKI, F. C.; VIEIRA, R. D.; FRANÇA NETO, J. B. **Vigor de sementes: conceitos e testes**. Londrina: ABRATES, 1999. Acesso em: 01 set, 2024.

LABOURIAU, L. G.; VALADARES, M. E. B. On the germination of seeds of *Calotropis procera* (Ait.) Ait. f. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 48, n. 2, p. 263–284, 1976. Acesso em: 17 jun. 2025.

MAGUIRE, J. D. Speed of germination-aid in selection and evaluation for seedling emergence and vigor. **Crop Science**, Madison, v. 2, n. 1, p. 176-177, 1962. DOI: 10.2135/cropsci1962.0011183X000200020033x. Acesso em: 18 mar. 2024

MARCOS FILHO, J. **Germinação de sementes**. In: SEMANA DE ATUALIZAÇÃO EM PRODUÇÃO DE SEMENTES. Fundação Cargill, Campinas, p. 11-39, 1986. Acesso em: 19 de maio de 2024.

MAY, M. J.; VERNOUX, T.; LEAVER, C.; VAN MONTAGU, M.; INZÉ, D. Glutathione homeostasis in plants: implications for environmental sensing and plant development. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 49, n. 321, p. 649-667, 1998. DOI: 10.1093/jxb/49.321.649. Acesso em: 17 jun. 2025.

MCDONALD, M. B. Seed deterioration: physiology, repair and assessment. **Seed Science and Technology**, Zürich, v. 27, p. 177-237, 1999. Disponível em: <https://www.scirp.org/reference/referencespapers?referenceid=222280>. Acesso em: 19 mai. 2024.

MCWHA, J. A. Changes in abscisic acid levels during imbibition and germination of non-dormant and thermodormant lettuce seeds. **Australian Journal of Plant Physiology**, [S.l.], v. 3, p. 849-851, 1976. Acesso em: 07 dez. 2025.

MITTLER, R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. **Trends in Plant Science**, Oxford, v. 7, n. 9, p. 405-410, 2002. DOI: 10.1016/S1360-1385(02)02312-9. Acesso em: 01 set. 2024.

MORALES, M.; MUNNÉ-BOSCH, S. Malondialdehyde: facts and artifacts. **Plant Physiology**, Rockville, v. 180, n. 3, p. 1246-1250, 2019. DOI: 10.1104/pp.19.00405. Acesso em: 01 set. 2024.

MOURADI, M.; BOUIZGAREN, A.; FARISSI, M.; MAKOUDI, B.; KABBADJ, A.; VERY, A. A.; SENTENAC, H.; QADDOURY, A.; GHOULAM, C. Osmopriming improves seed germination, growth, antioxidant responses and membrane stability during early stage of Moroccan alfalfa populations under water deficit. **Chilean Journal of Agricultural Research**, Chillán, v. 76, n. 3, p. 265-272, 2016. DOI: 10.4067/S0718-58392016000300002. Acesso em: 07 dez. 2025.

MØLLER, I. M.; JENSEN, P. E.; HANSSON, A. Oxidative modifications to cellular components in plants. **Annual Review of Plant Biology**, Palo Alto, v. 58, p. 459-481, 2007. DOI: 10.1146/annurev.arplant.58.032806.103946. Acesso em: 17 jun. 2025.

NABORS, M. W.; LANG, A. The growth physics and water relations of red-light-induced germination in lettuce seeds. I. Embryos germinating in osmoticum. **Planta**, Berlin, v. 101, p. 1-25, 1971. Acesso em: 01 set. 2024.

NASCIMENTO, W. M.; CANTLIFFE, D. J. Germinação de sementes de alface sob altas temperaturas. **Horticultura Brasileira**, Brasília, v. 20, n. 1, p. 103-106, 2002. DOI: 10.1590/S0102-05362002000100020. Acesso em: 17 jun. 2025.

NASCIMENTO, W. M.; CRODA, M. D.; LOPES, A. C. A. Produção de sementes, qualidade fisiológica e identificação de genótipos de alface termotolerantes. **Revista Brasileira de Sementes**, Londrina, v. 34, n. 3, p. 510-517, 2012. DOI: 10.1590/S0101-31222012000300020. Acesso em: 19 mai. 2024.

OLIVEIRA, J. C. V.; FERNANDES, B. J. L.; COSTA, E. S.; SILVA, M. O.; COSTA, K. D. S. Produção de mudas de alface em diferentes substratos e níveis de solução nutritiva. **Caderno Pedagógico**, Curitiba, v. 21, n. 12, p. 1-20, 2024. DOI: 10.54033/cadpedv21n12-047. Acesso em: 15 nov. 2025.

ORACZ, K.; EL-MAAROUF-BOUTEAU, H.; BOGATEK, R.; CORBINEAU, F.; BAILLY, C. Release of sunflower seed dormancy by cyanide: cross-talk with ethylene signalling pathway. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 59, n. 8, p. 2241-2251, 2008. DOI: 10.1093/jxb/ern089. Acesso em: 07 dez. 2025.

ORACZ, K.; EL-MAAROUF-BOUTEAU, H.; KRANNER, I.; BOGATEK, R.; CORBINEAU, F.; BAILLY, C. The mechanisms involved in seed dormancy alleviation by hydrogen cyanide unravel the role of reactive oxygen species as key factors of cellular signaling during germination. **Plant Physiology**, Rockville, v. 150, p. 494-505, 2009. DOI: 10.1104/pp.109.138107. Acesso em: 19 mai. 2024.

PAPARELA, S.; ARAÚJO, S. S.; ROSSI, G.; WIJAYASINGHE, M.; CARBONE-RA, D.; BALESTRAZZI, A. Seed priming: state of the art and new perspectives. **Plant Cell Reports**, Berlin, v. 34, p. 1281-1293, 2015. DOI: 10.1007/s00299-015-1784-y. Acesso em: 15 nov. 2025.

PATTYN, J.; VAUGHAN-HIRSCH, J.; VAN DE POEL, B. The regulation of ethylene biosynthesis: a complex multilevel control circuitry. **New Phytologist**, Londres, v. 229, p. 770-782, 2021. DOI: 10.1111/nph.16873. Acesso em: 25 mai. 2024.

PEIXOTO, P. H. P.; CAMBRAIA, J.; SANT'ANNA, R.; MOSQUIM, P. R.; MOREIRA, M. A. Aluminum effects on lipid peroxidation and on the activities of enzymes of oxidative metabolism in sorghum. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, Londrina, v. 11, n. 3, p. 137-143, 1999. Acesso em: 30 nov. 2025.

QUEIROGA, R. C. F.; NETO, F. B.; NEGREIROS, M. Z.; OLIVEIRA, A. P.; AZEVEDO, C. M. S. B. Produção de alface em função de cultivares e tipos de tela de sombreamento nas condições de Mossoró. **Horticultura Brasileira**, Brasília, v. 19, n. 3, p. 192-196, 2001. Acesso em: 30 nov. 2025.

RAZA, A.; RAZZAQ, A.; MEHMOOD, S. S.; ZOU, X.; ZHANG, X.; LV, Y.; XU, J. Impact of climate change on crops adaptation and strategies to tackle its outcome: a review. **Plants**, Basel, v. 8, n. 2, p. 34, 2019. DOI: 10.3390/plants8020034. Acesso em: 08 dez. 2025.

RODRIGUES, I. N.; LOPES, M. T. G.; LOPES, R.; GAMA, A. S.; MILAGRES, C. P. Desempenho de cultivares de alface na região de Manaus. **Horticultura Brasileira**, Brasília, v. 26, n. 4, p. 524–527, 2008. DOI: 10.1590/S0102-05362008000400020. Acesso em: 08 dez. 2025.

SANTOS, R. H. S.; SILVA, F.; CASALI, V. W. D.; CONDE, A. R. Efeito residual da adubação com composto orgânico sobre o crescimento e produção de alface. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 36, n. 11, p. 1395–1398, 2001. DOI: 10.1590/S0100-204X2001001100010. Acesso em: 19 mai. 2024.

SANZ, L.; ALBERTOS, P.; MATEOS, I.; SÁNCHEZ-VICENTE, I.; LECHÓN, T.; FERNÁNDEZ-MARCOS, M.; LORENZO, O. Nitric oxide (NO) and phytohormone crosstalk during early plant development. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 66, n. 10, p. 2857–2868, 2015. DOI: 10.1093/jxb/erv213. Acesso em: 25 mai. 2024.

SAVVIDES, A.; ALI, S.; TESTER, M.; FOTOPOULOS, V. Chemical priming of plants against multiple abiotic stresses: mission possible? **Trends in Plant Science**, Oxford, v. 21, n. 4, p. 329–340, 2016. DOI: 10.1016/j.tplants.2015.11.003. Acesso em: 17 jun. 2025.

SCHEIBE, J.; LANG, A. Lettuce seed germination: effects of high temperature and repeated far-red treatment in relation to phytochrome. **Photochemistry and Photobiology**, Oxford, v. 9, p. 143–150, 1969. Acesso em: 27 nov. 2025.

SIEGIEŃ, I.; BOGATEK, R. Cyanide action in plants: from toxic to regulatory. **Acta Physiologiae Plantarum**, Berlin, v. 28, n. 5, p. 483–497, 2006. DOI: 10.1007/BF02706632. Acesso em: 27 nov. 2025.

SILVA, V. A.; DAVID, A. M. S. S.; SANTOS, J. R. P.; CUSTÓDIO, D. C. S.; FREITAS, H. K. C.; BORGES, J. B.; CANGUSSÚ, L. V. S.; BARBOSA, R. S.; AMARO, H. T. R.; SANTOS, M. O.; PAIVA, E. A. Hidrocondicionamento em sementes de alface. **Caderno Pedagógico**, Curitiba, v. 23, n. 1, p. 1–18, 2026. DOI: 10.54033/cadpedv23n1-025. Acesso em: 27 nov. 2025.

SILVEIRA, N. M.; MACHADO, E. C.; RIBEIRO, R. V. Detection of extracellular and intracellular NO in plants by diaminofluoresceins. In: REDOX-MEDIATED SIGNAL TRANSDUCTION. Methods in Molecular Biology. **Humana Press**, New York, p. 103–108, 2019. DOI: 10.1007/978-1-4939-9463-2_9. Acesso em: 27 nov. 2025.

SMITH, J. M.; ARTECA, R. N. Molecular control of ethylene production by cyanide in *Arabidopsis thaliana*. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 109, n. 2, p. 180–187, 2000. DOI: 10.1034/j.1399–3054.2000.100210.x. Acesso em: 25 mai. 2024.

SOERGER, B.; KRIEGLER, E.; WEINDL, I.; RAUNER, S.; DIRNAICHNER, A.; RUHE, C.; HOFMANN, M.; BAUER, N.; BERTRAM, C.; BODIRSKY, B. L.; LEIMBACH, M.; LEININGER, J.; LEVESQUE, A.; LUDERER, G.; PEHL, M.; WINGENS, C.; BAUMSTARK, L.; BEIER, F.; DIETRICH, J. P.; HUMPENÖDER, F.; VON JEETZE, P.; KLEIN, D.; KOCH, J.; PIETZCKER, R.; STREFLER, J.; LOTZE–CAMPEN, H.; POPP, A. A sustainable development pathway for climate action within the UN 2030 Agenda. **Nature Climate Change**, London, v. 11, p. 656–664, 2021. DOI: 10.1038/s41558–021–01098–3. Acesso em: 29 nov. 2025.

SPEER, H. L. Some aspects of the function of the endosperm during the germination of lettuce seeds. **Canadian Journal of Botany**, Ottawa, v. 52, p. 1117–1121, 1974.

SUGANUMA, N.; OHNO, H.; TEZUKA, T.; YAMAMOTO, Y. Effect of high temperature on the development of cyanide-sensitive respiration during the germination process of spinach seeds. **Plant and Cell Physiology**, Kyoto, v. 26, n. 3, p. 551–557, 1985. DOI: 10.1093/oxfordjournals.pcp.a076939. Acesso em: 29 de nov. 2025.

TIAN, X.; LEI, Y. Nitric oxide treatment alleviates drought stress in wheat seedlings. **Biologia Plantarum**, [S. l.], v. 50, n. 4, p. 775–778, 2006. DOI: 10.1007/s10535–006–0129–7. Acesso em: 29 de novembro de 2025.

TOUNEKTI, T.; VADEL, A. M.; OÑATE, M.; KHEMIRA, H.; MUNNÉ–BOSCH, S. Salt-induced oxidative stress in rosemary plants: damage or protection? **Environmental and Experimental Botany**, Oxford, v. 71, n. 2, p. 298–305, 2011. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2010.12.016.

VIGGIANO, J. Produção de sementes de alface. In: CASTELLANE, P. D.; NICOLOSIM, W. M.; HASEGAWA, M. (coord.). Produção de sementes de hortaliças. **FUNEP**, Jaboticabal, p. 1–15, 1990. Acesso em: 25 mai. 2024.

VILLELA, F. A.; DONI FILHO, L.; SEQUEIRA, E. L. Tabela de potencial osmótico em função da concentração de polietilenoglicol 6.000 e da temperatura. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, [S. l.], v. 26, p. 1957–1968, 1991. Acesso em: 10 mar. 2024.

WICKHAM, H. **ggplot2: elegant graphics for data analysis**. New York: Springer–Verlag, 2016.

YU, X. Z.; SHEN, P. P.; GU, J. G.; ZHOU, Y.; ZHANG, F. Z. Evidence of iron cyanides as supplementary nitrogen source to rice seedlings. **Ecotoxicology**, Dordrecht, v. 21, n. 6, p. 1642–1650, 2012. DOI: 10.1007/s10646-012-0943-y. Acesso em: 29 nov. 2025.

YU, X. Z.; ZHANG, F. Z. Activities of nitrate reductase and glutamine synthetase in rice seedlings during cyanide metabolism. **Journal of Hazardous Materials**, Amsterdam, v. 225–226, p. 190–194, 2012. DOI: 10.1016/j.jhazmat.2012.05.027. Acesso em: 25 mai. 2024.

ZANDONADI, D. B.; SANTOS, M. P.; DOBBSS, L. B.; OLIVARES, F. L.; CANELLAS, L. P.; BINZEL, M. L.; OKOROKOVA-FAÇANHA, A. L.; FAÇANHA, A. R. Nitric oxide mediates humic acids-induced root development and plasma membrane H⁺-ATPase activation. **Planta**, Berlin, v. 231, n. 5, p. 1025–1036, 2010. Acesso em: 19 mai. 2024.

ZEID, I. M.; GHAZI, S. M.; SHEDEED, Z. A.; NABAWY, D. M. Biochar mitigates cadmium stress on alfalfa seeds during germination. **International Journal of Progressive Sciences and Technologies**, [S. l.], v. 6, n. 2, p. 251–261, 2018. Acesso em: 25 mai. 2024.

CAPÍTULO XVII.

Osmopriming, halopriming e quimiopriming promovem maior tolerância ao estresse salino em sementes de *Solanum lycopersicum* L.

Anny Nogueira Fraga¹

Viviana Borges Corte²

Hildegardo Seibert França³

Josinei Rodrigues Filho⁴

Marina Reis Pires⁵

Perla Carrie Rocha dos Santos⁶

DOI: 10.52695/978-65-5456-195-2.17

1 ID: <https://orcid.org/0009-0000-1979-673X>

2 ID: <https://orcid.org/0000-0002-5488-6578>

3 ID: <https://orcid.org/0000-0001-6129-8793>

4 ID: <https://orcid.org/0000-0002-9446-322X>

5 ID: <https://orcid.org/0000-0001-8434-7287>

6 ID: <https://orcid.org/0009-0003-7658-2094>

Introdução

A cultura de *Solanum lycopersicum* L. (tomate) possui elevada relevância econômica e social, contribuindo significativamente para a geração de renda e emprego em sistemas agrícolas familiares e comerciais (Prabha; Deepak, 2025). No Brasil, dados do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE) indicam que, em 2025, a produção atingiu cerca de 4,8 milhões de toneladas em uma área de aproximadamente 64 mil hectares, evidenciando sua importância no cenário agrícola nacional. Além disso, destaca-se por seu valor nutricional, especialmente devido à presença de compostos bioativos como o licopeno, associado à redução do risco de doenças crônicas, incluindo cardiovasculares e certos tipos de câncer (Kumar *et al.*, 2022; Steckelberg *et al.*, 2025).

S. lycopersicum é classificado como uma espécie moderadamente sensível ao estresse salino ao longo de todo o seu ciclo de desenvolvimento (Seth, 2024). A salinidade do solo, por sua vez, pode ter origem tanto em processos naturais quanto em atividades antrópicas. Entre os fatores naturais, destacam-se o intemperismo de rochas e a deposição de sais ao longo do tempo. Já entre as causas antrópicas, incluem-se práticas inadequadas de irrigação — especialmente o uso de água com elevada concentração de sais —, a aplicação excessiva de fertilizantes e a ineficiência dos sistemas de drenagem, que favorecem o acúmulo de sais na zona radicular (Stavi *et al.*, 2021; Kaushal *et al.*, 2023).

A exposição a elevadas concentrações de sais no solo desencadeia, inicialmente, estresse osmótico, decorrente da redução do potencial hídrico do meio, o que dificulta a absorção de água pelas sementes e compromete o processo de embebição, etapa fundamental para a reativação metabólica e o início da germinação (Bhatla; Kathpalia, 2023).

A progressão do estresse salino resulta no estresse iônico, caracterizado pelo acúmulo excessivo de íons nos tecidos embrionários, especialmente sódio (Na^+) e cloreto (Cl^-), os quais provocam efeitos tóxicos e desequilíbrio iônico. A competição do Na^+ com o potássio (K^+) compromete a ativação enzimática, a homeostase celular e rotas metabólicas essenciais ao crescimento inicial das plântulas, além de interferir na

absorção de nutrientes e no desenvolvimento radicular e da parte aérea (Mansour *et al.*, 2019; Tlahig *et al.*, 2021; Gürsoy, 2024; Guo *et al.*, 2010).

O agravamento do estresse iônico culmina no estresse oxidativo, marcado pelo aumento na produção de espécies reativas de oxigênio (ROS), como o radical superóxido ($O_2^{\bullet-}$), o peróxido de hidrogênio (H_2O_2) e o radical hidroxila ($\bullet OH$). O acúmulo excessivo dessas moléculas provoca danos oxidativos a lipídios, proteínas e ácidos nucleicos, comprometendo a integridade celular e intensificando os efeitos deletérios da salinidade sobre a germinação e o desenvolvimento inicial das plântulas (Banerjee; Roychoudhury, 2017; Sharma *et al.*, 2021).

Diante dos efeitos deletérios da salinidade, é necessária a adoção de estratégias que minimizem seus impactos durante as fases iniciais do desenvolvimento vegetal. Nesse contexto, a técnica de *priming* de sementes tem se destacado como uma alternativa promissora para aumentar a tolerância das plantas a estresses abióticos, especialmente durante a germinação e o estabelecimento inicial (Rifna *et al.*, 2019).

O *priming* consiste na embebição controlada das sementes até níveis suficientes para ativar o metabolismo germinativo, sem permitir a protrusão da radícula, promovendo maior uniformidade e velocidade de germinação (Santos *et al.*, 2008). Essa técnica está associada à ativação antecipada de mecanismos fisiológicos e bioquímicos de defesa, incluindo a mobilização de reservas, a regulação da expressão gênica e o aumento da atividade de enzimas antioxidantes, contribuindo para maior tolerância a condições ambientais adversas (Sher *et al.*, 2019; Ferreira; Perez-Marin, 2022).

Entre os agentes empregados no *priming*, destaca-se o nitroprussiato de sódio (SNP), o nitrato de potássio (KNO_3) e o polietilenoglicol (PEG 6000). O SNP atua como doador de óxido nítrico (NO), uma molécula sinalizadora envolvida na proteção celular e na regulação de processos metabólicos sob condições de estresse abiótico (Ali *et al.*, 2017). O KNO_3 contribui para a promoção da germinação, o aumento do vigor das sementes e a estimulação do sistema antioxidante, especialmente sob estresse salino (Rehman *et al.*, 2024). O PEG 6000, por sua vez, atua como agente osmótico devido ao seu elevado peso molecular, reduzindo o potencial

hídrico da solução e simulando condições de déficit hídrico, o que favorece a ativação antecipada de respostas fisiológicas e bioquímicas associadas à chamada “memória de estresse” (Akran *et al.*, 2025). Dessa forma, o uso desses agentes pode contribuir para a melhoria da germinação, do crescimento inicial das plântulas, do aumento da atividade antioxidante e da redução da peroxidação lipídica.

O objetivo foi avaliar o efeito de diferentes tipos de *priming* — osmo-priming (PEG 6000), halopriming (KNO_3) e quimiopriming (SNP) — na tolerância de sementes de *S. lycopersicum* ao estresse salino, por meio da análise de parâmetros germinativos, do crescimento inicial de plântulas e de respostas fisiológicas associadas, incluindo a atividade das enzimas antioxidantes catalase (CAT) e peroxidase (POX), bem como a peroxidação lipídica, avaliada pelo teor de malondialdeído (MDA).

Material e métodos

Área experimental e material vegetal

Os testes de germinação e a mensuração do comprimento de raízes e da parte aérea foram realizados no Laboratório de Interações Vegetais (LIVE) da Universidade Federal do Espírito Santo (UFES), localizado no município de Vitória, Espírito Santo. As análises fisiológicas, incluindo a determinação de proteínas solúveis, da atividade de enzimas antioxidantes e do teor de malondialdeído (MDA), foram conduzidas no Laboratório de Desenvolvimento de Bioprodutos do Instituto Federal do Espírito Santo (IFES), *Campus Vila Velha*, Espírito Santo.

Para a condução dos experimentos, foram utilizadas sementes de *S. lycopersicum* da marca comercial *Topseed*, adquiridas em estabelecimento comercial localizado no município de João Neiva (ES). De acordo com as informações fornecidas pelo fabricante, o lote apresenta pureza de 99%, sendo considerado adequado para a realização dos testes.

