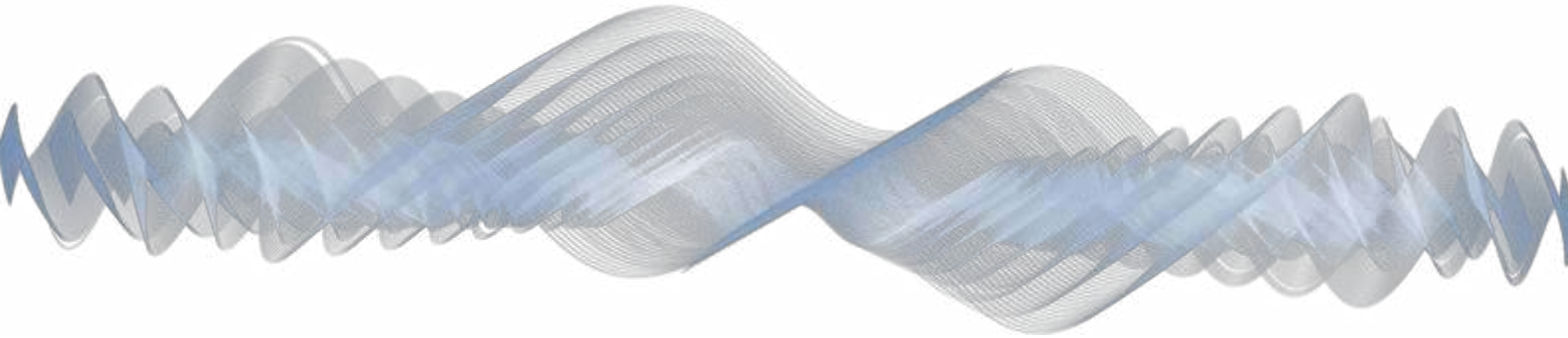
Multidisciplinary Sciences Reports

Revisão

ROS E O ESTRESSE OXIDATIVO POR SECA EM PLANTAS

ROS AND DROUGHT OXIDATIVE STRESS IN PLANTS

1 Marta Ribeiro Barbosa martaribeirobarbosa@gmail.com
1 Lindomar Maria de Souza lindomarsouza.ufrpe@gmail.com
1 Katarina Romênia Pinheiro Nascimento katarina_romenia@yahoo.com.br
1 Centro de Tecnologias Estratégicas do Nordeste



RESUMO

Plantas expostas a condições de estresses ambientais estão sujeitas a sofrer estresse oxidativo. A geração de espécies reativas de oxigênio (ROS) ocorre naturalmente em vários compartimentos celulares durante os processos metabólicos aeróbicos das plantas. Uma das estratégias das plantas para se proteger contra os efeitos deletérios do estresse oxidativo, é a manutenção dos baixos níveis de ROS através da ativação dos sistemas de defesa antioxidante enzimático ou não enzimático. A regulação das enzimas do sistema de defesa antioxidante está relacionada com a tolerância a estresses abióticos e pode garantir a proteção contra estresse oxidativo. Esta revisão objetivou fazer um apanhado de informações sobre a formação de ROS geradas durante o estresse oxidativo de plantas expostas à condição de seca. Foram selecionados artigos de acordo com a relevância do estudo e das informações sobre a fisiologia, bioquímia e anatomia de plantas sob estresse hídrico. O compilado de informações presentes nesta revisão auxiliam no desenvolvimento de novas pesquisas relacionadas à plantas sob estresses ambientais, possibilitando ampliar a obtenção de marcadoresbioquímicos, fisiológicos e anatômicos relacionados com a defesa do estresse em questão.

PALAVRAS-CHAVE: Estresses ambientais. Espécies reativas de oxigênio. Sistema de defesa antioxidante. Peroxidação lipídica.

Mult. Sci. Rep. 2023; v. 3 n. 3 / ISSN: **2764-0388**
DOI: https://doi.org/10.54038/ms.v3i3.44
Submetido: 18 Maio 2023 – Aceito: 19 Maio 2023

ABSTRACT

Plants exposed to environmental stress conditions are subject to oxidative stress. The generation of reactive oxygen species (ROS) occurs naturally in various cellular compartments during aerobic metabolic processes in plants. One of the strategies of plants to protect themselves against the deleterious effects of oxidative stress is to maintain low levels of ROS through the activation of enzymatic or non-enzymatic antioxidant defense systems. The regulation of antioxidant defense system enzymes is related to tolerance to abiotic stresses and may guarantee protection against oxidative stress. This review aimed to collect information on the formation of ROS generated during oxidative stress in plants exposed to drought conditions. Articles were selected according to the relevance of the study and information about the physiology, biochemistry and anatomy of plants under water stress. The compilation of information present in this review helps in the development of new research related to plants under environmental stress, making it possible to expand the collection of biochemical, physiological and anatomical markers related to the defense of the stress in question.

KEYWORDS: Environmental stresses. Oxigen-reactive species. Antioxidant defense system. Lipid peroxidation.

INTRODUÇÃO

Para conseguir sobreviver às mudanças ambientais, as plantas apresentam um sistema de defesa que as auxiliam no enfrentamento e na sobrevivência às condições adversas ao seu crescimento e desenvolvimento. Como resposta imediata a fatores estressantes, as plantas podem modificar aspectos fisiológicos, bioquímicos e /ou anatômicos, sendo, a ocorrência dessas respostas, de forma temporal ou em diferentes níveis de agente estressor (1).