Técnicas de *priming*, germinação e indução ao estresse salino

As sementes de *S. lycopersicum* foram submetidas a diferentes técnicas de *priming*: osmopriming, halopriming e quimiopriming. No osmopriming, utilizou-se polietilenoglicol (PEG 6000) como agente osmótico, em soluções com potenciais de -0,4 e -0,8 MPa, nas quais as sementes permaneceram imersas por 24 h (Pallaoro *et al.*, 2016). O halopriming foi realizado com nitrato de potássio (KNO_3) nas concentrações de 25 e 50 mM, mantendo-se as sementes em solução por 24 h (Nawaz *et al.*, 2011). Para o quimiopriming, empregou-se nitroprussiato de sódio (SNP) nas concentrações de 0,1 e 0,2 mM, com tempo de exposição de 12 h (Ali *et al.*, 2017). Durante os tratamentos, as sementes foram dispostas em placas de Petri forradas com papel Germitest®, mantidas em câmara tipo BOD (*Biochemical Oxygen Demand*) a 25 °C e iluminação contínua (24h de luz), a fim de permitir a ocorrência das fases I (embebição) e II (ativação metabólica) da germinação.

Antes do início da fase III da germinação (protrusão da radícula), as sementes foram submetidas à secagem superficial em papel toalha, à temperatura ambiente, sendo, em seguida, utilizadas nos testes de germinação sob estresse salino. Para tanto, foram dispostas em placas de Petri forradas com papel Germitest® previamente umedecido com solução salina de cloreto de sódio (NaCl) na concentração de 100 mM (Iraddock *et al.*, 2024), utilizando-se volume equivalente a 2,5 vezes a massa do papel seco, conforme descrito por Ferreira; Borghetti (2005).

As placas foram mantidas em câmara de germinação tipo BOD (*Biochemical Oxygen Demand*) sob temperatura constante de 25 °C e iluminação contínua (24h de luz). O monitoramento da germinação foi realizado diariamente durante 14 dias, sendo consideradas germinadas as sementes que apresentaram protrusão da radícula igual ou superior a 2 mm, de acordo com os critérios estabelecidos por Ferreira e Borghetti (2005).

Parâmetros germinativos e morfológicos

A porcentagem de germinação (%G) foi determinada ao final do experimento, considerando a relação entre o número de sementes germinadas e o número total de sementes semeadas, conforme as Regras para Análise

de Sementes (Brasil, 2009), utilizando a fórmula $\%G = (NG / NS) \times 100$, em que NG corresponde ao número de sementes germinadas e NS ao número total de sementes semeadas.

O índice de velocidade de germinação (IVG) foi calculado segundo a metodologia proposta por Maguire (1962), por meio da equação $IVG = \sum (Gi / Ti)$, em que Gi representa o número de sementes germinadas em cada contagem e Ti o número de dias decorridos desde a semeadura, sendo utilizado como indicador de vigor das sementes.

Ao final do período experimental, as plântulas normais foram avaliadas quanto aos parâmetros morfológicos, sendo mensurados o comprimento da raiz primária e da parte aérea com auxílio de régua milimetrada, com os resultados expressos em centímetros (cm), conforme recomendações das Regras para Análise de Sementes (Brasil, 2009).

Análises fisiológicas

O teor de proteínas solúveis foi determinado pelo método colorimétrico de Bradford (1976), utilizando albumina de soro bovino (BSA) como padrão, com leituras realizadas em espectrofotômetro a 595 nm. Os resultados foram expressos em mg de proteína por grama de massa fresca.

A atividade das enzimas antioxidantes catalase (CAT) e peroxidase (POX) foi avaliada a partir de extratos enzimáticos obtidos de raízes de plântulas, conforme metodologias descritas por Aebi (1984), Hu *et al.* (2012) e Gulcin (2008), com adaptações. As leituras espectrofotométricas foram realizadas a 240 nm para CAT e a 420 nm para POX, sendo os resultados expressos como atividade específica em função do teor de proteínas solúveis.

O estresse oxidativo foi estimado por meio da quantificação do teor de malondialdeído (MDA), metabólito indicativo da peroxidação lipídica, de acordo com a metodologia descrita por Cakmak; Horst (1991). As leituras foram realizadas nos comprimentos de onda de 532 e 600 nm, e os resultados expressos em nmol mL⁻¹.

Delineamento experimental e análise estatística

O experimento foi conduzido em delineamento inteiramente casualizado (DIC), em esquema fatorial 6×1 , com quatro repetições por tratamento. Os tratamentos consistiram em: PEG a $-0,4$ MPa; PEG a $-0,8$ MPa; KNO_3 25 mM; KNO_3 50 mM; SNP 0,1 mM; e SNP 0,2 mM. Cada tratamento foi composto por quatro placas de Petri contendo 25 sementes cada, totalizando 100 sementes por tratamento. Adicionalmente, fora do arranjo fatorial, foram incluídos dois tratamentos controle: controle absoluto (água destilada) e controle salino (NaCl 100 mM). Ambos também foram constituídos por quatro placas contendo 25 sementes cada.

Os dados obtidos foram submetidos à análise de variância (ANOVA) e, quando significativo, as médias foram comparadas pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. As análises estatísticas foram realizadas utilizando o programa Sisvar, versão 5.6, conforme descrito por Ferreira (2011).

Resultados e discussão

Sob condição de estresse salino sem *priming*, as sementes de *S. lycopersicum* não apresentaram germinação ao longo do período experimental, inviabilizando o crescimento de plântulas e, conseqüentemente, a mensuração dos parâmetros morfológicos (Tabela 1; Figura 1B). Em contraste, no tratamento controle, 96% das sementes germinaram, com índice de velocidade de germinação (IVG) de 4,83, originando plântulas com raiz primária média de 1,76 cm, presença de raízes secundárias bem desenvolvidas e parte aérea de 0,63 cm (Tabela 1; Figura 1A). Esses resultados evidenciam o efeito severo da salinidade sobre as fases iniciais do desenvolvimento do tomateiro, confirmando a sensibilidade da espécie ao estresse salino durante a germinação.

Tabela 1. Porcentagem de germinação (%G), índice de velocidade de germinação (IVG) e comprimento médio da raiz e da parte aérea de sementes de *S. lycopersicum*

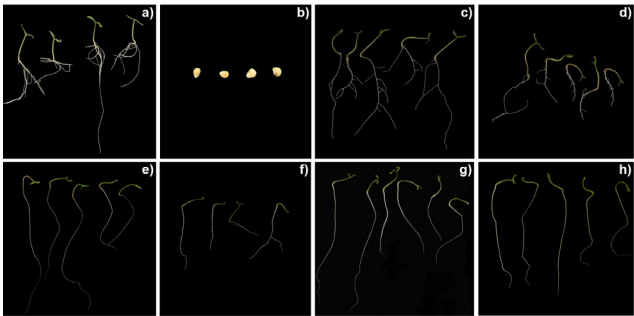
Tratamentos	%G	IVG	Raiz (cm)	Parte aérea (cm)
Controle	96% a	4,83 a	1,76 b	0,63 b
NaCl 100 mM	0% c	0,00 d	0,00 c	0,00 c
KNO ₃ 25 mM + NaCl 100 mM	56% b	1,77 c	4,86 a	0,74 a
KNO ₃ 50 mM + NaCl 100 mM	81% a	3,75 b	4,57 a	0,67 b
Coeficiente de Variação (%)	18,43	14,23	10,00	4,61

Porcentagem de germinação (%G), índice de velocidade de germinação (IVG) e comprimento médio da raiz e da parte aérea de sementes de *S. lycopersicum* submetidas aos seguintes tratamentos: controle; estresse salino sem *priming* (NaCl 100 mM); e halopriming com KNO₃, seguido de exposição ao estresse salino (KNO₃ 25 mM + NaCl 100 mM; KNO₃ 50 mM + NaCl 100 mM).

*Médias de tratamentos seguidas da mesma letra na coluna não diferem entre si pelo teste Tukey a 5% de probabilidade.

Fonte: autores.

Figura 1. Sementes e plântulas de *S. lycopersicum* após 14 dias de germinação



Sementes e plântulas de *S. lycopersicum* após 14 dias de germinação. (a) controle (b) sementes expostas ao estresse salino sem *priming* (NaCl 100 mM) e plântulas oriundas de sementes submetidas a tratamentos de *priming*, seguidos de exposição ao estresse salino (NaCl 100 mM) (c) KNO₃ 25 mM (d) KNO₃ 50 mM (e) PEG 6000 a -0,4 MPa (f) PEG 6000 a -0,8 MPa; (g) SNP 0,1 mM (h) SNP 0,2 mM.

Fonte: autores.

A completa inibição da germinação observada neste estudo corrobora resultados reportados por Hannachi; Van Labeke (2018) em *Solanum melongena* (beringela), nos quais a exposição ao NaCl promoveu redução significativa da porcentagem germinativa e prejuízos ao crescimento inicial das plântulas, com intensidade variável entre cultivares. Esses autores destacam que o estresse salino compromete o estabelecimento inicial das solanáceas, sobretudo nas fases dependentes da ativação metabólica da semente.

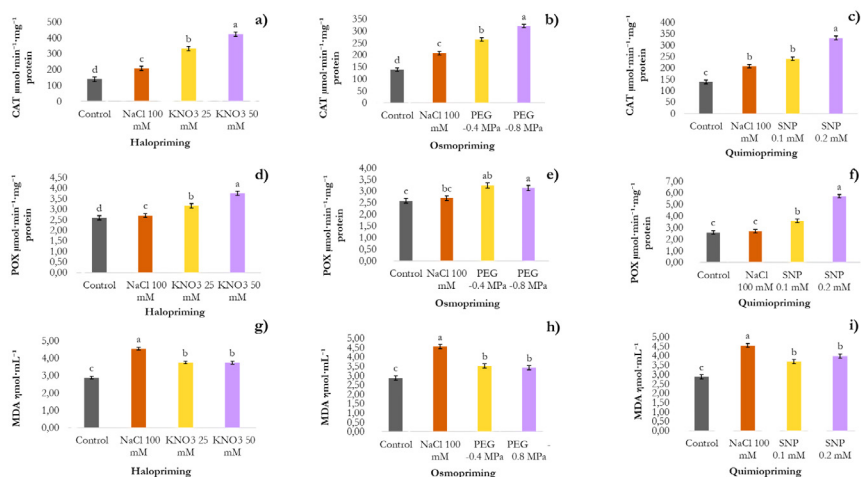
Do ponto de vista fisiológico, a germinação depende da ativação de enzimas hidrolíticas, especialmente a α -amilase, responsável pela degradação do amido armazenado no endosperma em açúcares simples, fundamentais para o fornecimento de energia ao crescimento do embrião e à protrusão da radícula (Weiss; Ori, 2007). Entretanto, sob estresse salino, o aumento na produção de espécies reativas de oxigênio (EROs) promove danos oxidativos às macromoléculas celulares, desorganizando o metabolismo e reduzindo a atividade dessas enzimas, o que limita a mobilização de reservas essenciais à germinação (Hasanuzzaman *et al.*, 2021; Uçarli, 2020).

A ausência de germinação observada pode ser atribuída à redução do potencial osmótico do meio externo, que dificulta a absorção de água durante a fase de embebição — etapa indispensável para a reativação metabólica das sementes (Munns, 2002; Munns *et al.*, 2020). Paralelamente, o acúmulo excessivo de íons Na^+ e Cl^- exerce efeitos tóxicos diretos sobre o embrião, comprometendo sua viabilidade e limitando o desenvolvimento inicial das plântulas (Daszkowska-Golec, 2011; El sabagh *et al.*, 2021).

Alterações fisiológicas foram observadas nas sementes submetidas ao estresse salino, indicando a ativação do sistema antioxidante. Houve aumento de aproximadamente 49% na atividade da CAT em relação ao controle, atingindo $207,94 \mu\text{mol}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{mg}^{-1}$ de proteína, enquanto a atividade da POX apresentou elevação de cerca de 4%, alcançando $2,70 \mu\text{mol}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{mg}^{-1}$ de proteína. Apesar da ativação do sistema antioxidante observada, os teores de MDA permaneceram elevados, atingindo $4,54 \text{ nmol}\cdot\text{mL}^{-1}$, valor aproximadamente 58% superior ao controle ($2,87 \text{ nmol}\cdot\text{mL}^{-1}$) (figura 2). resultados semelhantes foram relatados por Metwally (2023), em tomateiro, e por Mamedi *et al.* (2022), em sementes de quinoa, nos quais o estresse salino

promoveu aumento da atividade de enzimas antioxidantes, sem, contudo, impedir a ocorrência de danos oxidativos.

Figura 2. Atividade das enzimas antioxidantes CAT e POX e teor de MDA em raízes de plântulas de *S. lycopersicum*



Atividade das enzimas antioxidantes CAT e POX e teor de MDA em raízes de plântulas de *S. lycopersicum*, submetidas aos tratamentos controle, estresse salino sem priming (NaCl 100 mM) e priming seguido de exposição ao estresse salino. A atividade da CAT é apresentada em (a–c), da POX em (d–f) e o teor de MDA em (g–i). Os tratamentos de priming consistiram em KNO₃ (25 e 50 mM), PEG 6000 (–0,4 e –0,8 MPa) e SNP (0,1 e 0,2 mM)

Fonte: os autores.

A elevação do MDA indica intensificação da peroxidação lipídica, evidenciando que a resposta antioxidante não foi suficiente para conter o acúmulo excessivo de EROs. A salinidade favorece a formação de espécies como o ânion superóxido (O₂^{•-}), o peróxido de hidrogênio (H₂O₂) e o radical hidroxila (•OH), geradas principalmente em mitocôndrias, cloroplastos e peroxissomos, desencadeando estresse oxidativo (Liu, 2021). Embora o sistema antioxidante enzimático represente a principal linha de defesa celular (Liu, 2022; Rajput, 2021; Dumanović *et al.*, 2021), sua eficiência pode ser limitada quando a produção de EROs excede a capacidade de detoxificação.

No tratamento com halopriming utilizando 25 mM KNO₃, as sementes apresentaram 56% de germinação e índice de velocidade de germinação (IVG) de 1,77, valores significativamente superiores aos observados nas sementes expostas ao estresse salino sem tratamento, nas quais não houve germinação. O halopriming com 50 mM KNO₃ promoveu respostas germinativas mais próximas às observadas no tratamento controle, com 81% de germinação e IVG de 3,75 (Tabela 1; Figura 1C-D).

Os efeitos benéficos do halopriming com KNO₃ podem ser atribuídos à sua capacidade de ativar vias de sinalização associadas ao óxido nítrico (NO), bem como de estimular a atividade de enzimas hidrolíticas, incluindo amilases e proteases, favorecendo a mobilização de reservas de carboidratos e proteínas essenciais ao crescimento embrionário (Lara *et al.*, 2014; Charachimwe *et al.*, 2023; Rhaman, 2025). Adicionalmente, durante o halopriming, os íons K⁺ contribuem para a manutenção da homeostase osmótica celular, prevenindo perdas excessivas de água, enquanto os íons NO₃⁻ atuam como fonte de nitrogênio para rotas metabólicas vitais, sustentando a retomada metabólica sob estresse (Rehman *et al.*, 2024).

Sob a perspectiva hormonal, o halopriming com KNO₃ modula rotas de sinalização associadas à germinação ao promover a redução dos níveis de ácido abscísico (ABA) e o aumento do conteúdo de giberelinas (GA), resultando na diminuição da razão ABA/GA e favorecendo o início da germinação e o crescimento inicial, mesmo em condições adversas (Hernández *et al.*, 2021). Além disso, evidências recentes indicam que o tratamento com KNO₃ pode induzir uma forma de memória de estresse por meio de mecanismos epigenéticos, como alterações nos padrões de metilação do DNA e modificações em histonas, possibilitando respostas antioxidantes e metabólicas mais rápidas e eficientes em exposições subsequentes ao estresse (Ur Rehman *et al.*, 2024).

O halopriming com KNO₃ promoveu a recuperação do crescimento da parte aérea, da raiz primária e das raízes secundárias em plântulas oriundas de sementes tratadas e posteriormente submetidas à salinidade. As plântulas resultantes de sementes tratadas com 25 mM KNO₃ apresentaram comprimento radicular médio de 4,86 cm, e comprimento médio

da parte aérea de 0,74 cm (Tabela 1; Figura 1C). As plântulas resultantes de sementes tratadas com 50 mM KNO_3 exibiram comprimento radicular médio de 4,57 cm, e parte aérea média de 0,67 cm (Tabela 1; Figura 1D). Rehman *et al.* (2024) demonstraram, em *Zea mays*, que o halopriming com KNO_3 promoveu aumentos expressivos em parâmetros de crescimento, como comprimento da planta, área foliar e vigor das plântulas, quando comparado a sementes não tratadas sob condições salinas.

O tratamento com KNO_3 está associado à promoção do desenvolvimento do sistema radicular, aspecto fundamental para o estabelecimento inicial das plantas. Esse composto favorece o aumento do comprimento radicular, contribuindo para maior eficiência na absorção de água e nutrientes. Estudos conduzidos em diferentes espécies demonstram que o pré-tratamento com solução de 2,0% de KNO_3 pode promover incrementos de 20 a 27% no comprimento radicular, refletindo maior vigor inicial e maior potencial de crescimento vegetal (Dhillon *et al.*, 2021; Da Rocha *et al.*, 2025) (Dhillon *et al.*, 2021; Da Rocha *et al.*, 2025). Durante o halopriming, os íons NO_3^- e K^+ participam da síntese de aminoácidos e proteínas, reforçando a ativação metabólica e a organização estrutural das células (Akram *et al.*, 2025).

A atividade enzimática também apresentou incrementos expressivos. No halopriming com 25 mM KNO_3 , a atividade da CAT aumentou para 332,87 $\mu\text{mol}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{mg}^{-1}$ de proteína, correspondendo a um incremento de 60% em relação às sementes de *S. lycopersicum* sob estresse salino sem tratamento (207,94 $\mu\text{mol}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{mg}^{-1}$ de proteína). No tratamento com 50 mM KNO_3 , a atividade da CAT foi ainda mais elevada, atingindo 423,24 $\mu\text{mol}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{mg}^{-1}$ de proteína — valor 103% superior ao observado no estresse salino sem halopriming e 27% maior que o obtido com 25 mM KNO_3 (Figura 2A).

A POX também apresentou aumento de atividade. No halopriming com 25 mM KNO_3 , a atividade foi de 3,16 $\mu\text{mol}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{mg}^{-1}$ de proteína, representando acréscimo de 17% em relação ao estresse sem halopriming (2,70 $\mu\text{mol}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{mg}^{-1}$ de proteína). No tratamento com 50 mM KNO_3 , a atividade da POX atingiu 3,75 $\mu\text{mol}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{mg}^{-1}$ de proteína, correspondendo a aumentos de 38% e 18% em relação às sementes sem halopriming e àquelas tratadas com 25 mM KNO_3 , respectivamente (Figura 2B).

O teor de MDA apresentou redução significativa, indicando menor peroxidação lipídica e atenuação do estresse oxidativo. Foram observadas reduções de 21% ($3,75 \mu\text{mol}\cdot\text{mL}^{-1}$) e 18% ($3,74 \mu\text{mol}\cdot\text{mL}^{-1}$) nos tratamentos com 25 e 50 mM KNO_3 , respectivamente, em comparação às sementes expostas ao estresse salino sem halopriming (Figura 2C). Resultado semelhante foi reportado por Li *et al.* (2024), que verificaram que o *priming* em sementes com diferentes agentes, incluindo KNO_3 , reduziu significativamente os teores de MDA em plântulas de *Hibiscus cannabinus* submetidas ao estresse salino, refletindo menor peroxidação lipídica e maior integridade das membranas celulares, associadas à ativação do sistema antioxidante.

A aplicação do osmopriming com PEG 6000 promoveu recuperação moderada da germinação de sementes de *S. lycopersicum* sob estresse salino, com respostas dependentes do potencial osmótico utilizado. O tratamento com PEG 6000 a $-0,4$ MPa resultou em porcentagem de germinação de 14% e índice de velocidade de germinação (IVG) de 0,50 (Tabela 2; Figura 1E). Respostas mais favoráveis foram observadas no tratamento com PEG 6000 a $-0,8$ MPa, no qual a germinação atingiu 29%, com IVG de 1,00. (Tabela 2; Figura 1F). As plântulas formadas a partir de sementes tratadas com PEG 6000 a $-0,4$ MPa apresentaram comprimento médio da raiz primária de 6,61 cm, ausência de raízes secundárias e comprimento médio da parte aérea de 0,65 cm. No tratamento com PEG 6000 a $-0,8$ MPa, as plântulas apresentaram comprimento médio da raiz primária de 2,62 cm, com emissão de poucas raízes secundárias, e comprimento médio da parte aérea de 0,60 cm (Tabela 2; Figura 1E–F). Esses resultados demonstram que o condicionamento osmótico em potencial mais negativo foi mais eficiente na indução de mecanismos de tolerância, favorecendo melhor crescimento e desenvolvimento da plântula.

Tabela 2. Porcentagem de germinação (%G), índice de velocidade de germinação (IVG) e comprimento médio da raiz e da parte aérea de sementes de *S. lycopersicum*

Tratamentos	%G	IVG	Raiz (cm)	Parte aérea (cm)
Controle	96% a	4,83 a	1,76 c	0,63 b
NaCl 100 mM	0% d	0,00 d	0,00 d	0,00 c
PEG 6000 -0,4 MPa + NaCl 100 mM	14% c	0,50 c	6,61 a	0,65 a
PEG 6000 -0,8 MPa + NaCl 100 mM	29% b	1,00 b	2,62 b	0,60 a
Coeficiente de Variação (%)	6,02	4,85	9,03	5,71

Porcentagem de germinação (%G), índice de velocidade de germinação (IVG) e comprimento médio da raiz e da parte aérea de sementes de *S. lycopersicum* submetidas aos seguintes tratamentos: controle, estresse salino sem *priming* (NaCl 100 mM), e osmopriming com PEG 6000, seguido de exposição ao estresse salino (PEG 6000 -0.4 MPa + NaCl 100 mM; PEG 6000 -0.8 MPa + NaCl 100 mM).

*Médias de tratamentos seguidas da mesma letra na coluna não diferem entre si pelo teste Tukey a 5% de probabilidade.

Fonte: os autores.

Habibi *et al.* (2025) observaram melhora significativa na germinação e no crescimento inicial de plântulas de *S. lycopersicum* cultivar ‘Micro-Tom’ sob estresse salino, quando as sementes foram submetidas ao *priming* osmótico com PEG 6000 a um potencial de -1,2 MPa. Esse tratamento resultou em maior vigor inicial das plântulas, associado à ativação do sistema antioxidante. A alteração na formação de raízes secundárias pode ser atribuída à ação do estresse salino sobre a sinalização hormonal, especialmente do ácido abscísico (ABA), reconhecido como regulador central das respostas ao estresse osmótico.

O aumento dos níveis de ABA sob salinidade inibe a emergência de raízes laterais por meio da modulação negativa da auxina nas regiões de iniciação radicular. Estudos demonstram que a aplicação exógena de ABA reproduz esse efeito, enquanto mutantes deficientes em sua biossíntese mantêm maior ramificação radicular, mesmo sob condições salinas (deak; malamy, 2005; Shkolnik-Inbar; Bar-Zvi, 2010). A salinidade também promove aumento do Ca²⁺ citosólico, ativando a via SOS3–SOS2–SOS1, essencial

para a manutenção da homeostase iônica frente ao excesso de Na^+ . A desregulação dessa via pode comprometer o crescimento radicular e, em situações extremas, suprimir completamente a formação de raízes laterais ou induzir crescimento agravitropo como mecanismo adaptativo a ambientes altamente salinos (Tracy *et al.*, 2008; Zhao *et al.*, 2010).

O efeito positivo do osmopriming foi acompanhado por alterações expressivas no sistema antioxidante. Foi observado aumento significativo da atividade da CAT nas plântulas oriundas de sementes submetidas ao tratamento com PEG. No potencial de $-0,4$ MPa, a atividade da enzima elevou-se em 14% ($265,01 \mu\text{mol}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{mg}^{-1}$ de proteína), e no tratamento com PEG a $-0,8$ MPa, o incremento foi ainda mais expressivo, alcançando 54% ($320,79 \mu\text{mol}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{mg}^{-1}$ de proteína) em relação às sementes expostas ao estresse salino sem osmopriming, sendo 21% superior à atividade observada no tratamento a $-0,4$ MPa (Figura 2D). A atividade da POX também foi estimulada pelo osmopriming. As plântulas provenientes de sementes tratadas com PEG a $-0,4$ MPa apresentaram aumento de 26% na atividade da enzima ($3,24 \mu\text{mol}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{mg}^{-1}$ de proteína) em comparação ao estresse salino sem osmopriming. No tratamento com PEG a $-0,8$ MPa, a atividade da POX também se elevou, com acréscimo de 16% ($3,14 \mu\text{mol}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{mg}^{-1}$ de proteína), evidenciando o envolvimento desta enzima no controle do estresse oxidativo (Figura 2E).

O fortalecimento do sistema antioxidante refletiu diretamente na redução dos danos oxidativos. O teor de MDA apresentou diminuição de 23% ($3,50 \eta\text{mol}\cdot\text{mL}^{-1}$) nas plântulas provenientes de sementes submetidas ao osmopriming com PEG a $-0,4$ MPa. De forma semelhante, o tratamento com PEG a $-0,8$ MPa promoveu redução de aproximadamente 25% ($3,42 \eta\text{mol}\cdot\text{mL}^{-1}$) em relação às sementes expostas ao estresse salino sem osmopriming. Esse resultado indica menor intensidade de peroxidação lipídica e evidencia maior estabilidade das membranas celulares nas plântulas oriundas de sementes osmocondicionadas (Figura 2F).

O efeito mitigador do osmopriming observado neste estudo corrobora os achados de Mamedí *et al.* (2022), que demonstraram que o tratamento osmótico de sementes de quinoa foi capaz de atenuar os efeitos deletérios

da salinidade, promovendo maior atividade do sistema antioxidante e redução dos níveis de MDA, o que se refletiu em maior vigor germinativo. De forma semelhante, Habibi *et al.* (2025) observaram que o *priming* osmótico de sementes de *S. lycopersicum* cultivar 'Micro-Tom' com PEG 6000 a um potencial osmótico de $-1,2$ MPa promoveu ativação significativa do sistema antioxidante sob estresse salino. As plântulas oriundas de sementes tratadas apresentaram aumento nas atividades das enzimas catalase e peroxidase, associado à redução dos níveis de MDA e do vazamento eletrolítico, indicando menor estresse oxidativo e maior integridade das membranas celulares em comparação às plantas não tratadas.

O quimioprimering com nitroprussiato de sódio (SNP) promoveu recuperação parcial da germinação de sementes de *S. lycopersicum* submetidas ao estresse salino, evidenciando o papel do óxido nítrico (NO) na modulação do metabolismo germinativo. A porcentagem de germinação atingiu 19% na concentração de 0,1 mM e 29% em 0,2 mM, valores superiores aos observados nas sementes expostas à salinidade sem tratamento, nas quais não ocorreu germinação (Tabela 3). O IVG apresentou comportamento semelhante, com valores de 0,36 e 0,34 para 0,1 e 0,2 mM, respectivamente, indicando que o quimioprimering favoreceu não apenas a retomada da germinação, mas também a dinâmica do processo germinativo (Tabela 3).

Tabela 3. Porcentagem de germinação (%G), índice de velocidade de germinação (IVG) e comprimento médio da raiz e da parte aérea de sementes de *S. lycopersicum*

Tratamentos	%G	IVG	Raiz (cm)	Parte aérea (cm)
Controle	96% a	4,83 a	1,76 c	0,63 ab
100 mM NaCl	0% d	0,00 c	0,00 d	0,00 d
0,1 mM SNP + NaCl 100 mM	19% c	0,36 b	4,20 b	0,53 b
0,2 mM SNP + NaCl 100 mM	29% b	0,34 b	6,84 a	0,68 a
Coefficiente de Variação (%)	11,50	9,54	13,80	10,66

Porcentagem de germinação (%G), índice de velocidade de germinação (IVG) e comprimento médio da raiz e da parte aérea de sementes de *S. lycopersicum* submetidas aos seguintes tratamentos: controle, estresse salino sem *priming* (NaCl 100 mM) e quimiopriming com SNP seguido de exposição ao estresse salino (SNP 0,1 mM + NaCl 100 mM; SNP 0,2 mM + NaCl 100 mM).

*Médias de tratamentos seguidas da mesma letra na coluna não diferem entre si pelo teste Tukey a 5% de probabilidade.

Fonte: os autores.

Durante a germinação, o NO atua em múltiplos níveis regulatórios, estimulando a atividade de enzimas hidrolíticas, como a α -amilase, favorecendo a mobilização de reservas e o fornecimento de açúcares solúveis ao metabolismo respiratório. Além disso, o NO modula o balanço hormonal, promovendo a redução dos níveis de ABA e estimulando a biossíntese e a sinalização de giberelinas (GA), o que acelera a protrusão da radícula mesmo sob condições salinas adversas (Zhang *et al.*, 2023).

Evidências diretas da participação do NO no controle da germinação foram obtidas em embriões de maçã, nos quais a aplicação do doador de NO SNAP promoveu aumento expressivo da germinação, efeito revertido pelo uso do sequestrador de NO cPTIO (Krasuska *et al.*, 2016). De forma semelhante, em *S. lycopersicum*, Correa-Aragunde *et al.* (2004) demonstraram que o bloqueio do NO com CPTIO eliminou completamente as respostas induzidas pelo SNP, confirmando que os efeitos observados não se devem ao cianeto liberado pela molécula, mas à atuação direta do NO como mensageiro fisiológico essencial.

As plântulas formadas apresentaram comprimento médio da raiz primária de 4,20 cm (0,1 mM) e 6,84 cm (0,2 mM), sem emissão de raízes laterais, e comprimento médio da parte aérea de 0,53 e 0,68 cm, respectivamente (Tabela 3). Apesar dos efeitos positivos sobre a germinação e o equilíbrio redox, as concentrações de 0,1 e 0,2 mM de SNP não foram suficientes para promover a formação de raízes laterais no presente estudo (Figura 1G-H). Embora o NO seja reconhecido como indutor da ramificação radicular em tomateiro, com máxima eficiência em torno de 0,2 mM (Correa-Aragunde *et al.*, 2004), sob estresse salino severo, o excesso de NO pode interferir negativamente no transporte polar de auxina e na expressão de genes da família PIN (PIN1, PIN3 e PIN7), essenciais à morfogênese radicular (Liu *et al.*, 2015).

O efeito positivo do quimioprímio nos parâmetros germinativos foi acompanhado por alterações significativas no metabolismo antioxidante. O tratamento com 0,1 mM de SNP promoveu aumento de 15% na atividade da CAT, atingindo $240,49 \mu\text{mol}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{mg}^{-1}$ de proteína, em comparação às sementes submetidas ao estresse salino sem quimioprímio. A atividade da POX também foi estimulada, apresentando incremento de 32%, com valor de $3,57 \mu\text{mol}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{mg}^{-1}$ de proteína (Figura 2G-H).

Respostas fisiológicas mais pronunciadas foram observadas na concentração de 0,2 mM de SNP. Nesse tratamento, a atividade da CAT elevou-se para $332,15 \mu\text{mol}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{mg}^{-1}$ de proteína, correspondendo a aumento de 60% em relação às sementes sob estresse salino sem quimioprímio e 38% superior ao observado em 0,1 mM. De forma semelhante, a atividade da POX apresentou incremento expressivo de 111%, alcançando $5,71 \mu\text{mol}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{mg}^{-1}$ de proteína, valor aproximadamente 60% superior ao registrado para a menor concentração (Figura 2G-H).

A intensificação da atividade do sistema antioxidante refletiu na atenuação dos danos oxidativos. Foi observada a redução nos teores de MDA nas sementes submetidas ao quimioprímio com SNP, com diminuição de 19% no tratamento com 0,1 mM ($3,68 \text{ nmol}\cdot\text{mL}^{-1}$) e de 12% na concentração de 0,2 mM ($3,99 \text{ nmol}\cdot\text{mL}^{-1}$), sem diferença estatística entre as doses, em comparação às sementes expostas exclusivamente ao estresse salino ($4,54 \text{ nmol}\cdot\text{mL}^{-1}$) (Figura 2I).

O NO exerce papel central na regulação da homeostase redox, induzindo precocemente a atividade de enzimas antioxidantes, como superóxido dismutase (SOD), CAT, POX e ascorbato peroxidase (APX), reduzindo o acúmulo de espécies reativas de oxigênio e, consequentemente, os níveis de MDA (Zhang *et al.*, 2023). Resultados consistentes foram reportados por Ali *et al.* (2017), que observaram aumento significativo da germinação e do vigor de plântulas de trigo tratadas com SNP sob salinidade, atribuídos à ativação coordenada do sistema antioxidante.

Os efeitos do SNP observados neste estudo reforçam o papel do óxido nítrico como molécula sinalizadora fina, cuja atuação depende fortemente da dose e da espécie. Em *Brassica juncea*, por exemplo, concentrações mais baixas de SNP (0,1 mM) favoreceram a germinação, enquanto doses mais elevadas apresentaram efeito inibitório (Rather *et al.*, 2020). Em contraste, no *S. lycopersicum*, o melhor desempenho fisiológico foi observado na concentração de 0,2 mM, evidenciando a especificidade da resposta ao NO.

Conclusão

O estresse salino comprometeu a germinação, o crescimento inicial e a homeostase redox de *S. lycopersicum*. Embora todos os tratamentos de *priming* tenham promovido a ativação do sistema antioxidante, o halopriming com KNO³ destacou-se como o mais eficaz sob condições salinas, por restabelecer a germinação, o vigor e o crescimento das plântulas a patamares equivalentes aos do controle, além de mitigar os danos oxidativos.

Referências

- AEBI, H. Catalase in vitro. **Methods in Enzymology**, [S. l.], v. 105, p. 121–126, 1984. Disponível em: [https://doi.org/10.1016/S0076-6879\(84\)05016-3](https://doi.org/10.1016/S0076-6879(84)05016-3). Acesso em: 02 jun. 2026.
- AKRAM, S.; KHAN, A. R.; JUNAID, J. A. A multivariate analysis of seed priming agents and dosage on germination performance, seedling growth and biochemical profiling in tomato. **Scientific Reports**, [S. l.], v. 15, p. 22991, 2025. DOI: 10.1038/s41598-025-04548-6. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s41598-025-04548-6>. Acesso em: 02 jun. 2026.

ALI, Q.; DAUD, M. K.; HAIDER, M. Z.; ALI, S.; RIZWAN, M.; ASLAM, N.; NOMAN, A.; IQBAL, N.; SHAHZAD, F.; DEEBA, F.; ALI, I.; ZHU, S. J. Seed priming by sodium nitroprusside improves salt tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.) by enhancing physiological and biochemical parameters. **Plant Physiology and Biochemistry**, [S. l.], v. 119, p. 50–58, 2017. DOI: 10.1016/j.plaphy.2017.08.010. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2017.08.010>. Acesso em: 02 jun. 2026.

ASHRAF, M.; SHAHZAD, S. M.; IMTIAZ, M.; RIZWAN, M. S. Salinity effects on nitrogen metabolism in plants – focusing on the activities of nitrogen metabolizing enzymes: a review. **Journal of Plant Nutrition**, [S. l.], v. 41, n. 8, p. 1065–1081, 2018. DOI: 10.1080/01904167.2018.1431670. Disponível em: <https://doi.org/10.1080/01904167.2018.1431670>. Acesso em: 02 jun. 2026.

BANERJEE, A.; ROYCHOUDHURY, A. Estresse abiótico, geração de espécies reativas de oxigênio e suas consequências: uma visão geral. In: SINGH, V. P.; SINGH, S.; TRIPATHI, D. K.; PRASAD, S. M.; CHAUHAN, D. K. (eds). **Espécies reativas de oxigênio em plantas**. Hoboken: Wiley, 2017. p. 23–50. Disponível em: <https://doi.org/10.1002/9781118884922.ch2>. Acesso em: 02 jun. 2026.

BHATLA, S. C.; KATHPALIA, R. Seed dormancy and germination. In: **Plant Physiology, Development and Metabolism**. Singapore: Springer, 2023. p. 625–640. Disponível em: https://doi.org/10.1007/978-981-19-2240-7_14. Acesso em: 02 jun. 2026.

BRADFORD, M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein–dye binding. **Analytical Biochemistry**, [S. l.], v. 72, p. 248–254, 1976. DOI: 10.1016/0003-2697(76)90527-3. Disponível em: [https://doi.org/10.1016/0003-2697\(76\)90527-3](https://doi.org/10.1016/0003-2697(76)90527-3). Acesso em: 02 jun. 2026.

BRASIL. Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. **Regras para análise de sementes**. Brasília: MAPA/ACS, 2009. ISBN 978-85-99851-70-8. Disponível em: <https://www.gov.br/agricultura/pt-br/assuntos/laboratorios/regras-para-analise-de-sementes>. Acesso em: 02 jun. 2026.

CAKMAK, I.; HORST, W. J. Effect of aluminum on lipid peroxidation, superoxide dismutase, catalase and peroxidase activities in root tips of soybean (*Glycine max*). **Physiologia Plantarum**, [S. l.], v. 83, p. 463–468, 1991. DOI: 10.1111/j.1399-3054.1991.tb00121.x. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1991.tb00121.x>. Acesso em: 02 jun. 2026.

CHARACHIMWE, R. R.; CHANDIPOSHA, M.; MANJERU, P. The effect of seed priming to improve germination parameters and early growth of chickpea (*Cicer arietinum* L.). **International Journal of Agronomy**, [S. l.], v. 2023, p. 1178679, 2023. DOI: 10.1155/2023/1178679. Disponível em: <https://doi.org/10.1155/2023/1178679>. Acesso em: 02 jun. 2026.

CORREA ARAGUNDE, N.; GRAZIANO, M.; LAMATTINA, L. Nitric oxide plays a central role in determining lateral root development in tomato. **Planta**, [S. l.], v. 218, p. 900–905, 2004. DOI: 10.1007/s00425-003-1172-7. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s00425-003-1172-7>. Acesso em: 02 jun. 2026.

DA ROCHA, L. G.; RAU, B. A.; DA SILVA, D. M.; DE ARAÚJO, R. M.; MASETTO, T. E. Potassium nitrate (KNO³) seed priming enhances soybean seed performance. **Scientific Reports**, [S. l.], v. 15, p. 33640, 2025. DOI: 10.1038/s41598-025-11498-6. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s41598-025-11498-6>. Acesso em: 02 jun. 2026.

DASZKOWSKA-GOLEC, A. Seed germination of *Arabidopsis* under abiotic stress as a concert of action of phytohormones. **OMICS: Journal of Integrative Biology**, [S. l.], v. 15, n. 11, p. 763–774, 2011. DOI: 10.1089/omi.2011.0082. Disponível em: <https://doi.org/10.1089/omi.2011.0082>. Acesso em: 02 jun. 2026.

DEAK, K. I.; MALAMY, J. Osmotic regulation of root system architecture. **Plant Journal**, [S. l.], v. 43, n. 1, p. 17–28, 2005. DOI: 10.1111/j.1365-313X.2005.02481.x. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2005.02481.x>. Acesso em: 02 jun. 2026.

DHILLON, B. S.; KUMAR, V.; SAGWAL, P.; KAUR, N.; SINGH MANGAT, G.; SINGH, S. Seed priming with potassium nitrate and gibberellic acid enhances the performance of dry direct-seeded rice (*Oryza sativa* L.) in North-Western India. **Agronomy**, [S. l.], v. 11, n. 5, p. 849, 2021. DOI: 10.3390/agronomy11050849. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/agronomy11050849>. Acesso em: 02 jun. 2026.

DUMANOVIĆ, J.; NEPOVIMOVA, E.; NATIĆ, M.; KUČA, K.; JAČEVIĆ, V. The importance of reactive oxygen species and the antioxidant defense system in plants: a concise overview. **Frontiers in Plant Science**, [S. l.], v. 11, p. 552969, 2021. DOI: 10.3389/fpls.2020.552969. Disponível em: <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.552969>. Acesso em: 02 jun. 2026.

EL SABAGH, A.; ISLAM, M. S.; SKALICKY, M.; RAZA, M. A.; SINGH, K.; HOSSAIN, M. A.; HOSSAIN, A.; MAHBOOB, W.; IQBAL, M. A.; RATNANSEKERA, D.; SINGHAL, R. K.; AHMED, S.; KUMARI, A.; WASAYA, A.; SYTAR, O.; BRESTIC, M.; ÇIÇ, F.; ERMAN, M.; HABIB UR RAHMAN, M.; ULLAH, N.; ARSHAD, A. Salinity stress in wheat (*Triticum aestivum* L.) in changing climates: adaptation and management strategies. **Frontiers in Agronomy**, [S. l.], v. 3, p. 661932, 2021. DOI: 10.3389/fagro.2021.661932. Disponível em: <https://doi.org/10.3389/fagro.2021.661932>. Acesso em: 02 jun. 2026.

FERREIRA, A. G.; BORGHETTI, F. **Germinação**: do básico ao aplicado. Porto Alegre: Artmed, 2005.

FERREIRA, D. F. Sisvar: a computer statistical analysis system. **Ciência e Agrotecnologia**, [S. l.], v. 35, n. 6, p. 1039–1042, 2011. DOI: 10.1590/S1413-70542011000600001. Disponível em: <https://doi.org/10.1590/S1413-70542011000600001>. Acesso em: 02 jun. 2026.

FERREIRA, T. C.; MARIN, A. M. P. Priming em sementes: uma revisão bibliográfica concisa e atualizada. **Biofix Scientific Journal**, [S. l.], v. 7, n. 1, p. 27–36, 2022. DOI: 10.5380/biofix.v7i1.81337. Disponível em: <https://doi.org/10.5380/biofix.v7i1.81337>. Acesso em: 02 jun. 2026.

GULCIN, I. Antioxidant activity of food constituents: an overview. **Archives of Toxicology**, [S. l.], v. 82, n. 3, p. 345–391, 2008. DOI: 10.1007/s00204-007-0250-5. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s00204-007-0250-5>. Acesso em: 02 jun. 2026.

GUO, R.; SHI, L. X.; DING, X. M.; HU, Y. J.; TIAN, S. Y.; YAN, D. F.; SHAO, S. A.; GAO, Y. A.; LIU, R.; YANG, Y. F. Effects of saline and alkaline stress on germination, seedling growth, and ion balance in wheat seeds. **Agronomy Journal**, [S. l.], v. 102, n. 4, p. 1252–1260, 2010. DOI: 10.2134/agronj2009.0464. Disponível em: <https://doi.org/10.2134/agronj2009.0464>. Acesso em: 02 jun. 2026.

GÜRSOY, M. Seed priming for mitigating salinity stress effects in plants: a general review. **Agricultural Reviews**, [S. l.], v. 45, n. 2, p. 249–257, 2024. Disponível em: <https://epubs.icar.org.in/index.php/AR/article/view/143962>. Acesso em: 02 jun. 2026.

HABIBI, N.; ARYAN, S.; SEDIQI, N.; TERADA, N.; SANADA, A.; KAMATA, A.; KOSHIO, K. Enhancing salt tolerance in tomato plants through PEG6000 seed priming: inducing antioxidant activity and mitigating oxidative stress. **Plants**, [S. l.], v. 14, n. 9, p. 1296, 2025. DOI: 10.3390/plants14091296. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/plants14091296>. Acesso em: 02 jun. 2026.

HANNACHI, S.; VAN LABEKE, M. C. Salt stress affects germination, seedling growth and physiological responses differentially in eggplant cultivars (*Solanum melongena* L.). **Scientia Horticulturae**, [S. l.], v. 228, p. 56–65, 2018. DOI: 10.1016/j.scienta.2017.10.031. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2017.10.031>. Acesso em: 02 jun. 2026.

HERNÁNDEZ, J. A.; DÍAZ-VIVANCOS, P.; ACOSTA-MOTOS, J. R.; BARBA-ESPÍN, G. Potassium nitrate treatment is associated with modulation of seed water uptake, antioxidative metabolism and phytohormone levels of pea seedlings. **Seeds**, [S. l.], v. 1, p. 5–15, 2021. DOI: 10.3390/seeds1010005. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/seeds1010005>. Acesso em: 02 jun. 2026.

HU, X.; ZHANG, A.; ZHANG, J.; JIANG, M. Absciscic acid is a key inducer of hydrogen peroxide production in leaves of maize plants exposed to drought stress. **Plant and Cell Physiology**, [S. l.], v. 53, n. 11, p. 1902–1913, 2012. DOI: 10.1093/pcp/pcs140. Disponível em: <https://doi.org/10.1093/pcp/pcs140>. Acesso em: 02 jun. 2026.

IBGE – INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. **Tomate**: produção agropecuária. Rio de Janeiro: IBGE, 2025. Disponível em: <https://www.ibge.gov.br/>. Acesso em: 02 jun. 2026.