Durante os processos metabólicos aeróbicos das plantas, naturalmente ocorre a geração de espécies reativas de oxigênio (ROS - reactive oxygen species) em vários compartimentos como cloroplastos, mitocôndrias e peroxissomos. ROS é um termo empregado para designar moléculas que possuem átomos de oxigênio reativos ou com potencial para reatividade (2, 3). Contudo, o excesso destes compostos pode causar danos celulares e levar a disfunções metabólicas, resultando em um estresse secundário conhecido como estresse oxidativo, processo que ocorre a oxidação de moléculas e componentes celulares pelo excesso de ROS, quando sua eliminação pelo sistema de defesa antioxidante não é suficiente (3, 4, 5,).

As consequências da ação das ROS são danos aos componentes celulares como proteínas, ácidos nucléicos e membranas celulares, sendo os danos às membranas um dos processos mais importantes, conhecidos por peroxidação lipídica. Nesse processo, as ROS causam alterações na estrutura das membranas, acarretando mau funcionamento, ocasionando perdas na seletividade das células (6). A peroxidação lipídica tem como subproduto o malondialdeído (MDA), o qual, ultimamente, vem sendo utilizado como um marcador bioquímico do estresse oxidativo (7, 8).

Para manter ou evitar o aumento nos níveis de ROS durante o estresse oxidativo, as plantas acionam os sistemas de defesa que podem ser enzimáticos e não enzimáticos. O sistema de defesa antioxidante não enzimático é formado por compostos como glutationa (GSH), ácido ascórbico (AsA), o α-tocoferol (vitamina E) e carotenoides, enquanto que, no sistema de defesa enzimático, atuam enzimas como superóxido dismutase (SOD, EC 1.15.1.1), catalase (CAT, EC 1.11.1.6), ascorbato peroxidase (APX, EC 1.11.1.1), glutationa redutase (GR, EC 1.6.4.2) (5, 9). O

Mult. Sci. Rep. 2023; v. 3 n. 3 / ISSN: **2764-0388**
DOI: https://doi.org/10.54038/ms.v3i3.44
Submetido: 18 Maio 2023 – Aceito: 19 Maio 2023

conhecimento a respeito do balanço das atividades do sistema de defesa antioxidante enzimático e não enzimático, bem como os níveis de ROS e produtos gerados durante o estresse secundário, são importantes para o entendimento da dinâmica da tolerância das plantas à seca. O objetivo desta revisão foi fazer um apanhado de informações sobre a formação de ROS geradas durante o estresse oxidativo de plantas expostas à condição de seca.

MATERIAL E MÉTODOS

As informações sobre o estresse oxidativo ocasionado pela seca em plantas que compõem a presente revisão foram obtidas através de artigos científicos, livros e capítulos de livros encontrados em bases de dados científicos (*Science Direct, Google* Acadêmico e Periódicos Capes). Foram coletadas 47 publicações , considerando a relevância e importância das informações contidas nos estudos. Nas buscas, as principais palavras-chave utilizadas foram: estresse oxidativo, estresse hídrico, espécies reativas de oxigênio, plantas sob estresse, enzimas antioxidantes, sistema de defesa enzimático e não enzimático em plantas. Estudos recentes constituíram parte importante da revisão, uma vez que apontam as perspectivas e contribuições de pesquisas voltadas aos avanços na área de melhoramento genético de plantas, bem como a importância desses estudos relacionados à tolerância de espécies nativas a estresses ambientais para a conservação de biomas. Nesta revisão foram utilizadas referências publicadas desde o ano de 2001 a 2022, levando em consideração a relevância da informação.

RESULTADOS E DISCUSSÕES

Das 47 publicações, foram utilizadas 36, levando em consideração a relevância e importância das informações contidas nos estudos Destas, cerca de 80% foram escritas em língua inglesa.

Os dados desses artigos foram copilados na forma de uma revisão integrativa abordando os tópicos abaixo.

DINÂMICA DO ESTRESSE EM PLANTAS

A resposta das plantas ao estresse compreende o efeito imediato de um determinado fator estressante em aspectos fisiológicos, bioquímicos e/ou anatômicos que influenciam em última instância o crescimento e/ou desenvolvimento das plantas. Essas respostas ocorrem mediante uma escala temporal de horas ou dias, em que o efeito do agente estressor pode ser constatado mediante um declínio no desempenho da planta (1). As plantas são seres sésseis, que são capazes de enfrentar e sobreviver às condições de seca, sob duas grandes estratégias, o escape e/ou a tolerância. O escape está relacionado às ações ou adaptações que servem para auxiliar as plantas a escapar (evitar) situações de estresse. É importante destacar que esse aspecto é limitado em espécies de ciclos de vida curto, que terminam antes que a seca ocorra. Já a tolerância refere-se às ações ou adaptações que permitem a planta resistir opondo-se ao estresse, com ou sem a diminuição do desempenho fisiológico (10).

No início da dinâmica do estresse, na primeira fase, mesmo na presença do agente estressor, as plantas apresentam manutenção no metabolismo (Fase sem estresse). Na fase seguinte, de alarme, as plantas apresentam um declínio de algumas funções primárias, como por exemplo, a atividade fotossintética, em que as plantas poderão atingir o estágio mínimo de resistência sem entrar para um quadro de dano agudo. Assim sendo, as espécies de plantas que conseguem se recuperar nessa fase atingem o estágio de resistência, que compreenderá a fase em que as plantas utilizam algumas estratégias fisiológicas, bioquímicas ou morfoanatômicas a fim de recuperar ou fortalecer todo o sistema para tolerar a ação do agente estressor por um dado período de tempo (11).