IRADUKUNDA, M.; VAN IERSEL, M. W.; SEYMOUR, L.; LU, G.; FERRAREZI, R. S. Automated imaging to evaluate the exogenous gibberellin (GA₃) impact on seedlings from salt-stressed lettuce seeds. **Sensors**, [S. l.], v. 24, n. 13, p. 4228, 2024. DOI: 10.3390/s24134228. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/s24134228>. Acesso em: 02 jun. 2026.

KAUSHAL, S. S.; LIKENS, G. E.; MAYER, P. M.; SHATKAY, R. R.; SHELTON, S. A.; GRANT, S. B.; UTZ, R. M.; YACULAK, A. M.; MAAS, C. M.; REIMER, J. E.; BHIDE, S. V.; MALIN, J. T.; RIPPY, M. A. The anthropogenic salt cycle. **Nature Reviews Earth & Environment**, [S. l.], v. 4, p. 770–784, 2023. DOI: 10.1038/s43017-023-00461-4. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s43017-023-00461-4>. Acesso em: 02 jun. 2026.

KRASUSKA, U.; CIACKA, K.; ORZECZOWSKI, S.; FETTKE, J.; BOGATEK, R.; GNIAZDOWSKA, A. Modification of endogenous nitric oxide level influences the dormancy of apple embryos through alterations in protein nitration and biotinylation patterns. **Planta**, [S. l.], v. 244, p. 877–891, 2016. DOI: 10.1007/s00425-016-2543-1. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s00425-016-2543-1>. Acesso em: 02 jun. 2026.

KUMAR, M.; CHANDRAN, D.; TOMAR, M.; BHUYAN, D. J.; GRASSO, S.; GOMES ALMEIDA SÂ, A.; MATTAR CARCIOFI, B. A.; RADHA; DHUMAL, S.; SINGH, S.; MARISENNAYYA SENAPATHY; CHANGAN, S.; DEY, A.; PANDISELVAM, R.; MAHATO, D. K.; AMAROWICZ, R.; RAJALINGAM, S.; VISHVANATHAN, M.; SALEENA, L. A. K. Valorization potential of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) seed: nutraceutical quality, food properties, safety aspects, and application as a health-promoting ingredient in foods. **Horticulturae**, [S. l.], v. 8, n. 3, p. 265, 2022. DOI: 10.3390/horticulturae8030265. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/horticulturae8030265>. Acesso em: 02 jun. 2026.

LARA, T. S.; LIRA, J. M. S.; RODRIGUES, A. C.; RAKOCEVIC, M.; ALVARENGA, A. A. Potassium nitrate priming affects the activity of nitrate reductase and antioxidant enzymes in tomato germination. **Journal of Agricultural Science**, [S. l.], v. 6, n. 2, p. 72–81, 2014. DOI: 10.5539/jas.v6n2p72. Disponível em: <https://doi.org/10.5539/jas.v6n2p72>. Acesso em: 02 jun. 2026.

LIU, C.; MAO, B.; YUAN, D.; CHU, C.; DUAN, M. Salt tolerance in rice: physiological responses and molecular mechanisms. **The Crop Journal**, [S. l.], v. 10, p. 13–25, 2022. DOI: 10.1016/j.cj.2021.03.005. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.cj.2021.03.005>. Acesso em: 02 jun. 2026.

LI, G.; WU, J.; KRONZUCKER, H. J.; LI, B.; SHI, W. Physiological and molecular mechanisms of plant-root responses to iron toxicity. **Journal of Plant Physiology**, [S. l.], v. 297, p. 154257, 2024. DOI: 10.1016/j.jplph.2024.154257. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2024.154257>. Acesso em: 02 jun. 2026.

LIU, W.; LI, R. J.; HAN, T. T.; CAI, W.; FU, Z. W.; LU, Y. T. Salt stress reduces root meristem size by nitric oxide-mediated modulation of auxin accumulation and signaling in Arabidopsis. **Plant Physiology**, [S. l.], v. 168, n. 1, p. 343–356, 2015. DOI: 10.1104/pp.15.00107. Disponível em: <https://doi.org/10.1104/pp.15.00107>. Acesso em: 02 jun. 2026.

MAGUIRE, J. D. Speed of germination—aid in selection and evaluation for seedling emergence and vigor. **Crop Science**, [S. l.], v. 2, n. 2, p. 176–177, 1962. DOI: 10.2135/cropsci1962.0011183X000200020033x. Disponível em: <https://doi.org/10.2135/cropsci1962.0011183X000200020033x>. Acesso em: 02 jun. 2026.

MAMEDI, A.; HOSSEINI, B.; SHABANI, F. Seed osmopriming with Ca²⁺ and K⁺ improves salt tolerance in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). **Plants**, [S. l.], v. 11, n. 10, p. 1319, 2022. DOI: 10.3390/plants11101319. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/plants11101319>. Acesso em: 02 jun. 2026.

MANONO, B. O. Effects of salinity on seed germination: mechanisms, impacts, and mitigation strategies. **Seeds**, [S. l.], v. 5, n. 1, p. 1, 2025. DOI: 10.3390/seeds5010001. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/seeds5010001>. Acesso em: 02 jun. 2026.

MANSOUR, M. M. F.; ALI, E. F.; SALAMA, K. H. A. Does seed priming play a role in regulating reactive oxygen species under saline conditions? In: HASANUZ-ZAMAN, M.; FOTOPOULOS, V.; NAHAR, K.; FUJITA, M. (eds). **Reactive oxygen, nitrogen and sulfur species in plants**. Hoboken: Wiley, 2019. p. 437–488. Disponível em: <https://doi.org/10.1002/9781119468671.ch18>. Acesso em: 02 jun. 2026.

METWALLY, R. A.; ABDELHAMEED, R. E. Impact of ridomil, bavistin and agrotate on arbuscular mycorrhizal fungi colonization, biochemical alterations and potassium content in cucumber plants. **Ecotoxicology**, [S. l.], v. 28, p. 487–498, 2019. DOI: 10.1007/s10646-019-02046-7. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s10646-019-02046-7>. Acesso em: 02 jun. 2026.

MUNNS, R. Comparative physiology of salt and water stress. **Plant, Cell and Environment**, [S. l.], v. 25, n. 2, p. 239–250, 2002. DOI: 10.1046/j.1365-3040.2002.00808.x. Disponível em: <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2002.00808.x>. Acesso em: 02 jun. 2026.

MUNNS, R.; PASSIOURA, J. B.; COLMER, T. D.; BYRT, C. S. Osmotic adjustment and energy limitations to plant growth in saline soil. **New Phytologist**, [S. l.], v. 225, p. 1091–1096, 2020. DOI: 10.1111/nph.16257. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/nph.16257>. Acesso em: 02 jun. 2026.

PRABHA, V. V.; DEEPAK, T. M. Comprehensive review on the physiological adaptations of tomato (*Solanum lycopersicum*) to drought stress. **Annual Research & Review in Biology**, [S. l.], v. 40, n. 5, p. 60–67, 2025. Disponível em: <https://journalarrb.com>. Acesso em: 02 jun. 2026.

RAJPUT, V. D.; HARISH; SINGH, R. K.; VERMA, K. K.; SHARMA, L.; QUIROZ-FIGUEROA, F. R.; MEENA, M.; GOUR, V. S.; MINKINA, T.; SUSHKOVA, S.; MANDZHIEVA, S. Recent developments in enzymatic antioxidant defence mechanism in plants with special reference to abiotic stress. **Biology**, [S. l.], v. 10, n. 4, p. 267, 2021. DOI: 10.3390/biology10040267. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/biology10040267>. Acesso em: 02 jun. 2026.

RATHER, B. A.; MIR, I. R.; MASOOD, A.; ANJUM, N. A.; KHAN, N. A. Nitric oxide pre-treatment advances seed germination and alleviates copper-induced photosynthetic inhibition in Indian mustard. **Plants**, [S. l.], v. 9, p. 776, 2020. DOI: 10.3390/plants9060776. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/plants9060776>. Acesso em: 02 jun. 2026.

REHMAN, B.; ZULFIQAR, A.; ATTIA, H.; SARDAR, R.; SALEH, M. A.; ALAMER, K. H. Seed priming with potassium nitrate can enhance salt stress tolerance in maize. **Phyton – International Journal of Experimental Botany**, [S. l.], v. 93, n. 8, p. 1819–1838, 2024. Disponível em: <https://www.techscience.com/phyton>. Acesso em: 02 jun. 2026.

RHAMAN, M. S. Seed priming before the sprout: revisiting an established technique for stress-resilient germination. **Seeds**, [S. l.], v. 4, n. 3, p. 29, 2025. DOI: 10.3390/seeds4030029. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/seeds4030029>. Acesso em: 02 jun. 2026.

RIFNA, E. J.; RAMANAN, K. R.; MAHENDRAN, R. Emerging technology applications for improving seed germination. **Trends in Food Science & Technology**, [S. l.], v. 86, p. 95–108, 2019. DOI: 10.1016/j.tifs.2019.02.007. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2019.02.007>. Acesso em: 02 jun. 2026.

RODRIGUES FILHO, J.; CORTE, V. B.; PERIN, I. T.; FREITAS, J. F. D.; WAICHERT, R. H.; SANTOS, C. R. D. Effects of iron on oxidative stress of Cecropia hololeuca and Carica papaya plants. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, [S. l.], v. 94, n. 3, 2022. Disponível em: <https://doi.org/10.1590/0001-376520220210350>. Acesso em: 02 jun. 2026.

SANTOS, M. C. A.; AROUCHA, E. M. M.; SOUZA, M. S.; SILVA, R. F.; SOUSA, P. A. Condicionamento osmótico de sementes. **Revista Caatinga**, [S. l.], v. 21, n. 2, p. 1–6, 2008. Disponível em: <https://periodicos.ufersa.edu.br/caatinga>. Acesso em: 02 jun. 2026.

SETH, R. An overview on impact of salinity stress in tomato under in vitro conditions. International **Journal of Current Microbiology and Applied Sciences**, [S. l.], v. 13, n. 11, p. 191–201, 2024. Disponível em: <https://www.ijcmas.com>. Acesso em: 02 jun. 2026.

SHKOLNIK-INBAR, D.; BAR-ZVI, D. ABI4 mediates abscisic acid and cytokinin inhibition of lateral root formation by reducing polar auxin transport in Arabidopsis. **The Plant Cell**, [S. l.], v. 22, n. 11, p. 3560–3573, 2010. DOI: 10.1105/tpc.110.078253. Disponível em: <https://doi.org/10.1105/tpc.110.078253>. Acesso em: 02 jun. 2026.

SHARMA, A.; SHARMA, P.; KUMAR, R.; SHARMA, V.; BHARDWAJ, R.; SHARMA, I. Role of reactive oxygen species in regulation of abiotic stress tolerance. In: **Abiotic stress and legumes**. Amsterdam: Elsevier, 2021. p. 217–243.

SINGH, N.; MAURYA, V.; GUPTA, K.; SHARMA, I.; SHARMA, A.; KUMAR, R. Salt stress and its eco-friendly management using biostimulants in grain legumes: a review. **Discover Agriculture**, [S. l.], v. 3, p. 13, 2025. Disponível em: <https://link.springer.com>. Acesso em: 02 jun. 2026.

STAVI, I.; THEVS, N.; PRIORI, S. Soil salinity and sodicity in drylands: a review of causes, effects, monitoring, and restoration measures. **Frontiers in Environmental Science**, [S. l.], v. 9, p. 712831, 2021. DOI: 10.3389/fenvs.2021.712831. Disponível em: <https://doi.org/10.3389/fenvs.2021.712831>. Acesso em: 02 jun. 2026.

STECKELBERG, R. M. B.; CONCEIÇÃO, E. C. From farm to industry: an overview of tomatoes, lycopene's health benefits, and the sustainable valorization of by-products. **Research, Society and Development**, [S. l.], v. 14, n. 2, e10214248276, 2025. Disponível em: <https://rsdjournal.org>. Acesso em: 02 jun. 2026.

SHER, A. et al. Methods of seed priming. In: HASANUZZAMAN, M. (ed.). **Priming and pretreatment of seeds and seedlings**. Singapore: Springer, 2019. p. 1–15.

TLAHIG, S.; BELLANI, L.; KARMOUS, I.; BARBIERI, F.; LOUMEREM, M.; MUCCIFORA, S. Response to salinity in legume species: an insight on the effects of salt stress during seed germination and seedling growth. **Chemistry & Biodiversity**, [S. l.], v. 18, n. 4, e2000917, 2021. DOI: 10.1002/cbdv.202000917. Disponível em: <https://doi.org/10.1002/cbdv.202000917>. Acesso em: 02 jun. 2026.

TRACY, F. E.; GILLHAM, M.; DODD, A. N.; WEBB, A. A.; TESTER, M. Alterações induzidas por NaCl no Ca²⁺ livre citosólico em *Arabidopsis thaliana* são heterogêneas e modificadas pela composição iônica externa. **Plant, Cell and Environment**, [S. l.], v. 31, p. 1063–1073, 2008.

UR REHMAN, M. M.; LIU, J.; NIJABAT, A.; ALSUDAYS, I. M.; SALEH, M. A.; ALAMER, K. H.; ATTIA, H.; ZIAF, K.; ZAMAN, Q.; AMJAD, M. Seed priming with potassium nitrate alleviates high-temperature stress by modulating growth and antioxidant potential in carrot seeds and seedlings. **BMC Plant Biology**, [S. l.], v. 24, p. 606, 2024. Disponível em: <https://doi.org/10.1186/s12870-024-04931-5>. Acesso em: 02 jun. 2026.

UÇARLI, C. Effects of salinity on seed germination and early seedling stage. In: FAHAD, S.; SAUD, S.; CHEN, Y.; WU, C.; WANG, D. (eds). **Abiotic stress in plants**. London: IntechOpen, 2020.

WEISS, D.; ORI, N. Mechanisms of cross talk between gibberellin and other hormones. **Plant Physiology**, [S. l.], v. 144, n. 3, p. 1240–1246, 2007. DOI: 10.1104/pp.107.099770. Disponível em: <https://doi.org/10.1104/pp.107.099770>. Acesso em: 02 jun. 2026.

ZHANG, Y.; WANG, R.; WANG, X.; ZHAO, C.; SHEN, H.; YANG, L. Nitric oxide regulates seed germination by integrating multiple signalling pathways. **International Journal of Molecular Sciences**, [S. l.], v. 24, n. 10, p. 9052, 2023. DOI: 10.3390/ijms24109052. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/ijms24109052>. Acesso em: 02 jun. 2026.

ZHAO, Y.; WANG, T.; ZHANG, W.; LI, X. SOS3 mediates lateral root development under low-salt stress through regulation of auxin redistribution in Arabidopsis. **New Phytologist**, [S. l.], v. 190, p. 1122–1134, 2010. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2010.03694.x. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03694.x>. Acesso em: 02 jun. 2026.

CAPÍTULO XVIII.

Sob o sol da mudança (climática): respostas ecofisiológicas de *Allagoptera arenaria* em cenários futuros na Restinga

Liliane Baldan Zani¹

Marcel Merlo Mendes²

Antelmo Ralph Falqueto³

Ian Drumond Duarte⁴

Luis Fernando Tavares de Menezes⁵

DOI: 10.52695/978-65-5456-195-2.18

Introdução

Os modelos climáticos globais predizem o aumento da temperatura média do ar e a ocorrência de eventos extremos por todo o planeta. Em algumas regiões, poderá ocorrer o aumento da frequência e do volume de

1 ID: <https://orcid.org/0000-0002-0428-5010>

2 ID: <https://orcid.org/0000-0003-4553-6792>

3 ID: <https://orcid.org/0000-0003-3146-1873>

4 ID: <https://orcid.org/0000-0003-3666-8902>

5 ID: <https://orcid.org/0000-0003-1854-2441>

chuvas, enquanto em outras serão observados períodos de seca prolongada (Knapp, 2002; Fischer *et al.*, 2013; Tollefson, 2020; IPCC, 2023). No Brasil, as previsões para as porções sul e sudeste da Mata Atlântica até 2100 indicam clima entre 2,5 °C e 3 °C mais quente e entre 25 % e 30 % mais chuvoso (RAN1, 2013). A temperatura e a precipitação estão entre os fatores ambientais mais importantes para o desenvolvimento das plantas, pois estão diretamente envolvidos na regulação dos processos biológicos e químicos e podem causar uma cascata de efeitos, desde o organismo individual até o ecossistema (Slot; Winter, 2017; Rodrigues *et al.*, 2025). Alguns dos principais impactos do aumento de temperatura já foram relatados nos processos de trocas gasosas das plantas (Han *et al.*, 2008; Flexas *et al.*, 2014; Lavinsky *et al.*, 2014; Hwang; Choo, 2017) e na fluorescência da clorofila *a* (Chen *et al.*, 2016; Lotfi *et al.*, 2018; Alemu, 2020; Bussotti *et al.*, 2020; Mendes *et al.*, 2025), contribuindo para a elevação ou diminuição da assimilação de CO₂ e para a inibição do fotossistema II (FSII). Além disso, alguns trabalhos têm demonstrado que alterações na precipitação têm interferências substanciais nas atividades fotossintéticas das plantas (Alemu, 2020), sendo que aumentos na frequência de chuva podem contribuir para a amenização dos efeitos da alta temperatura na fotossíntese (Lotfi *et al.*, 2018; Alemu, 2020).

Outros estudos têm demonstrado os efeitos das mudanças de temperatura e precipitação na fenologia (Zani *et al.*, 2023; Dal-Cól *et al.*, 2025; Verçosa *et al.*, 2025; Sol *et al.*, 2026), indicando que as plantas estão modificando seu ciclo de vida (Ferreira *et al.*, 2025; Menezes *et al.*, 2025; Silva *et al.*, 2025; Sol *et al.*, 2026), e na produção de biomassa vegetal (Lavinsky *et al.*, 2014; Volponi *et al.*, 2022; Ren *et al.*, 2024; Mendes *et al.*, 2025), afetando, principalmente, a disponibilidade e a eficiência do uso de recursos potencialmente limitantes ao crescimento (Zani *et al.*, 2023; Menezes *et al.*, 2025; Mendes *et al.*, 2025; Rodrigues *et al.*, 2025; Sol *et al.*, 2026). Por sua vez, estudos com precipitação adicional têm mostrado aumentos na produtividade das plantas (Hwang; Choo, 2017; Volponi *et al.*, 2022; Sol *et al.*, 2026).

Na Restinga, ecossistema associado à Mata Atlântica, as espécies já lidam com altas temperaturas atmosféricas e deficiência hídrica e nutricional do solo (Pereira; Menezes, 2023). Os efeitos das mudanças no clima

elevariam essas características a um ponto ainda mais extremo, levando as espécies a se aclimatarem e adaptarem-se ou a migrarem para outras regiões (Ferreira *et al.*, 2025). A palmeira *Allagoptera arenaria* (Gomes) Kuntze é uma espécie capaz de colonizar áreas abertas desse ambiente, apresentando altas taxas de recrutamento em solo nu (Menezes *et al.*, 2017; Morais, 2017; Zani *et al.*, 2023). Esse processo de ocupação de áreas abertas de Restinga, onde as plantas vencem as condições impróprias para o estabelecimento e desenvolvimento, ainda continua obscuro para a maioria das plantas que ocupam esse ambiente; mas já se sabe que *A. arenaria* desempenha importante papel no processo de sucessão ecológica na Restinga, atuando, principalmente, como planta facilitadora (Menezes *et al.*, 2017; Morais, 2017; Zani *et al.*, 2023). O entendimento de como essa espécie responderá às futuras condições climáticas contribuirá para a compreensão de como a vegetação de Restinga responderá às alterações de elevação da temperatura e pluviosidade.

O objetivo deste estudo é realizar uma revisão da literatura sobre as reações ecofisiológicas e reprodutivas de *A. arenaria* diante das mudanças climáticas no ecossistema de Restinga. A intenção é compilar as evidências científicas sobre os efeitos do aquecimento global e das variações nas precipitações sobre essa planta, analisando de que forma esses elementos, tanto separadamente quanto em conjunto, afetam sua adaptação e sobrevivência em áreas de Restinga.

Mudanças climáticas

As alterações climáticas referem-se à mudança no estado do clima, que pode ser identificada por modificações na média e/ou na variação das suas propriedades e que persistem durante um longo período de tempo (Knapp, 2002; Fischer *et al.*, 2013; Tollefson, 2020; IPCC, 2023). A mudança climática pode ocorrer tanto por meio de processos internos naturais quanto por forças externas, como modulações dos ciclos solares, erupções vulcânicas e mudanças antropogênicas persistentes na composição da atmosfera ou no uso da terra (Knapp, 2002; Fischer *et al.*, 2013; Tollefson, 2020; IPCC, 2023).

A velocidade com que as mudanças climáticas globais ocorrem atualmente são decorrentes do aquecimento global, em consequência da intensificação do efeito estufa (Tollefson, 2020). A concentração de dióxido de carbono (CO₂) no ar atmosférico tem aumentado nos últimos dois séculos, devido, principalmente, às emissões associadas à queima de combustíveis fósseis e à diminuição da cobertura florestal (RAN1, 2013; Tollefson, 2020; IPCC, 2023). Estudos mostram que, nos últimos 250 anos, a concentração de CO₂ na atmosfera aumentou de 290 para 379 partes por milhão (ppm), com a previsão de atingir níveis acima de 500 ppm em 2100.

Em consequência disso, tem sido observada uma elevação na temperatura média do ar, que já aumentou quase 0,8 °C desde a época pré-industrial. Os cenários climáticos futuros indicam que poderá ocorrer um aumento entre aproximadamente 2 °C a 5 °C até o final deste século (RAN1, 2013; Tollefson, 2020; IPCC, 2023). O aumento dos níveis atmosféricos de CO₂, além de ocasionar o aumento da temperatura do ar, está levando a mudanças no ciclo hidrológico, devido, principalmente, ao aumento do efeito estufa na atmosfera terrestre, fenômeno frequentemente referido como aquecimento global (Tollefson, 2020). As condições de clima futuro têm indicado, além do aumento de temperatura, alterações no regime de chuvas, com aumento na frequência de eventos climáticos extremos (IPCC, 2023).

Em setembro de 2013, o Painel Brasileiro de Mudanças Climáticas (PBMC) divulgou o primeiro relatório de avaliação nacional (RAN1), o mais completo diagnóstico já produzido sobre as tendências do clima futuro no Brasil. As previsões para as porções sul e sudeste da Mata Atlântica até 2040 apontam para o aumento relativamente baixo de temperatura, entre 0,5 e 1 °C, com intensificação nos padrões de chuva em torno de 5 % a 10 %. Por volta do século (2041–2070), continuam as tendências de aumento gradual de 1,5 a 2 °C na temperatura e de 15 % a 20 % nas chuvas, sendo que essas tendências se acentuam no final do século (2071–2100), com padrões de clima entre 2,5 e 3 °C mais quente e entre 25 % e 30 % mais chuvoso (RAN1, 2013).