Quando a planta atinge o máximo de sua resistência a um determinado agente estressor, mas já não consegue manter essa resposta e as funções metabólicas começam a declinar novamente, a planta entra no estágio de exaustão. Nesta fase, se o agente estressor não for removido a tempo, pode acarretar danos crônicos e até a morte da planta, muito embora novos padrões de defesa possam se formar nesse momento. Com a remoção do agente estressor na fase de exaustão, as plantas podem

Mult. Sci. Rep. 2023; v. 3 n. 3 / ISSN: **2764-0388**
DOI: https://doi.org/10.54038/ms.v3i3.44
Submetido: 18 Maio 2023 – Aceito: 19 Maio 2023

passar para a fase seguinte que é de regeneração, em que ocorre uma recuperação parcial ou total das funções metabólicas (11).

Dentro da dinâmica do enfrentamento das plantas a estresses ambientais, em algum momento seu crescimento, desenvolvimento e produtividade podem ser prejudicados. Nesse contexto, as condições ambientais adversas provocam alterações no metabolismo celular das plantas, promovendo aumento nos níveis de moléculas oxidativas, as quais comprometem o funcionamento das atividades celulares, podendo acarretar um estresse secundário em nível molecular (12).

ESTRESSE OXIDATIVO DE PLANTAS EXPOSTAS AO DÉFICIT HÍDRICO

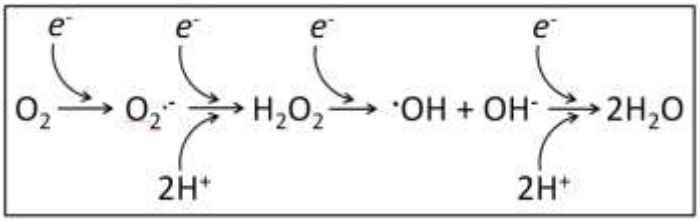
O estresse oxidativo é assim conhecido por ocorrerem altas concentrações de moléculas oxidantes e baixas de antioxidantes promovendo danos celulares. É considerado um estresse secundário por existir em nível celular e ocorrer após as primeiras respostas ao estresse. Esse nível de estresse acontece porque as ROS são formadas a partir da redução parcial ou da excitação do oxigênio atmosférico, o que as torna reativas e, consequentemente, com potencial para causar oxidação em macromoléculas celulares como proteínas, ácidos nucléicos e membranas (3, 4, 5,13).

A geração de ROS ocorre naturalmente durante o metabolismo celular. Contudo, as plantas possuem um sistema de defesa antioxidante capaz de eliminar essas moléculas a fim de mantê-las em baixos níveis. A capacidade de manter esse equilíbrio é chamada de homeostase redox. Neste sentido, o estresse oxidativo ocorre como resultado do desequilíbrio entre o acúmulo de ROS e sua eliminação pela ação de sistemas de defesa antioxidante, causando uma perturbação na homeostase redox. Em plantas expostas a agentes estressantes, quando a produção de ROS alcança altos níveis a ponto de o sistema de defesa antioxidante não conseguir retomar a homeostase redox, o nível de estresse oxidativo aumenta causando a morte celular. Neste caso, o estresse prejudica o crescimento e desenvolvimento da planta, podendo levar à morte (12).

Plantas expostas a condições extremas de estresse abiótico estão sujeitas a sofrer estresse oxidativo e as ROS mais encontradas em células vegetais nestas

condições são o radical superóxido ($O_2^{\cdot -}$), o peróxido de hidrogênio (H_2O_2), o oxigênio singleto ($^1O_2$) e o radical hidroxila ($^{\cdot}OH$) (5,14,15). A geração de ROS pode ocorrer pela redução parcial do oxigênio molecular e dos produtos resultantes deste processo, o qual é conhecido como redução tetravalente do oxigênio molecular à água. A redução do O_2 com um elétron (univalente) que escapa da cadeia de transporte de elétrons em cloroplastos e mitocôndrias resultam na formação do radical superóxido ($O_2^{\cdot -}$) (Figura 1) (3, 4, 16).

Figura 1. Formação de ROS pela redução tetravalente do oxigênio molecular à água. (Adaptado de Nordberg & Arnér, 2001)