Tradicionalmente, a temperatura do ar e a precipitação são consideradas indicadoras clássicas de mudanças no clima. Essas mudanças podem ter influência no meio ambiente, ainda que as tendências na precipitação

acumulada ou na temperatura média sejam anuais ou sazonais (Slot; Winter, 2017; Tollefson, 2020). A mudança climática poderá ocasionar impactos significativos e imprevisíveis sobre a dinâmica da maioria dos sistemas naturais, o que se traduz em desafios únicos para a avaliação e previsão de futuras interações em um ambiente alterado (Slot; Winter, 2017; Tollefson, 2020).

A temperatura na ecofisiologia das plantas

A temperatura constitui um importante fator abiótico determinante da distribuição, adaptação e produção das plantas, pois está intimamente ligada às taxas evaporativas da atmosfera (Hwang; Choo, 2017; Stirbet *et al.*, 2018; Alemu, 2020; Ferreira *et al.*, 2025; Mendes *et al.*, 2025). O metabolismo da planta é modificado quando submetido às elevadas temperaturas, proporcionando alterações na condutância estomática e da difusibilidade do mesófilo, inibindo a expansão foliar, promovendo a abscisão e o crescimento acentuado de raízes, devido ao efeito direto no potencial hídrico da planta (Hwang; Choo, 2017; Slot; Winter, 2017; Stirbet *et al.*, 2018; Alemu, 2020).

O aumento da temperatura do ar é uma das alterações climáticas globais cruciais que influencia as taxas fotossintéticas das plantas (Slot; Winter, 2017; Alemu, 2020). Assim, podem ocorrer reduções nas trocas gasosas com o aumento da temperatura da folha acima da temperatura ótima. Essas reduções são causadas principalmente pelo aumento na respiração e redução da condutância estomática em resposta ao alto déficit de pressão de vapor (DPV) (Alemu, 2020). A temperatura afeta a atividade de enzimas da fotossíntese e a cadeia do transporte de elétrons (Hwang; Choo, 2017; Stirbet *et al.*, 2018; Mendes *et al.*, 2025). Temperaturas elevadas, ainda, aumentam tanto a fotorrespiração quanto o DPV. A fotorrespiração tem efeito direto e o DPV efeito indireto na fotossíntese via o seu efeito no fechamento dos estômatos (Hwang; Choo, 2017; Stirbet *et al.*, 2018; Alemu, 2020; Mendes *et al.*, 2025).

Entre os diferentes fatores ambientais, a influência da temperatura na taxa fotossintética tem sido um foco de interesse nos últimos anos, por causa de suas profundas implicações no novo cenário climático. Muitos estudos abordam as respostas das variáveis de trocas gasosas em diferentes

espécies ao aumento de temperatura (Han *et al.*, 2008; Flexas *et al.*, 2014; Lavinsky *et al.*, 2014; Hwang; Choo, 2017). As medidas de trocas gasosas são significativas para determinar as taxas fotossintéticas, porém podem não ser eficientes para avaliar os efeitos deletérios nos cloroplastos. A avaliação da fluorescência da clorofila *a*, por sua vez, revela o nível de excitação da energia, que dirige a fotossíntese e fornece subsídios para estimar a inibição ou o dano no processo de transferência de elétrons do fotossistema II (FSII) (Stirbet *et al.*, 2018; Alemu, 2020; Mendes *et al.*, 2025).

Fatores climáticos, como a temperatura, também estão relacionados à ocorrência de fenofases em diferentes formações vegetais de regiões neotropicais (Zani *et al.*, 2023; Dal-Cól *et al.*, 2025; Ferreira *et al.*, 2025; Menezes *et al.*, 2025; Silva *et al.*, 2025; Verçoza *et al.*, 2025). Estudos indicam que o aquecimento do clima está ocasionando mudanças na fenologia das espécies, levando-as a modificar seu ciclo de vida em resposta às mudanças climáticas em curso (Zani *et al.*, 2023; Ferreira *et al.*, 2025; Sol *et al.*, 2026). Sabe-se que a temperatura é um dos fatores determinantes na fenologia das plantas (Zani *et al.*, 2023; Ferreira *et al.*, 2025; Sol *et al.*, 2026).

Altas temperaturas modulam negativamente o funcionamento do aparato fotossintético ao danificar as estruturas do FSII (Kalaji *et al.*, 2016; Stirbet *et al.*, 2018; Alemu, 2020; Mendes *et al.*, 2025). Temperaturas superiores ao nível ótimo para o crescimento da planta resultam na deterioração da estrutura e função das proteínas fotossintéticas, levando, consequentemente, a uma diminuição da eficiência da fotossíntese (Lavinsky *et al.*, 2014; Kalaji *et al.*, 2016; Hwang; Choo, 2017; Mendes *et al.*, 2025).

Alguns trabalhos têm relatado que a fluorescência da clorofila *a* é um método sensível para a detecção e quantificação de mudanças induzidas por altas temperaturas nas plantas (Lavinsky *et al.*, 2014; Kalaji *et al.*, 2016; Hwang; Choo, 2017; Lotfi *et al.*, 2018; Mendes *et al.*, 2025). Alterações de temperatura também influenciam a produção de biomassa vegetal e o crescimento dos organismos vegetais em ecossistemas terrestres (Mendes *et al.*, 2025). O aquecimento do ar tem impactos sobre a biomassa vegetal, aumentando ou diminuindo sua produção com o aumento de temperatura (Lavinsky *et al.*, 2014; Kalaji *et al.*, 2016; Hwang; Choo, 2017).

Relações hídricas na ecofisiologia das plantas

A água é o principal constituinte dos vegetais, representando 50 % da produção da massa fresca nas plantas lenhosas e cerca de 80 a 95 % nas plantas herbáceas. É indispensável para o bom funcionamento no transporte de solutos e gases, como reagente no metabolismo vegetal e estrutura dos órgãos e essencial para o crescimento da planta (Taiz; Zeiger, 2017). O conteúdo de água na planta é o resultado do balanço das taxas de absorção e de perda de água (transpiração). A transpiração é proporcional ao déficit de pressão de vapor de água na atmosfera, e o seu controle é feito pelo fechamento estomático, que é o único processo no sistema solo-planta-atmosfera que possui essa resposta instantânea.

Porém, como tal controle está diretamente associado ao suprimento de CO₂ na folha, a condutância estomática deve variar ao longo do tempo, de forma a haver um mínimo de perdas de água para uma máxima assimilação de CO₂ (Li *et al.*, 2022; Driesen *et al.*, 2023). Quanto às relações hídricas e trocas gasosas, sabe-se que o influxo de CO₂ ocorre necessariamente através dos estômatos no processo fotossintético, ocorrendo também o efluxo de água, por meio da transpiração, sendo o movimento estomático o principal mecanismo de controle das trocas gasosas nas plantas superiores. Dessa forma, a disponibilidade hídrica no solo pode causar fechamento estomático, limitando a condutância estomática e a transpiração, o que reduz, consequentemente, a taxa de fotossíntese (Li *et al.*, 2022; Driesen *et al.*, 2023).

Em condições de precipitação ótima, os estômatos se abrem, há adequada disponibilidade de nutrientes e, consequentemente, alta taxa fotossintética (Li *et al.*, 2022; Driesen *et al.*, 2023). Quando há disponibilidade de água no solo, está se movimenta por difusão do solo para a planta e da planta para a atmosfera, no sistema contínuo solo-planta-atmosfera (Taiz; Zeiger, 2017). Com isso, é capaz de manter a temperatura foliar abaixo de 45 °C por meio de esfriamento evaporativo, mesmo em ambientes com temperaturas elevadas (Taiz; Zeiger, 2017). A restrição da perda de água por meio do fechamento dos estômatos e o aumento da aquisição de água através do sistema radicular são mecanismos importantes para

manter uma turgescência positiva, o crescimento e a sobrevivência da planta (Li *et al.*, 2022; Driesen *et al.*, 2023). Pangle *et al.* (2012), em trabalho com irrigação, constataram que a diminuição da precipitação reduziu a fotossíntese das plantas, enquanto o aumento da precipitação aumentou a transpiração.

A água é o fator ambiental mais relevante para o desenvolvimento das plantas, de modo que seu excesso ocasiona sérios prejuízos, podendo afetar a aeração na zona radicular e a lixiviação dos nutrientes, enquanto sua falta pode inibir o crescimento da planta e afetar o metabolismo fisiológico (Kalaji *et al.*, 2016; Gripp *et al.*, 2020). Alguns trabalhos, contudo, têm demonstrado que a produção de biomassa vegetal responde positivamente ao aumento de precipitação (Spence *et al.*, 2016; Gripp *et al.*, 2020; Zani *et al.*, 2023).

A disponibilidade de água é um fator que desempenha papel crucial no crescimento das plantas e depende significativamente da precipitação da região onde está localizada. Em geral, as alterações nas taxas de precipitação e evapotranspiração modificam a produtividade e as funções do ecossistema (Silva *et al.*, 2016; Gripp *et al.*, 2020). A precipitação pode ter um papel fundamental em algumas comunidades vegetais (Silva *et al.*, 2016; Gripp *et al.*, 2020; Zani *et al.*, 2023; Menezes *et al.*, 2025), e as mudanças em seus padrões modificam o ciclo das atividades fenológicas das plantas (Zani *et al.*, 2023; Dal-Cól *et al.*, 2025; Ferreira *et al.*, 2025; Menezes *et al.*, 2025; Silva *et al.*, 2025; Verçoza *et al.*, 2025).

Sob o sol e a areia: fatores limitantes e estratégias de sobrevivência nas formações vegetais de Restinga

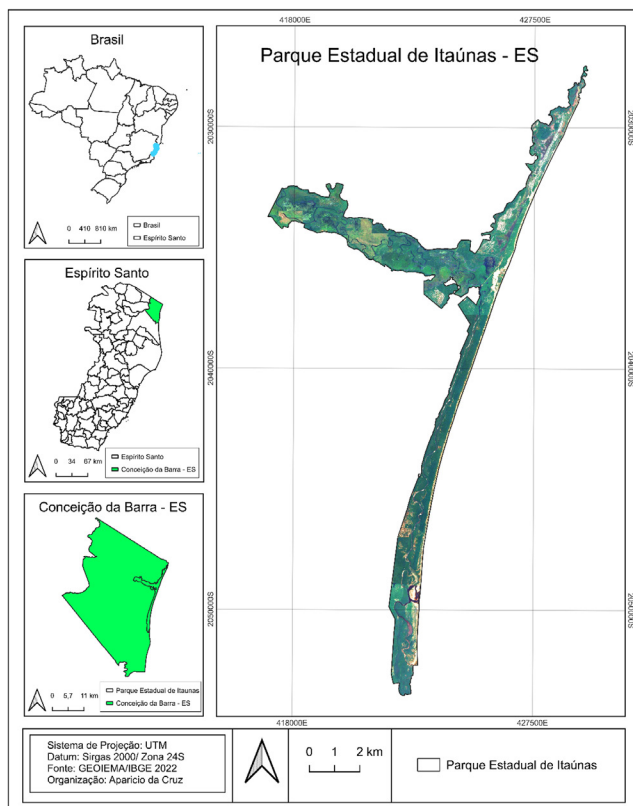
A Restinga é um ecossistema associado à Mata Atlântica que ocorrem por todo o litoral brasileiro em diferentes faixas de extensões (Pereira; Menezes, 2023). Sua origem está ligada às sucessivas deposições de cordões arenosos paralelos ao mar (Pereira; Menezes, 2023; Ferreira *et al.*, 2025; Menezes *et al.*, 2025). Sobre esses sedimentos, está estabelecido um conjunto de formações vegetais, que variam desde estrutura herbácea até florestal (Pereira; Menezes, 2023; Ferreira *et al.*, 2025; Menezes

et al., 2025). As formações de Restinga estão submetidas a uma complexidade de fatores ambientais que, muitas vezes, são limitantes para a sobrevivência das plantas, tais como salinidade, dessecação, oligotrofia, soterramento, inundações, alta temperatura do ar e do solo, alta radiação solar e grande amplitude térmica diária (Pereira; Menezes, 2023; Ferreira *et al.*, 2025). Por todos esses fatores, a Restinga é caracterizada ecofisiologicamente como ambientes de estresse (Silva *et al.*, 2016; Pereira; Menezes, 2023; Ferreira *et al.*, 2025; Silva *et al.*, 2025) e a compreensão sobre os aspectos ecofisiológicos das plantas, tais como estabelecimento, desenvolvimento e crescimento, são fundamentais para o entendimento dos desafios que as espécies ocorrentes nos ambientes de Restinga irão enfrentar frente às mudanças climáticas.

Um exemplo desse ecossistema é a área de Restinga no Parque Estadual de Itaúnas (PEI), município de Conceição da Barra, Espírito Santo. O PEI possui área aproximada de 3.481 ha, é constituído por mata de tabuleiro, dunas, ambientes estuarinos de mangues, um trecho significativo do rio Itaúnas, área representativa de alagados, e diferentes fisionomias de Restinga, que variam de formações herbáceas, passando por formações arbustivas, chegando a formações florestais (IEMA, 2026)⁶ (Figura 1). A formação vegetal de Restinga estudada é do tipo arbustiva aberta não inundada, caracterizada por vegetação em forma de moitas entrelaçadas por espaços desnudos ou com vegetação esparsa de até 1 m de altura (Pereira; Menezes, 2023).

6 IEMA – INSTITUTO ESTADUAL DE MEIO AMBIENTE E RECURSOS HÍDRICOS DO ESPÍRITO SANTO. 2017. Disponível em: <https://iema.es.gov.br/>. Acesso em: 17 fev. 2026.

Figura 1: Localização do Parque Estadual de Itaúnas, no município de Conceição da Barra, Espírito Santo, Brasil



Fonte: os autores.

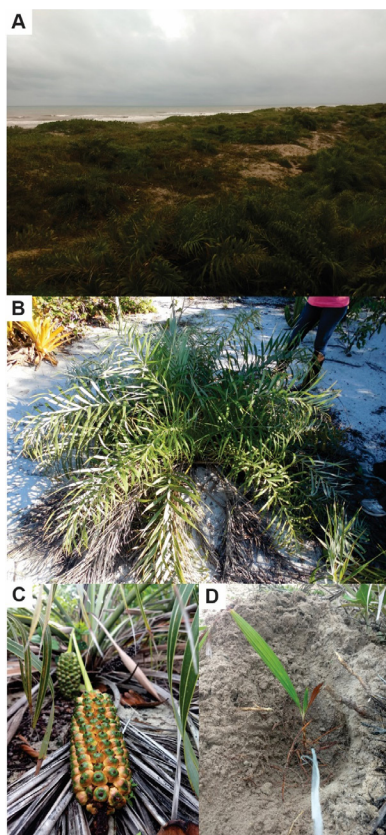
***Allagoptera arenaria*: uma espécie chave para a Restinga**

No ambiente de Restinga, destaca-se *Allagoptera arenaria* (Gomes) Kuntze, uma palmeira endêmica da região sudeste do Brasil, conhecida popularmente como Guriri, que pode ocorrer com indivíduos isolados ou com populações densas (Gessler *et al.*, 2008; Menezes *et al.*, 2017; Moraes; Martins, 2017; Zani *et al.*, 2023). Essa espécie é pioneira nesse ecossistema, sendo capaz de colonizar a areia nua, favorecendo a entrada de outras espécies na comunidade e desencadeando o processo de sucessão e for-

mação de ilhas vegetais (Scarano, 2002; Moraes; Martins, 2017; Zani *et al.*, 2023). Além de criar um microclima propício para a germinação e desenvolvimento de outras espécies, indicando seu papel como espécie facilitadora (Menezes *et al.*, 2017; Moraes; Martins, 2017), ela é a primeira a emergir após desmatamento ou incêndios, apresentando caule subterrâneo resistente à queimada, regenerando-se em poucos dias após a passagem do fogo (Menezes; Araújo, 2004). A senescência e queda constante das folhas secas de *A. arenaria* são fonte de matéria orgânica, aumentando a quantidade de nutrientes no solo, o que facilita a instalação e o crescimento de novas espécies vegetais, bem como a fonte de recursos alimentares para a manutenção da fauna de frugívoros na Restinga (Menezes; Araújo, 2004; Gessler *et al.*, 2008; Moraes; Martins, 2017; Zani *et al.*, 2023).

A palmeira *A. arenaria* é uma espécie subarborescente, com caules múltiplos ou simples, subterrâneos ou muito curtos, formando moitas densas (Scarano, 2002; Gessler *et al.*, 2008; Moraes; Martins, 2017). A floração e frutificação ocorrem várias vezes ao longo do ano, com mais intensidade nos meses de junho e julho (Zani *et al.*, 2023). As flores surgem agrupadas como uma espiga: as femininas se inserem na base e as masculinas logo acima. As flores masculinas abrem-se antes das femininas. Os frutos, geralmente com uma semente, apresentam coloração amarelo-alaranjada quando maduros (Sylvestre, 1989; Menezes *et al.*, 2017; Moraes; Martins, 2017; Zani *et al.*, 2023) (Figura 2).

Figura 2: (A) População de *A. arenaria* na Restinga de Guriri, município de São Mateus – ES, Brasil. Indivíduo de *A. arenaria* em formação arbustiva aberta na Restinga do Parque Estadual de Itaúnas, Conceição da Barra, ES, Brasil (B). Em destaque, a infrutescência (C) e planta jovem (D)



Fonte: os autores.

Alguns estudos com *A. arenaria* relataram a biologia reprodutiva, apresentando as características morfológicas do fruto em desenvolvimento (Sylvestre, 1989), a organização estrutural nas formações vegetais (Zani *et al.*, 2023), a predação de suas sementes por *Pachymerus nucleorum* (Grenha *et al.*, 2008), a capacidade de regeneração pós-fogo (Menezes; Araújo, 2004), a importância, em termos de biomassa, para a formação vegetal (Menezes *et al.*, 2017; Moraes; Martins, 2017; Zani *et al.*, 2023), a

quantificação dos nutrientes aportados no solo a partir da decomposição das folhas (Carvalho *et al.*, 2014), a anatomia foliar (Defaveri *et al.*, 2015), a fisiologia (Gesller *et al.*, 2008; Zani *et al.*, 2023) e a germinação de sementes (Menezes *et al.*, 2017).

Considerações finais

A espécie *A. arenaria* influi diretamente no funcionamento da Restinga e desempenha um importante papel nesse ambiente. Na Restinga, as condições de temperatura, disponibilidade hídrica e salinidade são limitantes para as espécies e as mudanças no clima podem levar essas condições a um ponto ainda mais extremo de sobrevivência nesse ambiente. Nesse sentido, estudos com *A. arenaria* são uma importante ferramenta para a compreensão do comportamento dessa espécie e dos desafios a se enfrentar com as mudanças climáticas.

Agradecimentos

Os autores agradecem o apoio financeiro fornecido pela FAPES, CAPES e CNPq e a assistência técnica de Aparício da Cruz, do Projeto Junta Verde do Instituto Coral Vivo. Agradecemos ao CNPq pela concessão de Bolsa de Produtividade em Pesquisa a Luis Menezes (Processo nº 303218/2024-O).

Referências

- BUSSOTTI, F.; GEROSA, G.; DIGRADO, A.; POLLASTRINI, M. Selection of chlorophyll fluorescence parameters as indicators of photosynthetic efficiency in large scale plant ecological studies. **Ecological Indicators**, [S. l.], v. 108, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105686>.
- CARVALHO, D. C.; PEREIRA, M. G.; MENEZES, L. F. T. Aporte de biomassa e nutrientes por *Allagoptera arenaria* na restinga da Marambaia, Rio de Janeiro, RJ. **Floresta**, [S. l.], v. 44, p. 349–358, 2014. DOI: <https://doi.org/10.5380/rf.v44i3.31343>.

CHEN, S.; YANG, J.; ZHANG, M.; STRASSER, R. J.; QIANG, S. Classification and characteristics of heat tolerance in *Ageratina adenophora* populations using fast chlorophyll a fluorescence rise O–J–I–P. **Environmental and Experimental Botany**, [S. l.], v. 122, p. 126–140, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2015.09.011>.

DAL-CÓL, A. C. S.; THOMAZ, L. D.; MENDES, M. M.; MENEZES, L. F. T. Fenologia e estrutura populacional de *Protium icicariba* (DC.) Marchand (Burseraceae) em um gradiente edáfico de Restinga no sudeste brasileiro. **Paubrasilia**, [S. l.], v. 8, supl., e212s, 2025. DOI: <https://doi.org/10.33447/paubrasilia.2025s.e0212s>.

DEFAVERI, A. C. A.; BARROS, C. F.; ARRUDA, R. C. O.; SIMAS, N. K.; SATO, A. *Allagoptera arenaria* (Arecaceae): leaf anatomy of a palm from the Brazilian shore. **Brittonia**, [S. l.], v. 67, p. 336–349, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12228-015-9382-x>.

DRIESEN, E.; DE PROFT, M.; SAEYS, W. Drought stress triggers alterations of adaxial and abaxial stomatal development in basil leaves increasing water-use efficiency. **Horticulture Research**, [S. l.], v. 10, uhad075, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1093/hr/uhad075>.

FISCHER, E. M.; BEYERLE, U.; KNUTTI, R. Robust spatially aggregated projections of climate extremes. **Nature Climate Change**, [S. l.], v. 3, n. 12, p. 1033–1038, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1038/nclimate2051>.

FLEXAS, J.; CARRICUÍ, M.; COOPMAN, R. E.; GAGO, J.; GALMÉS, J.; MARTORELL, S.; MORALES, F.; DIAZ-ESPEJO, A. Stomatal and mesophyll conductances to CO₂ in different plant groups: Underrated factors for predicting leaf photosynthesis responses to climate change? **Plant Science**, [S. l.], v. 226, p. 41–48, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2014.06.009>.

GESSLER, A.; NITSCHKE, R.; MATTOS, E. A.; ZALUAR, H. L. T.; SCARANO, F. R.; REN-NENBERG, H.; LÜTTGE, U. Comparison of the performance of three different ecophysiological life forms in a sandy coastal resting ecosystem of SE-Brazil: a nodulated N₂-fixing C₃-shrub (*Andira legalis* (Vell.) Toledo), a CAM-shrub (*Clusia hilariana* Schltdl.) and a tap root C₃-hemicryptophyte (*Allagoptera arenaria* (Gomes) O. Ktze.). **Trees**, [S. l.], v. 22, p. 105–119, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00468-007-0174-7>.