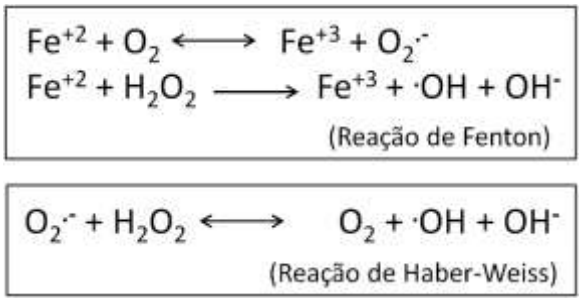
Em condições de déficit hídrico, o declínio nas taxas de assimilação de CO_2 devido ao fechamento estomático, pode levar a baixos níveis de CO_2 interno e acarretar a diminuiçãoda oxidação do NADPH durante a etapa de fixação do carbono na fotossíntese. Este evento tem como consequência uma queda da geração de $NADP^+$ e, quando isto ocorre, os elétrons da ferredoxina, os quais seriam utilizados para reduzir o $NADP^+$ no final da cadeia de transporte de elétrons, migram para moléculas de O_2 presentes no estroma, formando o $O_2^{\cdot -}$, numa reação denominada "reação de Mehler" (5, 18, 19, 20). As ROS podem ser formadas também pela transferência de energia de excitação daclorofila tripleto para o O_2, formando $^1O_2$. Em plantas sujeitas ao déficit hídrico, o $^1O_2$ é gerado na etapa fotoquímica da fotossíntese, durante a ativação fotoquímica da clorofila *a*, processo estimulado por uma diminuição na oxidação do NADPH acumulado no final da cadeia de transporte de elétrons por causa das baixas taxas de fixação de CO_2 nessas plantas. Esteevento acarreta um desequilíbrio entre a captação de energia luminosa e sua extinção fotoquímica, formando clorofila tripleto, a qual transfere sua energia excedente para O_2, formando $^1O_2$ (21, 22, 23, 24).

Mult. Sci. Rep. 2023; v. 3 n. 3 / ISSN: **2764-0388**
DOI: https://doi.org/10.54038/ms.v3i3.44
Submetido: 18 Maio 2023 – Aceito: 19 Maio 2023

O H_2O_2 é considerado uma ROS moderadamente reativa por não possuir elétrons desempareados, mas pode representar potencial perigo, quando acumulados em grande quantidade devido ao seu pequeno tamanho, o que facilita a sua travessia por membranas, permitindo sua migração entre diferentes compartimentos. Além disso, o H_2O_2 possui ação deletéria por atuar na formação do $^{\bullet}OH$, quando reage com metais de transição como o Fe^{2+} em uma reação conhecida por reação de Fenton (Figura 2)(3). Por outro lado, o H_2O_2 exerce importante papel na sinalização de genes regulados por tensões ambientais como seca, além de participar de processos metabólicos envolvidos no crescimento e desenvolvimento de plantas. Os níveis de H_2O_2 são considerados bons marcadores do estresse oxidativo e têm sido utilizados em vários estudos acerca de tolerância de plantas a condições de seca (5, 20, 25).

Os altos níveis de $O_2^{\bullet-}$ provocados por condições de estresse em plantas podem acarretar danos severos por estresse oxidativo ocasionados pelo $^{\bullet}OH$, uma vez que o $O_2^{\bullet-}$ pode reagir com Fe-S de proteínas, liberando íons Fe os quais são utilizados nas reações de Fenton e de Haber-Weis e formar $^{\bullet}OH$. Na presença de Fe^{+3} o $O_2^{\bullet-}$ pode gerar $^{\bullet}OH$ pela conversão do H_2O_2 através das reações de Fenton e de Haber-Weis (Figura 2) (3, 5).

Figura 2. Redução e oxidação do íon ferro na presença de superóxido e oxigênio reversivamente e formação do radical hidroxila ($^{\bullet}OH$) pela reação de Fenton. Formação do radical hirdoxila ($^{\bullet}OH$) pela reação de Haber-Weiss. (Adaptado de Demidchik, 2014; Caverzan et al., 2016)



Mult. Sci. Rep. 2023; v. 3 n. 3 / ISSN: **2764-0388**
DOI: https://doi.org/10.54038/ms.v3i3.44
Submetido: 18 Maio 2023 – Aceito: 19 Maio 2023

O •OH é considerado o oxidante mais reativo dentre as ROS, portanto, altamente prejudicial ao funcionamento celular. Devido à sua alta reatividade, o •OH é capaz de retirar átomos de hidrogênio de ácidos graxos insaturados da camada bilipídica tornando-os reativos. Este processo conhecido como peroxidação lipídica ocasiona a lise de membranas celulares, comprometendo sua integridade e tem como um dos principais produtos finais o malondialdeído (MDA), molécula reconhecida como um dos principais marcadores do estresse oxidativo em plantas (26).

Todos os componentes celulares podem sofrer a ação das ROS, sendo que as membranas são as mais atingidas em decorrência do processo de peroxidação lipídica, acarretando alterações na estrutura e, consequentemente, no funcionamento, ocasionando perdas na seletividade das células (6). A peroxidação de ácidos graxos insaturados presentes na membrana das células é um processo conhecido como lipoperoxidação ou peroxidação lipídica (27). O processo pode ser definido como uma cascata de eventos bioquímicos resultante da ação de radicais livres sobre os lipídios insaturados das membranas celulares, gerando principalmente radical alquila (L •), alcoxila (LO •) e peroxila (LOO•), levando à destruição de sua estrutura, falência dos mecanismos de troca de metabólitos e numa condição extrema, pode levar à morte celular (28).

A peroxidação lipídica pode ocorrer por reação enzimática, através de lipoxigenases ou de reação não enzimática, a qual é iniciada por radicais livres tais como oxigênio singleto ($^1O_2$) (29). O oxigênio singleto ($^1O_2$) gerado durante processos foto-oxidantes contribui para formação de uma dupla ligação, levando, após o rearranjo, à produção de hidroperóxidos de dienos conjugados. A proximidade das moléculas de ácidos graxos favorece a propagação de uma reação em cadeia por meio de reações entre os radicais lipídicos (L•), LO• e LOO• com o oxigênio, que pode levar a uma desorganização de grandes áreas de membrana, devido à propagação dos danos causados pela peroxidação lipídica (28, 29).

O processo de peroxidação lipídica se inicia com o ataque por radicais livres aos ácidos graxos polinsaturados (AGP) da membrana celular, sequestrando um

Mult. Sci. Rep. 2023; v. 3 n. 3 / ISSN: **2764-0388**
DOI: https://doi.org/10.54038/ms.v3i3.44
Submetido: 18 Maio 2023 – Aceito: 19 Maio 2023

átomo de hidrogênio do AGP e originando um $L^{\bullet}$, o qual reage com o O_2, resultando no radical peroxila ($LOO^{\bullet}$). Na sequência, o $LOO^{\bullet}$ dá origem novamente ao $L^{\bullet}$ pelo sequestro de um átomo de H^+ do AGP na formação de hidroperóxidos (LOOH). A união dos radicais $L^{\bullet}$ e $LOO^{\bullet}$ resulta em um composto estável (LOOL). O mesmo composto é formado na união de dois radicais $LOO^{\bullet}$, no final do processo (30).

Os danos causados às membranas biológicas em decorrência da peroxidação lipídica podem ser avaliados indiretamente pela mensuração do teor de malondialdeído (MDA) o qual é um subproduto da reação peroxidativa (31). O MDA é amplamente utilizado como marcador do estresse oxidativo em plantas sob condições de estresse (7, 8). As membranas celulares apresentam um sistema de defesa contra a ação das ROS. Esse sistema é composto por um conjunto de antioxidantes hidrofóbicos, em primeiro lugar os tocoferóis, além dos carotenoides e das xantofilas (32).

SISTEMA DE DEFESA ANTIOXIDANTE EM PLANTAS

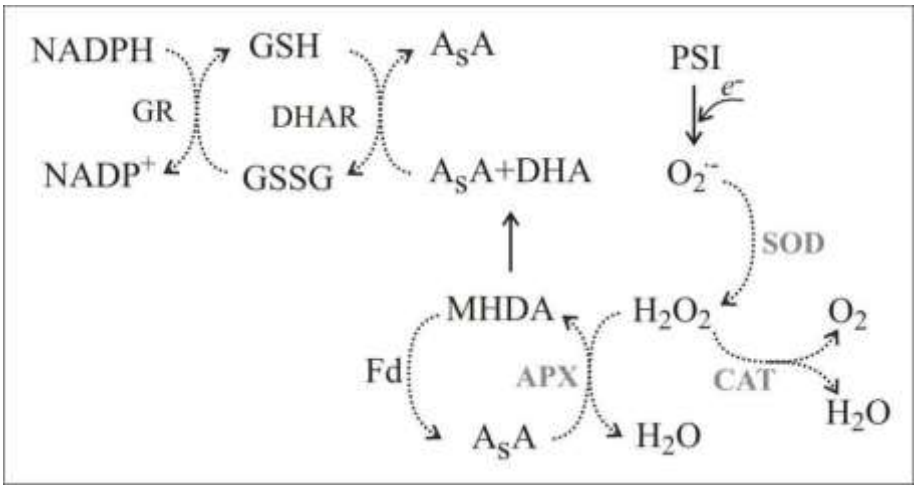
Para se proteger contra os efeitos deletérios do estresse oxidativo, as plantas procuram manter baixos níveis de ROS pela ativação dos sistemas de defesa antioxidante que podem ser ou não de natureza enzimática. Neste caso, o funcionamento deste sistema pode se dar através de alterações nos níveis de compostos não-enzimáticos como glutationa (GSH), ácido ascórbico (AsA), o α-tocoferol (vitamina E) e carotenoides, e nas atividades de enzimas antioxidantes como superóxido dismutase (SOD, EC 1.15.1.1), catalase (CAT, EC 1.11.1.6), ascorbato peroxidase (APX, EC 1.11.1.1), glutationa redutase (GR, EC 1.6.4.2), dentre outras (5, 9).

A SOD atua na linha de frente em combate a ROS e é responsável pela dismutação do $O_2^{\bullet-}$, quando ele se encontra em altos níveis em compartimentos celulares como cloroplastos, mitocôndrias, citosol e peroxissomos. Nesta ação, a enzima converte o $O_2^{\bullet-}$ a H_2O_2 e O_2. O H_2O_2 gerado pela SOD pode ser convertido a moléculas de H_2O e O_2 pela enzima CAT e de H_2O pela APX através de uma rede de reações denominada via do ascorbato glutationa (Figura 3). Assim, o

Mult. Sci. Rep. 2023; v. 3 n. 3 / ISSN: **2764-0388**
DOI: https://doi.org/10.54038/ms.v3i3.44
Submetido: 18 Maio 2023 – Aceito: 19 Maio 2023

equilíbrio das atividades destas enzimas é crucial para amenizar os níveis de ROS em plantas, sobretudo nas expostas a estresses (3, 5).