GRENHA, V.; MACEDO, M. V.; MONTEIRO, R. F. Predação de sementes de *Allagoptera arenaria* (Gomes) O'Kuntze (Arecaceae) por *Pachymerus nucleorum* Fabricius (Coleoptera, Chrysomelidae, Bruchinae). **Revista Brasileira de Entomologia**, [S. l.], v. 52, p. 50–56, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0085-56262008000100010>.

GRIPP, A. R.; TAVARES, L. A. F.; BRITO, L. S.; CALIMAN, A.; DIAS, A. T. C.; MATTOS, E. A.; VILLELA, D. M.; SILVA, A. P.; ESTEVES, F. A.; MARTINS, R. L. Precipitation deficits and high temperature increase leaf litterfall in open restinga vegetation, in Southern Brazil. **Oecologia Australis**, [S. l.], v. 24, p. 803–818, 2020. DOI: <https://doi.org/10.4257/oeco.2020.2404.05>.

HAN, Q.; KAWASAKI, T.; NAKANO, T.; CHIBA, Y. Leaf-age effects on seasonal variability in photosynthetic parameters and its relationships with leaf mass per area and leaf nitrogen concentration within crown. **Tree Physiology**, [S. l.], v. 28, n. 4, p. 551–558, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/28.4.551>.

HWANG, J. S.; CHOO, Y. S. Solute patterns and diurnal variation of photosynthesis and chlorophyll fluorescence in Korean coastal sand dune plants. **Photosynthetica**, [S. l.], v. 55, n. 1, p. 107–120, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11099-016-0232-8>.

IPCC. **Climate Change 2023**: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. [Core Writing Team: LEE, H.; ROMERO, J. (eds.)]. Geneva: IPCC, 2023. DOI: <https://doi.org/10.59327/IPCC/AR6-9789291691647>.

KALAJI, H. M.; JAJOO, A.; OUKARROUM, A.; BRESTIC, M.; ZIVCAK, M.; SAMBORSKA, I. A.; CETNER, M. D.; ŁUKASIK, I.; GOLTSEV, V.; LADLE, R. J. Chlorophyll a fluorescence as a tool to monitor physiological status of plants under abiotic stress conditions. **Acta Physiologiae Plantarum**, [S. l.], v. 38, 102, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11738-016-2113-y>.

KNAPP, A. K.; FAY, P. A.; BLAIR, J. M. et al. Rainfall Variability, Carbon Cycling, and Plant Species Diversity in a Mesic Grassland. **Science**, [S. l.], v. 298, n. 5601, p. 2202–2205, 2002. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.1076347>.

LAVINSKY, A. O.; GOMES, F. P.; MIELKE, M. S.; FRANÇA, S. Photosynthetic acclimation in shade-developed leaves of *Euterpe edulis* Mart (Arecaceae) after long-term exposure to high light. **Photosynthetica**, [S. l.], v. 52, p. 351–357, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11099-014-0038-5>.

LI, X.; PALTA, J. A.; LIU, F. Editorial: Modulation of Stomatal Response by Elevated CO₂ in Plants Under Drought and Heat Stress. **Frontiers in Plant Science**, [S. l.], v. 13, 843999, 2022. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.843999>.

LOTFI, R. A.; KALAJI, H. M.; VALIZADEH, G. R.; BEHROZAR, E.; HEMATI, A. R. A.; GHARAVI-KOCHEBAGH, P. O. U.; GHASSEMI, A. Effects of humic acid on photosynthetic efficiency of rapeseed plants growing under different watering conditions. **Photosynthetica**, [S. l.], v. 56, n. 3, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11099-017-0745-9>.

MENDES, M. M.; RIBEIRO, I. F.; SANTOS, V. F. D.; PIRES, F. R.; FERNANDES, A. A.; MENEZES, L. F. T. D.; BONOMO, R.; CASSOL, D.; MARTINS, J. P. R.; FALQUETO, A. R. Green manure can be an auxiliary factor against dynamic photoinhibition in *Dalbergia ecastophyllum* (L.) young trees in areas impacted by mining. **Photosynthetica**, [S. l.], v. 63, p. 129–139, 2025. DOI: <https://doi.org/10.32615/ps.2025.015>.

MENEZES, L. F. T.; ARAÚJO, D. S. D. Regeneração e riqueza da formação arbustiva de Palmae em uma cronosequência pós-fogo na Restinga de Marambaia, Rio de Janeiro, RJ, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, [S. l.], v. 18, p. 761–771, 2004. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0102-33062004000400006>.

MENEZES, L. F. T.; PUGNAIRE, F. I.; MATAALLANA, G.; NETTESHEIM, F. C.; CARVALHO, D. C.; MATTOS, E. A. Disentangling plant establishment in sandy coastal systems: biotic and abiotic factors that determine *Allagoptera arenaria* (Arecaceae) germination. **Acta Botanica Brasilica**, [S. l.], v. 31, n. 4, p. 617–626, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1590/0102-33062017abb0120>.

MENEZES, L. F. T.; SOUZA, M. C.; CONDE, M. M. S.; MENDES, M. M.; ARAÚJO, D. S. D. Relação entre estrutura e topografia em uma floresta de duna na Restinga da Marambaia–RJ, Brasil. **Paubrasilia**, [S. l.], v. 8, supl., e214s, 2025. DOI: <https://doi.org/10.33447/paubrasilia.2025s.e0214s>.

MORAES, R. M.; MARTINS, R. C. Allagoptera. In: **Flora do Brasil 2020**. Rio de Janeiro: Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2017. Disponível em: <http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB15666>. Acesso em: 17 fev. 2026.

PANGLE, R. E.; HILL, J. P.; PLAUT, J. A.; YEPEZ, E. A.; ELLIOT, J. R.; GEHRES, N.; MCDOWELL, N. G.; POCKMAN, W. T. Methodology and performance of a rainfall manipulation experiment in a piñon–juniper woodland. **Ecosphere**, [S. l.], v. 3, p. 1–22, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1890/ES11-00369.1>.

PBMC – PAINEL BRASILEIRO DE MUDANÇAS CLIMÁTICAS. **Primeiro Relatório de Avaliação Nacional sobre Mudanças Climáticas**: Base científica das mudanças climáticas (RAN1). Rio de Janeiro: COPPE/UFRJ, 2013. Disponível em: http://www.pbmc.coppe.ufrj.br/documentos/RAN1_completo_vol1.pdf. Acesso em: 17 fev. 2026.

PEREIRA, O. J.; MENEZES, L. F. T. **Restinga no Espírito Santo**: vegetação, flora e distribuição geográfica das espécies. Vitória: Rupestre, 2023.

REN, H. R.; TAO, L.; REN, J.; LI, L.; LUO, S.; HU, S.; ZHAO, H. Chlorophyll and growth performance of biological sand-fixing materials inoculated on sandy desert surface. **Photosynthetica**, [S. l.], v. 62, n. 2, p. 213–220, 2024. DOI: <https://doi.org/10.32615/ps.2024.020>.

RODRIGUES, A. B.; BHERING, A. A.; OTERO, J. M.; VENETÁS, L. L.; MARBACH, P. A. S.; ZAMITH, L. R. Efeitos da temperatura e condição de luz na germinação e da colonização de isolados de *Trichoderma* sp. na promoção do crescimento de mudas de *Inga maritima* Benth. **Paubrasilia**, [S. l.], v. 8, supl., e205s, 2025. DOI: <https://doi.org/10.33447/paubrasilia.2025s.e0205s>.

SCARANO, F. R. Structure, Function and Floristic Relationships of Plant Communities in Stressful Habitats Marginal to the Brazilian Atlantic Rainforest. **Annals of Botany**, [S. l.], v. 90, p. 517–524, 2002. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcf189>.

SILVA, K. R.; MELO JÚNIOR, J. C. F.; BOEGER, M. R. T. Variações fenotípicas em *Andira fraxinifolia* Benth. (Fabaceae) em duas fitofisionomias de Restinga. **Hoehnea**, v. 43, p. 225–236, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1590/2236-8906-83/2015>.

SILVA, T. R.; ANTUNES, T. J.; MAGNAGO, L. F. S. Influência do solo sobre a riqueza e composição em gradiente fitofisionômico de Restinga no Sudeste do Brasil. **Paubrasilia**, [S. l.], v. 8, supl., e206s, 2025. DOI: <https://doi.org/10.33447/paubrasilia.2025s.e0206s>.

SLOT, M.; WINTER, K. Photosynthetic acclimation to warming in tropical forest tree seedlings. **Nature**, [S. l.], v. 545, n. 7655, p. 211–214, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature22371>.

SOL, J.; WANG, W.; WANG, S.; ILER, A. M.; MENG, F.; LI, B.; ZHOU, Y.; LV, J.; FANG, Y.; LUO, C.; PEÑUELAS, J.; YAO, T.; PIAO, S. Grupo funcional e aridez regulam os impactos das mudanças climáticas na fenologia das plantas: uma meta-análise. **Nature Communications**, [S. l.], v. 17, 1522, 2026. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41467-025-68242-x>.

SPENCE, L. A.; LIANCOURT, P.; BOLDBIV, B.; PETRAITIS, P. S.; CASPER, B. B. Short-term manipulation of precipitation in Mongolian steppe shows vegetation influenced more by timing than amount of rainfall. **Journal of Vegetation Science**, [S. l.], v. 27, p. 128–139, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1111/jvs.12349>.

STIRBET, A.; LAZÁR, D.; KROMDIJK, J.; GOVINDJEE. Chlorophyll a fluorescence induction: Can just a one-second measurement be used to quantify abiotic stress responses? **Photosynthetica**, [S. l.], v. 56, n. 1, p. 86–104, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11099-018-0770-3>.

SYLVESTRE, L. S.; LEITE, C. O.; TRIANI, L. Estudo do desenvolvimento do fruto de *Allagoptera arenaria* (Gomes) O. Kuntze. **Acta Botanica Brasilica**, [S. l.], v. 2, p. 183–191, 1989. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0102-33061988000300017>.

TAIZ, L.; ZEIGER, E.; MOLLER, I.; MURPHY, A. **Fisiologia e desenvolvimento vegetal**. 6. ed. Porto Alegre: Artmed, 2017.

TOLLEFSON, J. How hot will Earth get by 2100? **Nature**, [S. l.], v. 580, p. 443–445, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1038/d41586-020-01125-x>.

VERÇOZA, F. C.; SILVA, J.; CARVALHO, R. J. P. A família Cactaceae na Área de Proteção Ambiental da Orla Marítima do Rio de Janeiro – trecho Recreio dos Bandeirantes: levantamento de espécies e fenologia reprodutiva. **Paubrasilia**, [S. l.], v. 8, supl., e187s, 2025. DOI: <https://doi.org/10.33447/paubrasilia.2025s.e0187s>.

VOLPONI, F. C.; SANTOS JUNIOR, R. N.; BARRETO, F. M.; VALADARES, J. R. M.; MARTINS, J. P. R.; FALQUETO, A. R. The environmental gradient influences the concentrations of carbon compounds in the biomass of *Protium icicariba* (DC.) Marchand in restinga area. **Scientia Forestalis**, [S. l.], v. 50, e3865, 2022. DOI: <https://doi.org/10.18671/scifor.v50.26>.

ZANI, L. B.; DUARTE, I. D.; FALQUETO, A. R.; MARTINS, J. P. R.; MENEZES, L. F. T. Changes in growth and reproductive phenology of *Allagoptera arenaria* (Arecaceae) under climate change scenarios. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, [S. l.], v. 95, e20220241, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1590/0001-3765202320220241>.

CAPÍTULO XIX.

Variação espaço-temporal da Comunidade Fitoplanctônica na Lagoa Jacuném, Espírito Santo

Brener Freitas de Alvarenga¹

Amanda Martins Batista²

Fabício Bronzoni-Oliveira³

Juline Rodrigues da Conceição⁴

Stéfano Zorzal-Almeida⁵

DOI: 10.52695/978-65-5456-195-2.19

Introdução

As lagoas costeiras são corpos d'água paralelos à linha da costa que, embora geralmente rasos e com a zona eufótica atingindo o sedimento, apresentam variações de salinidade, podendo ser doces, salobras ou salgadas e estar ou não interconectadas por canais (Esteves, 2011; Schubert;

1 ID: <https://orcid.org/0009-0004-6280-1273>

2 ID: <https://orcid.org/0009-0000-4731-7329>

3 ID: <https://orcid.org/0000-0003-1801-4753>

4 ID: <https://orcid.org/0009-0006-6377-9869>

5 ID: <https://orcid.org/0000-0002-9977-5898>

Telesh, 2017). Esses ecossistemas possuem elevada relevância ecológica e socioambiental por prestarem serviços essenciais, como pesca, recreação e abastecimento, além de atuarem como filtros naturais na retenção de materiais provenientes da bacia de drenagem (Rodrigues-Filho *et al.*, 2023). No entanto, em função dessas características atrativas, as regiões circundantes tendem a apresentar alta urbanização, o que submete esses ambientes a impactos antrópicos, como o lançamento de efluentes domésticos e industriais sem tratamento, acelerando processos de degradação e eutrofização artificial (Pompêo, 2003; Esteves, 2011).

O processo de eutrofização artificial decorre do aumento progressivo da concentração de nutrientes, especialmente nitrogênio e fósforo, catalisados pela ação humana. Uma das principais consequências dessa alteração é a modificação na estrutura e na dinâmica das comunidades aquáticas, frequentemente evidenciada por florações fitoplanctônicas e pelo desaparecimento de espécies sensíveis à poluição orgânica, o que desestabiliza as teias tróficas a partir da base de produtores primários (Brandão; Domingos, 2006; Ulloa *et al.*, 2017).

O fitoplâncton, definido como uma comunidade de produtores primários microscópicos adaptados à vida em suspensão, tem sua regulação condicionada por fatores ambientais como disponibilidade luminosa, aporte de nutrientes e interações biológicas (Reynolds, 1984; Padisák, 2003). Por constituir o alicerce trófico dos sistemas aquáticos, essa comunidade desempenha papel central na produtividade primária e na transferência de energia entre os níveis superiores (Day Jr. *et al.*, 2012). Adicionalmente, seu curto ciclo de vida torna esses organismos indicadores sensíveis, capazes de responder rapidamente a modificações físicas e químicas no meio (Reynolds, 1997).

Dentre as respostas às alterações ambientais, destacam-se as florações algais, caracterizadas pelo aumento excessivo na abundância de poucas espécies. Em lagoas costeiras, esse fenômeno é comumente associado às cianobactérias, grupo que possui adaptações ecofisiológicas estratégicas, como a presença de aerótopos para controle de flutuabilidade, que facilitam seu domínio em cenários de impacto antrópico (Kaebernick; Neilan,

2001; Galo; Ferreira; Utsumi, 2013). Tais florações acarretam graves prejuízos ecológicos, como a redução do oxigênio dissolvido e a mortandade de peixes, além de representarem riscos à saúde humana e à biota devido à potencial produção de cianotoxinas (dermatotoxinas, hepatotoxinas, citotoxinas e neurotoxinas), cujas funções ecológicas ainda não foram completamente elucidadas, mas cujos efeitos tóxicos via ingestão ou contato dérmico são amplamente documentados (Calijuri *et al.*, 2006; Dittmann; Wiegand, 2006; Peldoron *et al.*, 2007).

A distribuição dessas florações é influenciada pela heterogeneidade ambiental vertical e horizontal. Embora o crescimento excessivo ocorra tipicamente nas camadas superficiais, devido à luz, certas espécies podem “migrar” na coluna d’água ao longo do dia para ocupar estratos mais profundos (Chien *et al.*, 2013). Nesse contexto, a competição por luz torna-se um fator determinante; em sistemas eutrofizados, o aumento da biomassa superficial intensifica o autossombreamento (*self-shading*), reduzindo a penetração luminosa e tornando a competição por esse recurso mais severa em profundidade (Huisman; Weissing, 1995). Diferente dos nutrientes, que podem apresentar distribuição homogênea, a radiação luminosa possui natureza unidirecional, estabelecendo um gradiente vertical crítico para a comunidade (Hautier *et al.*, 2009).

Apesar da importância do tema, estudos sobre a distribuição espacial do fitoplâncton em lagoas costeiras brasileiras ainda são escassos, especialmente aqueles que abordem a distribuição vertical do fitoplâncton. No estado do Espírito Santo, Bozelli *et al.* (1992) estudaram as variáveis abióticas e a clorofila *a* de 18 lagoas do baixo rio Doce. Santos (2005) avaliou a distribuição vertical do fitoplâncton na lagoa da UFES (Vitória - ES); Gonçalves (2005) estudou a distribuição espacial, temporal e bioindicadores de estado trófico da lagoa Juparanã (Linhares - ES); e, posteriormente, Alves (2015) estudou a distribuição temporal e espacial das cianobactérias, tanto horizontal quanto vertical, e a presença de cianotoxinas na lagoa Juara (Serra - ES).

Nesse cenário, insere-se a Lagoa Jacuném (Serra - ES), ecossistema que, apesar de sua importância regional, carece de investigações ecológicas

profundas. Utilizada historicamente para abastecimento público até 1983, a lagoa teve esse uso interrompido pelo avanço da eutrofização artificial (Léllis, 2006). Atualmente, mesmo sob elevado impacto antrópico, o corpo d'água permanece como local de pesca e lazer. Diante disso, o presente estudo objetivou avaliar a influência das variáveis ambientais, com ênfase na luminosidade, sobre a distribuição espacial (horizontal e vertical) do fitoplâncton, bem como verificar a presença de microcistinas na água da Lagoa Jacuném.

Materiais e métodos

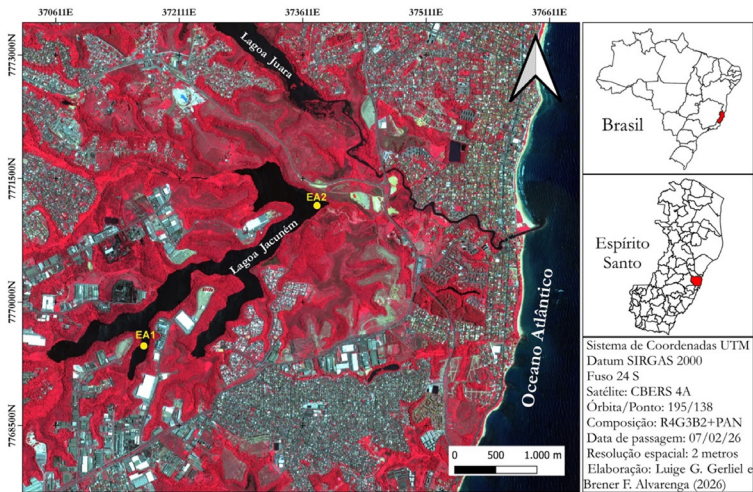
Área de estudo e amostragem

O município de Serra é considerado o mais populoso do estado do Espírito Santo, com 520.653 habitantes (IBGE, 2022). Sua área é de aproximadamente 547,631 km², e ele está localizado na região litorânea central do estado (20°7'44"S e 40°18'28"O). Possui clima tropical úmido, com temperatura média de 24 °C, com período seco ocorrendo nos meses de julho e agosto e período chuvoso de outubro a janeiro (INCAPER, 1999).

A Lagoa Jacuném localiza-se no município de Serra, Espírito Santo (Figura 1), apresentando uma área aproximada de 1,46 km², volume médio estimado em 2.550.000 m³ e uma bacia de drenagem que totaliza 32,06 km². Ao longo das últimas décadas, esse ecossistema tem enfrentado um severo processo de degradação, impulsionado predominantemente pela urbanização e industrialização de seu entorno. O aporte hídrico da lagoa provém majoritariamente de três tributários: os córregos Barro Branco, Veneer e Jacuném, os quais recebem o descarte de efluentes domésticos e industriais, tanto *in natura* quanto provenientes de sistemas de tratamento por lagoas de estabilização. Como consequência, a lagoa apresenta um acelerado processo de eutrofização artificial desde a década de 1980 (Dias Jr., 1995). Nesse cenário, florações de cianobactérias são frequentes e persistentes em determinados períodos sazonais, ocorrendo simultaneamente à proliferação de macrófitas aquáticas, notadamente do gênero *Pontederia* (aguapé). Apesar do comprometimento da qualidade ambiental, a população local ainda utiliza o corpo

d'água para recreação e pesca artesanal, o que configura um cenário de risco potencial à saúde pública.

Figura 1. Localização da Lagoa Jacuném com as estações amostrais (EA1 = estação amostral 1; EA2 = estação amostral 2). Composição de falsa cor vermelha (R4G3B2) para destacar a região do corpo d'água (Jensen, 2015)



Fonte: Imagens do Satélite CBERS-4A/INPE (2026). Processamento e elaboração por Luige G. Gerliel no QGIS 3.12 (2026)

As coletas foram realizadas nos períodos seco (21/09/2013) e chuvoso (22/03/2014), em duas estações amostrais (Figura 1). A estação amostral 1 (EA1) foi definida como menos impactada por estar localizada em um braço da lagoa, enquanto a estação amostral 2 (EA2) foi considerada mais impactada, devido sua localização no córrego Barro Branco. A amostragem em cada estação amostral foi realizada em três profundidades: subsuperfície, 25% de luminosidade e zona afótica. Essas regiões foram determinadas com radiômetro portátil (LI-COR, LI-250A). Para coletas no perfil vertical, utilizou-se a garrafa de Van Dorn nas profundidades de 25% de luminosidade e zona afótica, e passagem manual de frasco para coleta das amostras de subsuperfície. Os dados climatológicos de pluviosidade e pluviosidade média foram obtidos na estação climatológica do Instituto

Nacional de Meteorologia (INMET), localizada no município de Vitória, a cerca de 24 km da lagoa. A temperatura do ar e a velocidade do vento foram aferidas *in situ*, utilizando-se termômetro de bulbo e anemômetro digital, respectivamente.

Variáveis limnológicas

As seguintes variáveis limnológicas foram medidas em cada estação amostral: profundidade (m); transparência da água (m) com o Disco de Secchi; zona eufótica com radiômetro portátil (LI-COR, LI-250^a); salinidade (ppt); condutividade elétrica ($\mu\text{S.cm}^{-1}$); oxigênio dissolvido (mg.L^{-1}); saturação de oxigênio (%) e temperatura da água ($^{\circ}\text{C}$) com medidor multiparâmetro YSI 85; turbidez (NTU) com turbidímetro digital PLUS ALFAKIT; pH com pHmetro digital Hanna HI8314; sólidos totais suspensos (STS) e principais nutrientes. A análise do STS (mg.L^{-1}) foi realizada em laboratório, seguindo a metodologia de APHA (1992), com filtros de fibra de vidro Millipore GF1.