Figura 3. Representação esquemática da geração de ROS no fotossistema I (PS I) e sua eliminação pelas enzimas SOD, APX e CAT e pelo ciclo do ascorbato-glutationa. AsA – ascorbato; MDHA – monodeidroascorbato; DHA – deidroascorbato; DHAR – deidroascorbato redutase; GSH – glutationa reduzida; GSSG – glutationa oxidada; Fd – ferredoxina. (Adaptado de Nordberg & Arnér, 2001)



Para diminuir o acúmulo de H_2O_2 e evitar os danos acarretados pelo estresse oxidativo, plantas acionam alterações nas atividades das enzimas APX e CAT. A APX é uma enzima da família das peroxidases e suas isoformas podem atuar no citosol, cloroplastos, mitocôndrias e peroxissomos. Nos cloroplastos exerce um determinante papel na conversão do H_2O_2 em H_2O no ciclo do ascorbato glutationa, um importante sistema de eliminação do H_2O_2 em plantas sob estresse abiótico (Figura 3) (5, 9, 25).

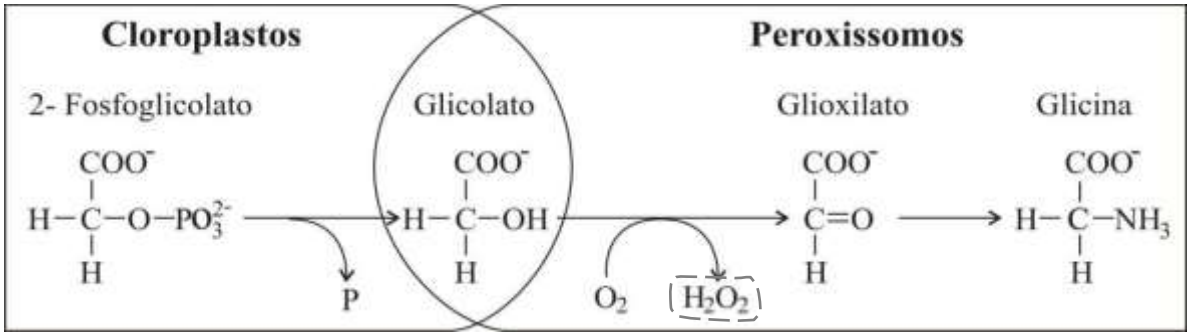
A APX executa um importante papel na eliminação rápida de H_2O_2, uma vez que possui alta afinidade com o composto, o que permite a sua eliminação mesmo quandopresente em baixas concentrações. Esta afinidade dá-se porque a cinética enzimática daAPX tem uma constante de Michaelis-Menten (K_M) na ordem de µM, uma vez que requer apenas uma molécula de H_2O_2 para convertê-

Mult. Sci. Rep. 2023; v. 3 n. 3 / ISSN: **2764-0388**
DOI: https://doi.org/10.54038/ms.v3i3.44
Submetido: 18 Maio 2023 – Aceito: 19 Maio 2023

lo em H_2O na presença do ascorbato como doador de elétron. Diferente da APX, a CAT age na eliminação do H_2O_2 quando a moléculase encontra em maiores concentrações devido à sua K_M a qual se apresenta na grandeza de mM. Neste processo, a enzima requer $2H_2O_2$ para formar $2H_2O$ e O_2 sem a presença de poder redutor (19, 33).

A atuação da CAT na detoxificação do H_2O_2 ocorre principalmente nos peroxissomos durante a fotorrespiração. Os peroxissomos são considerados como o principal sítio de produção de H_2O_2 gerado pela fotorrespiração em função do decréscimo da assimilação do CO_2 em plantas C_3 expostas a estresses abióticos como a seca. Neste caso, as baixas concentrações de CO_2 interno provocadas pelo fechamento estomático promove o decréscimo na relação CO_2/O_2, ativando a função oxigenase da enzima ribulose-1,5-bifosfato (Rubisco). Na via respiratória, o H_2O_2 é gerado como produto secundário quando o 2-fosfoglicolato(2PG) oriundo dos cloroplastos é exportado para os peroxissomos onde é convertido a glioxilato (Figura 4) (25, 34).

Figura 4. Formação do H_2O_2 nos peroxissomos durante a fotorrespiração (Adaptado de Bao et al., 2021)



O glioxilato formado nos peroxissomos dá seguimento a uma série de reações envolvendo as mitocôndrias e cloroplastos para gerar 3-fosfoglicerato, molécula intermediáriado processo de fixação do carbono da fotossíntese. Em plantas C_3 sob condições de estresse hídrico, a fotorrespiração ocorre para o melhor aproveitamento do carbono fixado na molécula do 2-fosfoglicerato (2PG). No final do processo, uma molécula de CO_2 em cada duas de 2PG é liberada,

Mult. Sci. Rep. 2023; v. 3 n. 3 / ISSN: **2764-0388**
DOI: https://doi.org/10.54038/ms.v3i3.44
Submetido: 18 Maio 2023 – Aceito: 19 Maio 2023

por isso a fotorrespiração diminui a eficiência fotossintética e é considerada desvantajosa neste caso. Contudo, algumas pesquisas vêm revelando a importância da via respiratória como auxílio à fotossíntese em plantas sob estresse (24, 25, 34, 36).

A regulação das enzimas do sistema antioxidante está relacionada com a tolerância a estresses abióticos como a seca e pode garantir a proteção contra estresse oxidativo, estabilizando processos metabólicos como a fotossíntese em inúmeras espécies e variedades de plantas tolerantes (15). A avaliação do balanço entre as atividades de enzimas dos sistemas antioxidantes como SOD, APX e CAT, bem como dos níveis de ROS como o H_2O_2 e dos produtos gerados durante o estresse secundário como MDA, são importante fontes de informações acerca da dinâmica da tolerância à seca em plantas.