Para análise de nutrientes, as amostras de água foram submetidas à refrigeração, seguida da análise de ortofosfato (Strickland; Parsons, 1960), nitrogênio amoniacal (Carmouze, 1994), fósforo total (Valderrama, 1981) e silicato (Golterman, 1978). Com exceção de silicato, que foi expresso em mg.L^{-1} , todos os demais foram expressos em $\mu\text{g.L}^{-1}$. Para a determinação do índice de estado trófico, foi utilizado o cálculo proposto por Lamparelli (2004), utilizando dados de clorofila *a* e fósforo total.

Para a determinação da limitação nutricional, calculou-se a razão molar entre o nitrogênio total e o fósforo total (NT:PT). Os valores originais em massa foram convertidos para base molar ($\mu\text{mol.L}^{-1}$), utilizando-se as massas atômicas do Nitrogênio (14,01) e do Fósforo (30,97). Os resultados foram interpretados com base na Razão de Redfield (16N:1P), conforme proposto por Redfield (1958).

Comunidade fitoplanctônica, pigmentos, microcistina

Para a realização das análises qualitativas, amostras da subsuperfície foram coletadas com o arrasto horizontal da rede de plâncton com malha

de 20 μm . Para amostragem em profundidades, utilizou-se a garrafa de Van Dorn e, em seguida, a rede de plâncton, filtrando-se um total de 10 litros. As amostras foram acondicionadas em frascos de vidro, sendo uma parte mantida viva sob baixas temperaturas e outra fixada pela adição de solução formalina 4% (Bicudo; Menezes, 2017). A análise das amostras foi realizada em microscópio óptico (OLYMPUS CX41), e a identificação dos táxons foi feita com bibliografia especializada (Bourrelly, 1968, 1970; Komárek; Anagnostidis, 1989, 1990; Komárek; Fott, 1983; Sant'Anna *et al.*, 2012; Komárek *et al.*, 2014; Bicudo; Menezes, 2017).

As análises quantitativas foram feitas em triplicata, com auxílio da garrafa de Van Dorn, armazenadas em frasco de vidro e fixadas com solução de lugol acético 5%, seguindo o método de sedimentação em câmaras (Utermöhl, 1958). A contagem foi realizada até atingir o número de 400 indivíduos da espécie mais abundante, fazendo com que a margem de erro fosse de $\pm 10\%$ (Lund; Kipling; Lencren, 1958). O resultado foi expresso em ind.mL^{-1} , determinando a densidade dos organismos segundo Weber (1973).

Para a determinação dos pigmentos, as amostras foram filtradas em campo e armazenadas em local seco, escuro e refrigerado. Os pigmentos foram extraídos com acetona 90% a frio (APHA, 1992) e, após 24 h de escuro e refrigeração, seguiram-se as seguintes metodologias: Lorenzen (1967) para a determinação de clorofila *a* e feopigmentos; e Parsons *et al.* (1984) para a determinação de clorofila *b* e *c* e carotenoides.

Para a análise da concentração de microcistina, as amostras foram coletadas em campo e congeladas. A determinação foi realizada por meio de *kit QuantiPlate (EnviroLogix)*, utilizando ensaio de imunoabsorção enzimática (ELISA). Os resultados foram expressos em $\mu\text{g L}^{-1}$.

Análise de dados

Para a Análise de Componentes Principais (PCA) e teste de Tukey com significância de 5%, foi utilizado o pacote *vegan* (Jari Oksanen *et al.*, 2024) no programa estatístico *R* (versão 4.4.2; *R Core Team* 2024).

Resultados

Caracterização abiótica da lagoa

As estações amostrais apresentaram profundidade média de 2,02 m (variando entre 1,90 m no período seco e até 2,30 m no chuvoso) e uma salinidade média constante de 0,10 ppt em todos os pontos e períodos amostrados, caracterizando um ambiente de águas predominantemente doces. A análise da pluviosidade acumulada nos cinco meses antecedentes às campanhas revelou contrastes hidrológicos severos. Para a amostragem de setembro de 2013 (seco), o acumulado foi de apenas 265 mm; em contrapartida, a amostragem de março de 2014 (chuvoso) foi precedida por um volume acumulado de 1.230 mm, impulsionado principalmente pelos índices extremos registrados em novembro e dezembro de 2013.

Os maiores valores de temperatura da água foram registrados no período chuvoso, variando de 28,5 °C até 29,1 °C, com a EA2 apresentando os maiores registros (28,9 a 29,1 °C) (Tabela 1). A coluna d'água estava desestratificada termicamente, com a variação da temperatura de no máximo 0,8 °C (S-EA2), da superfície ao fundo. Da mesma forma, os perfis de oxigênio dissolvido mostraram desestratificação, com maiores valores encontrados na EA2 durante o período seco (Tabela 1).

Os maiores registros de luminosidade, ortossilicato, fósforo total e nitrogênio amoniacal foram observados no período chuvoso (Tabela 1). No período seco, foram registrados maiores valores para ortofosfato, STS, turbidez e pH. Em relação à condutividade elétrica, EA2 expressou os maiores valores em ambos os períodos climáticos. O nitrogênio total se manteve alto em ambas as amostragens, sendo os menores registros na EA1 no período chuvoso.

A razão molar NT:PT na Lagoa Jacuném apresentou valores extremamente elevados, variando entre 149:1 e 382:1 (Tabela 1). Esses índices superam amplamente a razão de Redfield (16:1), onde o período seco foi responsável pelos maiores valores, apresentando uma limitação maior para o fósforo. Já em relação ao índice de estado trófico, a lagoa, em ambas as amostragens, foi caracterizada como hipereutrófica, onde o período seco

foi responsável pelo maior valor — 72,6 na EA2 — e o período chuvoso pelo menor valor — 70,3 na EA2.

Tabela 1. Variação espacial (horizontal e vertical) e sazonal das variáveis limnológicas.

Estação Amostral	Período Seco (S-EA)						Período Chuvoso (C-EA)					
	1.1	1.2	1.3	2.1	2.2	2.3	1.1	1.2	1.3	2.1	2.2	2.3
Lum. ($\mu\text{mol.s}^{-1}\text{.m}^{-2}$)	150	37	0	90	22,5	0	350	85	0	170	42,5	0
Turb. (NTU)	97,6	95	129	110	93,5	110	27,5	25,8	31	27,8	28,5	28,4
pH	9.1	9	9	9.4	9.3	9.4	8	7.9	7.8	8.1	8.4	8.4
C.E. ($\mu\text{S.cm}^{-1}$)	242	241	240	245	245	245	237	222	237	251	250	251
Ortossil. (mg.L ⁻¹)	47,7	58,3	36,2	45,9	48,2	41,8	143	131	117	144	129	138
P-Orto ($\mu\text{g.L}^{-1}$)	31,5	52,1	33,7	28,8	32	30,2	4,8	3,1	2,7	2,6	3,5	2,8
P-Total ($\mu\text{g.L}^{-1}$)	93,2	84,5	89,9	84,8	79	84,7	106	106	116	110	131	126
N-amoni. ($\mu\text{g.L}^{-1}$)	11	11,2	14,5	15,1	11,2	15,7	22,4	22,7	23,9	34,2	32,8	32,7
N-Total (mg.L ⁻¹)	14,3	14,6	11,4	9,6	12,1	13,7	8	7,8	7,8	11	10,8	10,2
STS (mg.L ⁻¹)	46,5	44,4	49,8	47,6	47,9	50,3	22,3	24,7	26,2	26,8	27,6	29,7
Razão NT:PT	339:1	382:1	280:1	250:1	339:1	358:1	167:1	163:1	149:1	221:1	183:1	180:1
IETMédio	71,1			72,6			71,2			70,3		
O.D (mg.L ⁻¹)	8,2	8,6	8,4	8,7	8,9	9,5	3,7	3,6	3,7	3,2	3,4	4,2
O.D (%)	102	108	105	114	118	131	56,8	46,6	48,5	43,7	44,6	54,3
Temp. Água (°C)	27,2	27,1	27,1	26,4	26,8	27,1	28,6	28,6	28,5	29,1	29	28,9

Variação espacial (horizontal e vertical) e sazonal das variáveis limnológicas. S = período seco; C = período chuvoso; EA1.1 e EA2.1 = subsuperfície; EA1.2 e EA2.2 = 25% de luminosidade; EA1.3 e EA2.3 = zona afótica; Lum. = Luminosidade; Turb. = turbidez; C.E. = condutividade elétrica; Ortossil. = ortossilicato; P-Orto = ortofosfato; P-Total = fósforo total; N-amoni. = nitrogênio amoniacal; N-Total = nitrogênio total; STS = sólidos totais suspensos; IET = índice de estado trófico; O.D = oxigênio dissolvido.

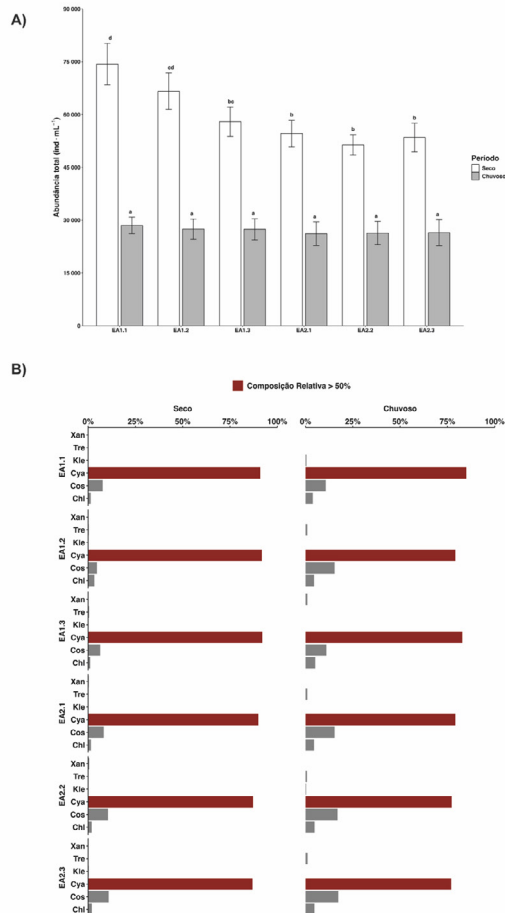
Fonte: Os autores.

Comunidade fitoplanctônica

No total, foram registrados 49 táxons, distribuídos em 9 classes, sendo 22 *Cyanophyceae*, 14 *Chlorophyceae*, 4 *Bacillariophyceae*, 2 *Coscinodiscophyceae*, 2 *Trebouxyophyceae*, 2 *Xanthophyceae*, 1 *Conjugatophyceae*, 1 *Euglenophyceae* e 1 *Klebsormidiophyceae*. Todos os táxons apresentaram presença homogênea entre estações amostrais e profundidades. Houve uma distinção temporal na riqueza entre as estações seca e chuvosa. No período seco, foram registrados 37 táxons, enquanto no período chuvoso, 40 táxons foram registrados.

A abundância total do fitoplâncton apresentou uma marcada variação sazonal na Lagoa Jacuném, com valores significativamente elevados durante o período seco em comparação ao período chuvoso (Figura 2). No período seco, a densidade algal variou entre aproximadamente 51.000 e 74.000 ind.mL⁻¹, com a estação EA1.1 registrando o maior valor médio, diferenciando-se estatisticamente das demais estações ($p < 0,05$). Observou-se uma tendência de redução gradual na abundância entre as estações da região EA1 para a EA2 durante a seca, evidenciando uma maior heterogeneidade espacial nesse período. Em contraste, o período chuvoso exibiu valores de abundância consideravelmente menores e espacialmente homogêneos, oscilando entre 26.000 e 28.000 ind.mL⁻¹, sem diferenças estatísticas significativas entre os pontos amostrais. Essa estabilidade no período chuvoso reflete uma redução drástica na densidade da comunidade em relação ao período de estiagem.

Figura 2. A – Variação espacial e temporal da abundância total média ($n = 3$) e desvio padrão amostral da comunidade fitoplanctônica em todas as amostragens



Variação espacial e temporal da abundância total média ($n = 3$) e desvio padrão amostral da comunidade fitoplanctônica em todas as amostragens (letras diferentes indicam diferença significativa ($p < 0,05$) pelo teste de Tukey); B – Abundância relativa de classes durante o período amostrado (Xan – *Xantophyceae*, Ter – *Trebouxiophyceae*, Kle – *Klebsormidiophyceae*, Cya – *Cyanophyceae*, Cos – *Coscino-discophyceae*, Chl – *Chlorophyceae*).

Fonte: Os autores.

Os resultados referentes à análise dos pigmentos fotossintéticos (Tabela 2) revelam um aumento expressivo nas concentrações durante o período chuvoso, superando amplamente os valores registrados no período seco. As concentrações de clorofila-*a* (Cl-*a*) variaram entre $37,42 \pm 7,56 \mu\text{g.L}^{-1}$ e $67,89 \pm 21,17 \mu\text{g.L}^{-1}$ na seca, enquanto no período chuvoso os valores saltaram para o intervalo de $80,19 \pm 7,56 \mu\text{g.L}^{-1}$ a $201,68 \pm 9,64 \mu\text{g.L}^{-1}$, com os maiores picos observados nas estações 1.1 e 1.2.

Os feopigmentos acompanharam essa tendência sazonal, apresentando médias mais elevadas no período chuvoso (máximo de $82,84 \pm 27,94 \mu\text{g.L}^{-1}$ na estação 1.2), o que sugere uma maior taxa de degradação de biomassa algal nesse intervalo. Quanto aos pigmentos acessórios, a clorofila-*c* (Cl-*c*) e os carotenoides também exibiram incrementos notáveis na estação chuvosa. Os carotenoides, especificamente, atingiram valores de até $59,09 \pm 0,34 \mu\text{g.L}^{-1}$ (estação 1.2), indicando uma possível mudança na composição da comunidade ou um aumento na fotoproteção das células. De maneira geral, a região 1 (estações 1.1, 1.2 e 1.3) concentrou as maiores densidades de pigmentos em ambos os períodos, reforçando a heterogeneidade espacial já observada para a abundância total.

Tabela 2. Variação espacial e temporal das médias e desvio padrão dos pigmentos analisados nas estações amostrais (Cl-*a* – clorofila *a*; Cl-*b* – clorofila *b*; Cl-*c* = clorofila *c*)

Período	Estação	Cl- <i>a</i> ($\mu\text{g.L}^{-1}$)	Feopigmentos ($\mu\text{g.L}^{-1}$)	Cl- <i>b</i> ($\mu\text{g.L}^{-1}$)	Cl- <i>c</i> ($\mu\text{g.L}^{-1}$)	Carotenoides ($\mu\text{g.L}^{-1}$)
Seco	E1.1	$63,62 \pm 23,44$	$33,47 \pm 20,72$	$8,41 \pm 7,4$	$5,99 \pm 1,7$	$32,54 \pm 15,09$
	E1.2	$67,89 \pm 21,17$	$60,52 \pm 57,31$	$3,66 \pm 4,49$	$12,28 \pm 12,32$	$29,68 \pm 5,71$
	E1.3	$57,47 \pm 24,57$	$59,07 \pm 55,57$	$0,7 \pm 0,64$	$4,45 \pm 1,61$	$23,73 \pm 4,97$
	E2.1	$46,78 \pm 5,67$	$14,17 \pm 1,89$	$2,07 \pm 2,12$	$3,75 \pm 3,84$	$22,32 \pm 2,97$
	E2.2	$37,42 \pm 7,56$	$24,59 \pm 10,58$	$16,13 \pm 20,95$	$38,62 \pm 51,25$	$18,37 \pm 2,1$
	E2.3	$51,72 \pm 28,92$	$16,49 \pm 4,65$	$1,94 \pm 0,98$	$2,34 \pm 1,34$	$26,12 \pm 13,81$
Chuvoso	E1.1	$141,67 \pm 7,56$	$31,54 \pm 25,71$	$3,46 \pm 0,67$	$28,9 \pm 8,44$	$34,96 \pm 12,18$
	E1.2	$201,68 \pm 9,64$	$82,84 \pm 27,94$	$9,55 \pm 8,29$	$16,23 \pm 9,79$	$59,09 \pm 0,34$
	E1.3	$132,31 \pm 13,23$	$53,73 \pm 13,23$	$5,96 \pm 0,29$	$21,3 \pm 1,9$	$38,21 \pm 3,79$
	E2.1	$92,22 \pm 1,89$	$40,36 \pm 7,94$	$4,96 \pm 5,42$	$23,23 \pm 0,48$	$22,27 \pm 6,72$
	E2.2	$80,19 \pm 7,56$	$40,81 \pm 6,53$	$8,98 \pm 0,18$	$29,85 \pm 14,04$	$43,72 \pm 25,21$
	E2.3	$104,25 \pm 0$	$44,37 \pm 1,51$	$7,77 \pm 0,38$	$19,03 \pm 0,12$	$32,61 \pm 4,12$

Fonte: Os autores.

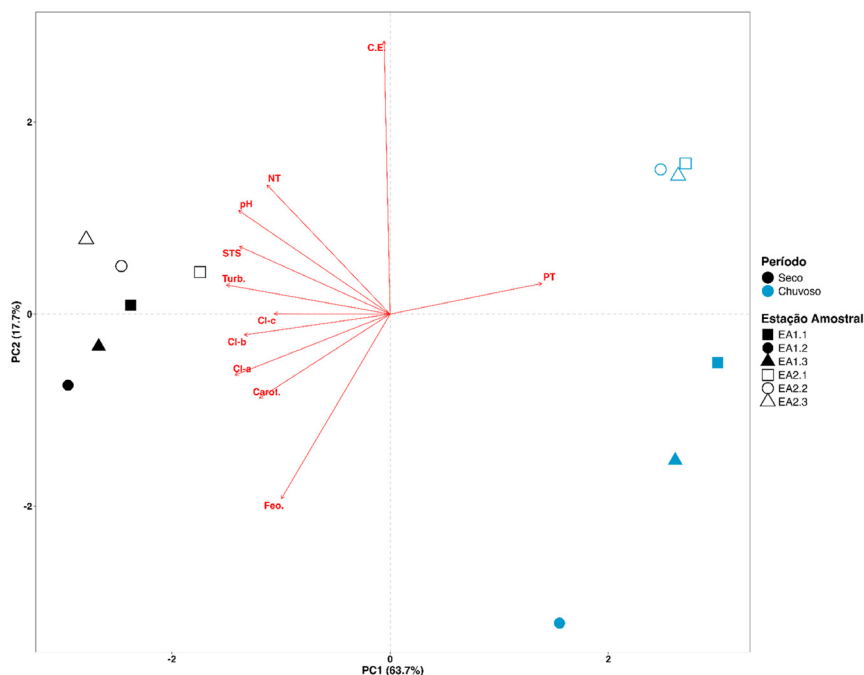
Foi identificada a presença de microcistina apenas na estação amostral 2 ($0,66 \mu\text{g.L}^{-1}$), na coleta realizada no período seco. Não foi realizada a análise no período chuvoso por problemas com a amostra.

Análise integrada dos resultados

A análise de componentes principais (PCA) explicou 81,4% da variabilidade total dos dados (eixo PC1: 63,7%; eixo PC2: 17,7%) e revelou uma segregação nítida entre os períodos amostrais ao longo do primeiro eixo (Figura 3). O período seco agrupou-se à esquerda do gráfico, correlacionando-se positivamente com a maioria das variáveis analisadas, como Nitrogênio Total (NT), pH, Sólidos Totais em Suspensão (STS), Turbidez e as frações de pigmentos (CI-a, CI-b, CI-c e Carotenoides).

Em contrapartida, as estações do período chuvoso distribuíram-se à direita do ordenamento, apresentando uma forte correlação positiva com as concentrações de Fósforo Total (PT), indicando que esse nutriente foi o principal descritor da variabilidade ambiental durante as chuvas. O segundo eixo (PC2) evidenciou uma variação secundária, destacando a Condutividade Elétrica (C.E.) e os Feopigmentos como variáveis de maior peso na diferenciação vertical das estações, especialmente naquelas do período chuvoso, que apresentaram maior dispersão espacial em comparação à relativa coesão observada no período seco.

Figura 3. Análise dos componentes principais (PCA) com variáveis (11) e ordenação das estações amostrais



Análise dos componentes principais (PCA) com variáveis (11) e ordenação das estações amostrais (Carot – carotenoides; C.E – condutividade elétrica; Cl-a – clorofila a; Cl-b – clorofila b; Cl-c – clorofila c; Feo. – feofitina; NT – nitrogênio total; pH – potencial hidrogeniônico; PT – fósforo total; STS – sólidos totais suspensos; Turb. – turbidez).

Fonte: Os autores.

Discussão

A Lagoa Jacuném, como ecossistema raso e polimítico, apresenta uma dinâmica vertical fortemente influenciada pela força dos ventos e pela precipitação. Embora as temperaturas do ar tenham seguido o padrão histórico do INMET, a ausência de estratificação térmica e química constante na coluna d'água corrobora as observações de Léllis (2006) sobre a ação dos ventos de quadrante nordeste. Essa mistura contínua é fundamental

para explicar a homogeneidade vertical da comunidade fitoplanctônica e dos nutrientes, observada em ambas as amostragens.

O ambiente manteve-se predominantemente doce, com pH variando de neutro a básico. Os maiores valores de pH registrados no período seco podem ser atribuídos à intensa atividade fotossintética da floração fitoplanctônica, que consome CO_2 e, consequentemente, eleva o pH da água (Talling, 1976). Paralelamente, a condutividade elétrica apresentou os maiores valores na estação EA2 em ambos os períodos. Esse resultado é crucial, pois a EA2 recebe influência direta do Córrego Barro Branco, que carrega efluentes domésticos e industriais do CIVIT I e dos bairros adjacentes. Como a lagoa recebe pouca influência marinha, esses valores elevados de condutividade funcionam como um traçador de contaminação por material dissolvido alóctone, corroborando os achados de Leal (2006).

Quanto à transparência e turbidez, os resultados revelaram um comportamento atípico no período chuvoso. Diferentemente do esperado, onde o escoamento superficial aumenta o aporte de material particulado (Esteves, 2011), observou-se uma redução drástica da turbidez e dos Sólidos Totais em Suspensão (STS). Esse fenômeno diverge do reportado por Oliveira (2011) para a Lagoa Juara e sugere que o volume pluviométrico acumulado promoveu um efeito de diluição do material suspenso, acompanhado por uma redução na densidade numérica da comunidade fitoplanctônica.

Essa redução da transparência e a consequente diminuição da luminosidade na coluna d'água impõem um estresse radiativo ao fitoplâncton. Os resultados mostram que, para compensar essa limitação, houve um registro expressivo de pigmentos acessórios (clorofila-*b*, *c* e carotenoides). De acordo com Tundisi e Matsumura-Tundisi (2011), em ambientes onde a luz é um recurso limitante ou sofre rápida atenuação, o fitoplâncton aumenta a síntese de pigmentos que captam faixas do espectro solar não absorvidas pela clorofila-*a*. O incremento desses pigmentos no período chuvoso sugere uma aclimação fotossintética, na qual as células, ao circularem por uma coluna d'água mais profunda e turva, produzem mais pigmentos (incluindo carotenoides fotoprotetores) para otimizar a captura de energia e se proteger contra picos de radiação na superfície (Phillips *et al.*, 1995).

A variação sazonal da abundância total revelou um contraste marcante: o período seco apresentou as maiores densidades numéricas, enquanto o período chuvoso registrou valores consideravelmente menores. Contudo, a análise dos pigmentos fotossintéticos revelou o inverso, com concentrações de clorofila-*a* aumentando significativamente no período chuvoso. Essa divergência pode ser explicada por dois mecanismos complementares: primeiro, a mudança na composição da comunidade, indicando que, embora o número de indivíduos tenha diminuído, a biomassa individual das espécies presentes no período chuvoso pode ser superior; segundo, o aumento dos pigmentos acessórios como estratégia adaptativa (Tundisi; Matsumura-Tundisi, 2011). Além disso, os altos índices de feopigmentos na chuva indicam uma comunidade em estágio de senescência ou sob maior taxa de degradação em comparação à seca.

A análise dos nutrientes também revelou uma nítida distinção sazonal. O nitrogênio amoniacal apresentou seus menores valores na seca, coincidindo com a máxima densidade fitoplanctônica, uma vez que esta é a forma preferencial de absorção devido ao baixo custo energético de assimilação (Esteves, 2011). Já o Nitrogênio Total (NT) permaneceu elevado em todos os pontos, sugerindo que o excesso do nutriente está estocado em formas orgânicas e particuladas (biomassa algal). Em contrapartida, o Fósforo Total (PT) foi identificado pela PCA como o principal descritor do período chuvoso. A razão molar NT:PT mostrou-se massivamente superior à Razão de Redfield, confirmando que o fósforo é o nutriente limitante do sistema (Jacoby; Welch, 2004). O fato de o ortofosfato ser maior na seca, mesmo com alta densidade algal, sugere uma saturação ou uma baixa eficiência do sistema de captação celular em condições de eutrofização artificial persistente (Aubriot; Bonilla, 2018).

Esse aporte de nutrientes e a dinâmica de ressuspensão refletem-se no Índice de Estado Trófico (IET), que classificou a Lagoa Jacuném como hipereutrófica em todo o período amostrado. Essa classificação foi induzida pelos elevados teores de pigmentos e pela baixa transparência da água, fatores interligados: a alta abundância fitoplanctônica eleva a concentração de material particulado em suspensão e, por conseguinte, reduz a penetração luminosa (Liu *et al.*, 2018).

Um aspecto determinante na dinâmica da Lagoa Jacuném é a dissociação entre o perfil luminoso e a distribuição biológica. Embora o sistema apresente elevada atenuância vertical da luz, com uma zona eufótica restrita que não atinge o compartimento bentônico, tal gradiente não foi suficiente para induzir a segregação vertical da comunidade fitoplanctônica. Em condições de estabilidade da coluna d'água, o gradiente luminoso influenciaria na distribuição vertical da comunidade fitoplanctônica; contudo, a mistura causada pelos ventos sobrepõe à limitação da luz. O regime de polimixia constante promove o transporte vertical das células entre as camadas fótica e afótica em uma taxa superior à velocidade de sedimentação ou de autorregulação das algas na coluna d'água (Scheffer, 2004). Portanto, a homogeneidade observada reflete um cenário onde o controle hidrodinâmico neutraliza a estruturação biológica que seria imposta pela atenuação luminosa na coluna d'água.

A riqueza total, com maior contribuição das classes *Cyanophyceae* e *Chlorophyceae*, reflete um ambiente sob forte pressão seletiva. A dominância numérica de *Cyanophyceae* na seca, especialmente da ordem *Chroococcales*, caracteriza uma floração típica de sistemas hipereutróficos. Entretanto, é notável a presença da classe *Coscinodiscophyceae*, representada pelo gênero *Aulacoseira*. A espécie *Aulacoseira granulata* (Ehrenberg) Simonsen é comum em águas turbulentas; sua presença homogênea é facilitada pela mistura vertical, que impede que essas células pesadas de sílica sedimentem rapidamente (Vieira *et al.*, 2008). Já a alta riqueza de *Chlorophyceae* indica que estas atuam como competidoras das cianobactérias, adaptando-se às variações de nutrientes (Pastich *et al.*, 2016).

O registro de microcistina ($0,66 \mu\text{g.L}^{-1}$) na estação EA2 durante a seca é um achado crítico. Embora abaixo do limite da Portaria GM/MS nº 888/2021, esse é o primeiro registro para a Lagoa Jacuném. A presença simultânea de táxons potencialmente toxigênicos, como *Raphidiopsis raciborskii* (Wołoszyńska) e *Oscillatoria nítida* Schkorbatow, reforça a necessidade de vigilância. A detecção na EA2 (próxima ao aporte do Barro Branco) sugere que a entrada de nutrientes orgânicos pode estar estimulando a produção de toxinas por gêneros como *Microcystis*.

Em suma, a análise multivariada (PCA) sintetiza a complexidade funcional da Lagoa Jacuném, evidenciando que a sazonalidade pluviométrica atua como o principal regulador estrutural desse ecossistema. A segregação no eixo PC1 reflete uma mudança no metabolismo da lagoa: enquanto o período seco é definido pela concentração de variáveis (pH, NT e turbidez), o período chuvoso é governado pela entrada de Fósforo Total (PT), que desencadeia a resposta de biomassa pigmentar. Tais resultados evidenciam que a lagoa se encontra em avançado processo de eutrofização artificial, onde o aporte de efluentes domésticos e industriais influencia diretamente a distribuição da comunidade fitoplanctônica.

Considerações finais

A Lagoa Jacuném configura-se como um sistema polimítico e hipertrófico, onde a dinâmica ecológica é governada pela interação entre o aporte antrópico de nutrientes e o controle hidrodinâmico. A constante mistura da coluna d'água, imposta pela força dos ventos, neutraliza a estratificação que seria esperada em função da baixa penetração luminosa. Esse mecanismo garante que a comunidade fitoplanctônica permaneça homogeneizada verticalmente, apesar de uma zona eufótica restrita que não atinge o compartimento bentônico.

A estrutura da comunidade, caracterizada por uma riqueza de 49 táxons e pela acentuada contribuição em duas estações pela classe *Cyanophyceae* (77% a 92% da densidade total), revela um ambiente sob severa pressão seletiva e limitação por fósforo. O achado crítico de microcistina, embora em concentrações inferiores aos limites normativos vigentes, constitui um registro inédito que altera a percepção de risco ambiental do corpo hídrico.

Dessa forma, este estudo consolida dados fundamentais para a compreensão da resiliência desse ecossistema. Os resultados evidenciam que a Jacuném atua como um reator biológico sensível à sazonalidade pluviométrica, onde a gestão da bacia de drenagem e o monitoramento sistemático de cianotoxinas tornam-se medidas urgentes para garantir a segurança dos usos múltiplos da lagoa e a preservação de sua integridade ecológica.

Referências

- ALVES, F. B. **Aspectos Ecofisiológicos das Cianobactérias em uma Lagoa Costeira Urbana (Lagoa Juara, Serra, ES)**. 2015. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) – Universidade Federal do Espírito Santo, Vitória, 2015.
- ANAGNOSTIDIS, K.; KOMÁREK, J. **Modern approach to the classification system of Cyanophytes 5 – Stigonematales**. Archiv für Hydrobiologie/Algological Studies, v. 59, p. 1-73, 1990.
- APHA. **Standard methods for the examination of water and wastewater**. 18. ed. Washington, D.C.: American Publication Health Association, 1992.
- AUBRIOT, L.; BONILLA, S. Regulation of phosphate uptake reveals cyanobacterial bloom resilience to shifting N:P ratios. **Freshwater Biology**, v. 63, p. 318-329, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1111/fwb.13066>. Acesso em: 29 mai. 2026.
- BICUDO, C. E. M.; MENEZES, M. **Gêneros de algas de águas continentais do Brasil: chave para identificação e descrições**. 3. ed. São Carlos: RIMA, 2017.
- BOURRELY, P. **Lés algues d'eau douce** – Initiation à la Systematique. Tome II: Les algues jaunes et brunes Crysophycées, Phéophycées, Xanthophycées et Diatomées. Paris: N. Boubée, 1968.
- BOURRELY, P. **Lés algues d'eau douce**: Initiation à la Systematique. Tome III: Les algues bleues et rouges Les Eugléniens, Peridiniens et Cryptomonadines. Paris: Ed. N. Boubée, 1970.
- BOZELLI, R. L.; ESTEVES, F. A.; ROLAND, F.; SUZUKI, M. S. Padrões de funcionamento das lagoas do Baixo Rio Doce: variáveis abióticas e clorofila a (Espírito Santo-Brasil). **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 4, p. 13-31, 1992.
- BRANDÃO, L. H.; DOMINGOS, P. Fatores ambientais para a floração de cianobactérias tóxicas. **Saúde & Ambiente em Revista**, v. 1, n. 2, p. 40-50, 2006.
- BRASIL. **Portaria GM/MS nº 888, de 4 de maio de 2021**. Altera o Anexo XX da Portaria de Consolidação GM/MS nº 5, de 28 de setembro de 2017. Diário Oficial da União, Brasília, DF, n. 84, p. 127, 2021.
- CALIJURI, M. C.; ALVES, M. A.; SANTOS, A. C. A. **Cianobactérias e cianotoxinas em águas continentais**. São Carlos: RIMA, 2006.
- CARMOUZE, J. P. A. **O metabolismo dos ecossistemas aquáticos**. São Paulo: FAPESP, 1994. p. 157-182.

CHIEN, Y. C. *et al.* Model Simulation of Diurnal Vertical Migration Patterns of Different-Sized Colonies of Microcystis Employing a Particle Trajectory Approach. **Environmental Engineering Science**, v. 30, p. 179–186, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1089/ees.2012.0318>. Acesso em: 29 mai. 2026.

DAY JR, J. W. *et al.* **Estuarine ecology**. 2. ed. Hoboken: Wiley–Blackwell, 2012.

DIAS JR, C. Caracterização do fitoplâncton e possibilidade de seu uso como indicador das condições ambientais da Lagoa Jacuném, Serra, ES. **Caderno de Pesquisas da UFES**, v. 4, p. 27–35, 1995.

DITTMANN, E.; WIEGAND, C. Cyanobacterial toxins: occurrence, biosynthesis and impact on human affairs. **Molecular Nutrition & Food Research**, v. 50, p. 1–11, 2006. DOI: <https://doi.org/10.1002/mnfr.200500162>. Acesso em: 29 mai. 2026.

ESTEVES, F. A. **Fundamentos de Limnologia**. 3. ed. Rio de Janeiro: Interciência, 2011.

GALO, M. D. L. B. T.; FERREIRA, M. S.; UTSUMI, A. G. **Utilização da Geoestatística e Redes Neurais Artificiais na inferência espacial de fitoplâncton em estágios iniciais de floração**. Anais XVI Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto – SBSR, p. 1–8, 2013.

GOLTERMAN, H. L.; CLYMO, R. S.; OHNSTAD, M. A. M. **Methods for chemical analysis of freshwater**. IBP Handbook, v. 8, p. 213, 1978.

GONÇALVES, M. A. **Algas Fitoplanctônicas na Lagoa Juparanã (Linhares–ES): Variação Espacial, Temporal e Bioindicadores do Estado Trófico**. 2005. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) – Universidade Federal do Espírito Santo, Vitória, 2005.

HAUTIER, Y.; NIKLAUS, P. A.; HECTOR, A. Competition for Light Causes Plant Biodiversity Loss After Eutrophication. **Science**, v. 324, p. 636–638, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.1169640>. Acesso em: 29 mai. 2026.

HUISMAN, J.; WEISSING, F. J. Competition for nutrients and light in a mixed water column: a theoretical analysis. **The American Naturalist**, v. 146, n. 4, p. 536–564, 1995.

IBGE. **Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística**. 2022. Disponível em: https://cidades.ibge.gov.br/download/mapa_e_municipios.php?lang=&uf=es. Acesso em: 29 mai. 2026.

INCAPER. **Instituto Capixaba de Pesquisa, Assistência Técnica e Extensão Rural**. 1999. Disponível em: <https://meteorologia.incaper.es.gov.br/clima-dos-municipios>. Acesso em: 29 mai. 2026.

INPE. INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS ESPACIAIS. **Catálogo de Imagens do Satélite CBERS-4A**. São José dos Campos: INPE, 2026. Disponível em: <https://www.dgi.inpe.br/catalogo/explore>. Acesso em: 7 fev. 2026.

JACOBY, J.; WELCH, E. **Pollutant Effects in Freshwater**: Applied limnology. 3. ed. New York: Spon Press, 2004.

JENSEN, J. R. **Introductory digital image processing: a remote sensing perspective**. 4. ed. Pearson, 2015.

KAEBERNICK, M.; NEILAN, B. A. Ecological and molecular investigations of cyanotoxin production. **FEMS Microbiology Ecology**, v. 35, p. 1–9, 2001. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0168-6496\(00\)00093-3](https://doi.org/10.1016/S0168-6496(00)00093-3). Acesso em: 29 mai. 2026.

KOMÁREK, J. *et al.* **Taxonomic classification of cyanoprokaryotes (cyanobacterial genera) 2014**, using a polyphasic approach. *Preslia*, v. 86, p. 295–335, 2014.

KOMÁREK, J.; ANAGNOSTIDIS, K. **Modern approach to the classification system of Cyanophytes 4 – Nostocales**. *Algological Studies*, v. 56, p. 247–345, 1989.

KOMÁREK, J.; FOTT, B. **Chlorophyceae – Chlorococcales**. In: HUBERPESTALOZZI, G. (ed). *Das phytoplankton des Sübwassers: systematik und biologie*. Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, 1983. p. 1044.

LAMPARELLI, M. C. **Graus de trofia em corpos d'água do estado de São Paulo: avaliação dos métodos de monitoramento**. 2004. Tese (Doutorado em Ecologia) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2004.

LEAL, P. D. R. **Avaliação de indicadores do estado trófico de uma lagoa Costeira: Lagoa Jacuném (Serra, ES)**. 2006. Trabalho de Conclusão de Curso (Oceanografia) – Universidade Federal do Espírito Santo, Vitória, 2006.

LÉLLIS, F. S. **Análise Ambiental de uma Bacia Hidrográfica como Subsídios ao Planejamento Costeiro. Bacia da Lagoa Jacuném (Serra, ES)**. 2006. Monografia (Oceanografia) – Universidade Federal do Espírito Santo, Vitória, 2006.

LIU, B.; DE SWART, H. E.; DE JONGE, V. N. Phytoplankton bloom dynamics in turbid, well-mixed estuaries: A model study. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 211, p. 137–151, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2018.01.010>. Acesso em: 29 mai. 2026.

LORENZEN, C. J. Determination of chlorophyll and pheopigments: spectrophotometric equations. **Limnology and Oceanography**, v. 12, p. 343–346, 1967.

LUND, J. W. G.; KIPLING, C.; LENCREN, E. D. The inverted microscope method of estimating algae number and statistical basis of estimating by counting. **Hydrobiologia**, v. 11, n. 2, p. 142–170, 1958.

OKSANEN, J. *et al.* **vegan: Community Ecology Package. R package version 2.6–10. 2024.** Disponível em: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>. Acesso em: 29 mai. 2026.

OLIVEIRA, L. B. D. **Variação espaço-temporal das respostas ecofisiológicas da comunidade fitoplancônica em uma lagoa costeira tropical com múltiplos usos:** lagoa Juara (Serra, ES). 2011. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) – Universidade Federal do Espírito Santo, Vitória, 2011.

PADISÁK, J. Phytoplankton. *In:* O’SULLIVAN, P. E.; REYNOLDS, C. S. (eds). **The lakes handbook: limnology and limnetic ecology.** Oxford: Blackwell Science, 2003. p. 251–308.

PARSONS, T. R.; MAITA, Y.; LALLI, C. M. **Manual of Chemical and Biological Methods for Seawater Analysis.** Oxford: Pergamon Press, 1984.

PASTICH, E. A. *et al.* Structure and dynamics of the phytoplankton community within a maturation pond in a semiarid region. **Brazilian Journal of Biology**, v. 76, p. 144–153, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1590/1519-6984.15214>. Acesso em: 29 mai. 2026.

PHILLIPS, L. G. *et al.* Operation of the Xanthophyll Cycle in Non-Stressed and Stressed Cells of *Dunaliella salina* Teod. **Journal of Plant Physiology**, v. 146, n. 4, p. 547–553, 1995. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(11\)82022-5](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(11)82022-5). Acesso em: 29 mai. 2026.

POMPÊO, M. L. **Macrófitas aquáticas e perifíton aspectos ecológicos e metodológicos.** São Carlos: RIMA, 2003. p. 7–21.

QGIS DEVELOPMENT TEAM. **QGIS Geographic Information System.** Versão 3.12 "București". QGIS Association, 2020. Disponível em: <https://www.qgis.org>. Acesso em: 7 fev. 2026.

R CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing.** Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2024.

REDFIELD, A. C. The biological control of chemical factors in the environment. **American Scientist**, v. 46, n. 3, p. 205–221, 1958.

REYNOLDS, C. S. **The ecology of freshwater phytoplankton**: Cambridge studies in ecology. Cambridge: Cambridge University press, 1984.

REYNOLDS, C. S. **Vegetation processes in the pelagic**: a model for ecosystem theory. In: KINNEY, O. (ed). Excellence in Ecology. Ecology Institute, v. 9, 1997. p. 471.

RODRIGUES-FILHO, J. L. et al. From ecological functions to ecosystem services: linking coastal lagoons biodiversity with human well-being. **Hydrobiologia**, v. 850, p. 2611–2653, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10750-023-05171-0>. Acesso em: 29 mai. 2026.

SANT'ANNA, C. L. et al. **Atlas de cianobactérias e microalgas de águas continentais brasileiras**. São Paulo: Instituto de Botânica, 2012.

SANTOS, D. C. **Distribuição Vertical da Comunidade Fitoplanctônica em uma Lagoa Costeira no Estado do Espírito Santo (Lagoa da UFES, Vitória-ES)**. 2005. Monografia (Ciências Biológicas) – Universidade Federal do Espírito Santo, Vitória, 2005.

SCHEFFER, M. **Ecology of Shallow Lakes (Population and Community Biology Series)**. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2004.

SCHUBERT, H.; TELES, I. Estuaries and coastal lagoons. In: SNOEIJIS-LEIJONMALM, P.; SCHUBERT, H.; RADZIEJEWSKA, T. (eds). **Biological Oceanography of the Baltic Sea**. Dordrecht: Springer, 2017. p. 483–509.

STRICKLAND, J. D.; PARSONS, T. R. A manual of sea water analysis. **Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada**, v. 125, p. 1–18, 1960.

TALLING, J. F. The Depletion of Carbon Dioxide from Lake Water by Phytoplankton. **Journal of Ecology**, v. 64, n. 1, p. 79–121, 1976. DOI: <https://doi.org/10.2307/2258685>. Acesso em: 29 mai. 2026.

TUNDISI, J. G.; MATSUMURA-TUNDISI, T. **Limnology**. Boca Raton: CRC Press, 2011.

ULLOA, M. J. et al. Harmful algal blooms and eutrophication along the mexican coast of the Gulf of Mexico large marine ecosystem. **Environmental Development**, v. 22, p. 120–128, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envdev.2016.10.007>. Acesso em: 29 mai. 2026.

UTERMÖHL, H. Zur Vervollkommung der quantitativen phytoplankton – methodik. Mitteilung Internationale **Vereinigung Fuer Theoretische unde Amgewandte Limnologie**, v. 9, p. 1–38, 1958.

VALDERRAMA, J. C. The simultaneous analysis of total nitrogen and phosphorus in natural waters. **Marine Chemistry**, p. 110–122, 1981.

VIEIRA, A. A. H. *et al.* Role of hydrophobic extracellular polysaccharide of *Aulacoseira granulata* (Bacillariophyceae) on aggregate formation in a turbulent and hypereutrophic reservoir. **Limnology and Oceanography**, v. 53, p. 1887–1899, 2008. DOI: <https://doi.org/10.4319/lo.2008.53.5.1887>. Acesso em: 29 mai. 2026.

WEBER, C. I. National Environmental Research Center Office of Research and Development U. S. Environmental Protection Agency Cincinnati. *In: Biological field and laboratory methods for measuring the quality surface water and effluents*. U.S.A., 1973. p. 1–17.

A Biologia Vegetal desempenha papel fundamental na compreensão dos processos que sustentam a produção agrícola, a conservação da biodiversidade e a resposta dos ecossistemas às mudanças ambientais. Reunindo contribuições de docentes, discentes e egressos do Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal do Espírito Santo (PPGBV/UFES), esta obra apresenta uma coletânea de capítulos que abordam temas atuais e relevantes relacionados à fisiologia vegetal, ecofisiologia, biotecnologia, biodiversidade e conservação de organismos fotossintetizantes.

Organizada em consonância com as linhas de pesquisa do Programa, a obra reflete a diversidade de abordagens científicas desenvolvidas ao longo de mais de duas décadas de atuação do PPGBV na formação de recursos humanos e na geração de conhecimento. Mais do que uma coletânea de capítulos, este livro representa o compromisso institucional com a pesquisa, a inovação e a difusão do conhecimento científico em Biologia Vegetal.



encontrografia

encontrografia.com
www.facebook.com/Encontrografia-Editora
www.instagram.com/encontrografiaeditora
www.twitter.com/encontrografia