CONCLUSÃO

Conforme os objetivos explanados, as informações a respeito da importância das ROS diante do estresse oxidativo por seca em plantas, fornecem um compilado de informações relevantes que podem ser utilizadas para traçar um perfil de respostas na obtenção de marcadores bioquímicos relacionados com a defesa do estresse em questão. As informações expostas na revisão podem auxiliar no desenvolvimento de novas pesquisas a cerca da dinâmica do estresse oxidativo por seca em plantas sujeitas as intempéries ambientais. O acesso a essas informações pode facilitar na busca de novos marcadores para o estresse oxidativo, os quais podem ser bem utilizados, tanto para processos de seleção de genótipos agronomicamente desejáveis como para avaliações de espécies de interesse socioeconômico e ecológico como em programas de conservação e manejo florestal, com base na dinâmica de resposta de espécies nativas frente às mudanças climáticas.

Mult. Sci. Rep. 2023; v. 3 n. 3 / ISSN: **2764-0388**
DOI: https://doi.org/10.54038/ms.v3i3.44
Submetido: 18 Maio 2023 – Aceito: 19 Maio 2023

REFERÊNCIAS

1. Farooq MA, Niazi AK, Akhtar J, Saifullah, Farooq M, Souri Z, Karimi N, Rengel Z. Acquiring control: The evolution of ROS-Induced oxidative stress and redox signaling pathways in plant stress responses. *Plant Physiol Biochem* 2019; 141: 353-369.
2. Mansoor S, Wani OA, Lone JK, Manhas S, Kour N, Alam P, Ahmad A, Ahmad. Reactive oxygen species in plants: from source to sink. *Antioxidants* 2022;11(225): 1-14.
3. Demidchik, V. Mechanisms of oxidative stress in plants: from classical chemistry to cell biology. *Environmental and Experimental Botany* 2015; 109: 212-228.
4. Inupakutika MA, Sengupta S, Devireddy AR, Azad RK, Mittler R. The evolution of reactive oxygen species metabolism. *J Exp Bot* 2016; 67(21): 5933-5943.
5. Caverzan, A, Casassola, A, Brammer, S.P. Reactive oxygen species and antioxidant enzymes involved in plant tolerance to stress. In: Shanker, A.K, Shanker, C. Abiotic and biotic stress in plants - recent advances and future perspectives. Publisher: InTech, Chapters published, 2016. p. 463-480.
6. Dumanovic J, Nepovimova E, Natic, M, Kuc K, Jacevic V. The significance of reactive oxygen species and antioxidant defense system in plants: a concise overview. *Front. Plant Sci*. 2021; 11: 1-13.
7. Liang X, Qian R, Wang D, Liu L, Sun C, Lin X. Lipid-Derived Aldehydes: New Key Mediators of Plant Growth and Stress Responses. *Biology* 2022; 11(11): 1590.
8. Morales M, Munné-Bosch S. Malondialdehyde: Facts and Artifacts. *Plant Physiol* 2019; 180(3): 1246-1250.
9. Souza LM, Oliveira MT, Morais MB, Palhares Neto L, Barbosa MR, Zarate-Salazar JR, Ulisses C, Camara TR. Does the type of substrate influence growth and antioxidant systems? Case study of *Myracrodruon urundeuva* under water deficit. *S Afr J Bot* 2022; 151: 841-851.

Mult. Sci. Rep. 2023; v. 3 n. 3 / ISSN: **2764-0388**
DOI: https://doi.org/10.54038/ms.v3i3.44
Submetido: 18 Maio 2023 – Aceito: 19 Maio 2023

10. Durães FOM, Gama EEG, Santos FG, Guimarães CM, Ribeiro-Junior WQ, Trindade MG, Gomide RL, Albuquerque PEP. Fenotipagem para tolerância à seca: protocolos e características específicas visando o melhoramento genético de cereais. Embrapa, Circular Técnica n. 54 2004, ISSN 1518-4269.
11. Lichtenthaler HK. The stress concept in plants: an introduction. *Ann NY Acad Sci* 2006; 30(851): 187-198.
12. Chaki M, Begara-Morales JC, Barroso JB. Oxidative Stress in Plants. *Antioxidants* 2020; 9(481): 2-4. doi:10.3390/antiox9060481
13. Azzi A. Oxidative stress: What is it? Can it be measured? Where is it located? Can it be good or bad? Can it be prevented? Can it be cured? *Antioxidants* 2022; 11(1431): 1-11.
14. Mareri L, Luigi P, Giampiero C. Environmental stress and plants. *Int J Mol Sci* 2022; *23*(10): 5416: 1-9.
15. Simova-Stoilova L, Vassileva V, Feller U. Selection and breeding of suitable crop genotypes for drought and heat periods in a changing climate: which morphological and physiological properties should be considered? *Agriculture* 2016; 6(26): 1-19.
16. Bhattacharjee S. Sites of generation and physicochemical basis of formation of reactive oxygen species in plant cell. In: Gupta SD. Reactive oxygen species and antioxidants in higher plants. Enfield: Science Publishers, 2010. p. 1-30.
17. Nordberg J, Arnér ESJ. Reactive oxygen species, antioxidants, and the mammalian thioredoxin system. *Free radic biol med* 2001; 31(11): 1287-1312.
18. Xie X, He Z, Chen N, Tang Z, Wang Q, Cai Y. The roles of environmental factors in regulation of oxidative stress in plant. *Biomed Res Int* 2019; 23(5416): 1-9.
19. Puthur JT. Antioxidants and cellular antioxidation mechanism in plants. *South Indian Journal of Biological Sciences* 2016; 2(1): 14-17.
20. Roach T, Krieger-Liszkay A. Regulation of photosynthetic electron transport and photoinhibition. *Curr Protein Pept Sci* 2014; 15(4): 351-362.

Mult. Sci. Rep. 2023; v. 3 n. 3 / ISSN: **2764-0388**
DOI: https://doi.org/10.54038/ms.v3i3.44
Submetido: 18 Maio 2023 – Aceito: 19 Maio 2023

21. Palhares Neto L, Souza LM, Morais MB, Arruda ECP, Figueiredo RCBQ, Albuquerque CC, Ulisses C. Morphophysiological and biochemical responses of *Lippia grata* Schauer (Verbenaceae) to water deficit. *J Plant Growth Regul* 2019; 1: 1-15.
22. Mor A, Koh E, Weiner L, Rosenwasser S, Sibony-Benyamini H, Fluhr R. Singlet oxygen signatures are detected independent of light or chloroplasts in response to multiple stresses. *Plant Physiol* 2014; 165(1): 249-261.
23. Esteban R, Barrutia O, Artetxe U, Fernández-Marín B, Hernández A, García-Plazaola JI. Internal and external factors affecting photosynthetic pigment composition in plants: a meta-analytical approach. *New Phytol* 2015; 206: 268-280.
24. Kim Y, Lee JH, Ha H, Im SW, Nam KT. Material science lesson from the biological photosystem. *Nano Convergence* 2016; 3(19): 1-11.
25. Sofo A, Scopa A, Nuzzaci M, Vitti A. Ascorbate Peroxidase and Catalase Activities and Their Genetic Regulation in Plants Subjected to Drought and Salinity Stresses. *Int J Mol Sci* 2015; 16(6): 13561-13578.
26. Souza LM, Barbosa MR, Morais MB, Neto LP, Ulisses C, Camara TR. Biochemical and morphophysiological strategies of *Myracrodruon urundeuva* plants under water deficit. *Biol plant* 2020; 64(1): 20-31.
27. Bezerra FJ, Rezende AA, Rodrigues SJ, Almeida MG. Determinação das substâncias reativas ao ácido tiobarbitúrico como indicador da peroxidação lipídica em ratos tratados com sevoflurano. *Rev Bras Anestesiol* 2004; 54(5): 640-649.
28. Lima ES, Abdalla DSP. Peroxidação lipídica: mecanismos e avaliação em amostras biológicas. *Rev Bras Ciênc Farm* 2001*;* 37(3): 293-30.
29. Montillet JL, Cacas JL, Garnier L, Montané MH, Douki T, Bessoule JJ, Polkowska-Kowalczyk L, Maciejewska U, Agnel JP, Vial A, Triantaphylidès C. The upstream oxylipin profile of *Arabidopsis thaliana*: a tool to scan for oxidative stresses. *Plant J* 2004; 40(3): 439-451.

Mult. Sci. Rep. 2023; v. 3 n. 3 / ISSN: **2764-0388**
DOI: https://doi.org/10.54038/ms.v3i3.44
Submetido: 18 Maio 2023 – Aceito: 19 Maio 2023

30. Luz HKM, Wanderley LSLS, Faustino LR, Silva CMG, Figueiredo JR, Rodrigues APR. Papel de agentes antioxidantes na criopreservação de células germinativas e embriões. *Acta Scientiae Veterinariae* 2011; 39(2): 956: 1-15.
31. Ali Q, Ashraf, M. Induction of drought tolerance in maize (*Zea mays* L.) due to exogenous application of trehalose: growth, photosynthesis, water relations and oxidative defence mechanism. *J Agro Crop Sci* 2011; 197(4): 258-271.
32. Ferreira, ICFR; Abreu, Rui M.V. Stress oxidativo, antioxidantes e fitoquímicos. *Bioanálise* 2007; 4(2): 32-39.
33. Barbosa MR, Silva MMA, Willadino L, Ulisses C, Camara, TR. Geração e desintoxicação enzimática de espécies reativas de oxigênio em plantas. *Ciênc Rural* 2014; 44(3): 453-460.
34. Eisenhut M, Brautigam A, Timm S, Florian A, Tohge T, Fernie AR, Bauwe H, Weber APM. Photorespiration is crucial for dynamic response of photosynthetic metabolism and stomatal movement to altered CO_2 availability. *Mol Plant* 2017; 10: 47-61.
35. Bao H, Morency M, Rianti R, Saeheng S, Roje S, Weber APM, Walker BJ. Catalase protects against nonenzymatic decarboxylations during photorespiration in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Direct* 2021; 5: 1-13, e366. https://doi.org/10.1002/pld3.366
36. Roach T, Krieger-Liszkay A. Regulation of photosynthetic electron transport and photoinhibition. *Curr Protein Pept Sci* 2014; 15(4): 351-362.

Mult. Sci. Rep. 2023; v. 3 n. 3 / ISSN: **2764-0388**
DOI: https://doi.org/10.54038/ms.v3i3.44
Submetido: 18 Maio 2023 – Aceito: 19 Maio 2023