REVISTA TÓPICOS
ISSN 2965-6672 | Qualis A2

ENZIMAS ANTIOXIDANTES E TOLERÂNCIA DE PLANTAS A ESTRESSES AMBIENTAIS: DA BIOQUÍMICA À INTERPRETAÇÃO DOS RESULTADOS

ANTIOXIDANT ENZYMES AND PLANT TOLERANCE TO ENVIRONMENTAL STRESSES: FROM BIOCHEMISTRY TO THE INTERPRETATION OF RESULTS

Ciências Biológicas, Ciências Agrárias • 14/11/2026

REGISTRO DOI: 10.70773/revistatopicos/794381034

Fellipe Oliveira da Silva Barbieri[1]

Jeany Karla da Silva Ferreira[2]

Gabriel Silva Leite[3]

Mariana Oliveira Soldera[4]

Ariani Silva Marques[5]

RESUMO

Esta revisão narrativa aborda as enzimas antioxidantes de plantas cultivadas e nativas expostas a estresses ambientais. Déficit hídrico, salinidade, temperaturas extremas, elementos-traço, alagamento, excesso de luz e patógenos desequilibram a produção e a remoção de espécies reativas de oxigênio (EROs) e podem causar dano oxidativo a lipídios, proteínas e ácidos nucleicos. O trabalho descreve a função, a localização e o mecanismo de reação da superóxido dismutase, da catalase, da ascorbato peroxidase e das demais enzimas do ciclo ascorbato-glutationa, das peroxidases de classe III e das glutationa peroxidases. Explica como a síntese e a atividade dessas enzimas são induzidas, da percepção do sinal por ácido abscísico, NADPH oxidases, cálcio, MAPK e óxido nítrico à regulação transcricional, pós-transcricional e pós-traducional. Compara, em seguida, a origem das EROs e a resposta enzimática em cada tipo de estresse e discute as diferenças entre espécies cultivadas, parentes silvestres e espécies nativas, com exemplos do Cerrado. A literatura indica que genótipos tolerantes tendem a sustentar maior atividade antioxidante e menor peroxidação lipídica, mas a resposta depende do tipo, da intensidade e da duração do estresse, do estádio e do tecido amostrado, e espécies adaptadas podem tolerar o estresse sem elevar a atividade enzimática. As enzimas antioxidantes constituem componentes relevantes da tolerância, porém exigem interpretação conjunta com indicadores de dano, fisiológicos e de crescimento.

Palavras-chave: estresse abiótico; espécies reativas de oxigênio; superóxido dismutase; catalase; ascorbato peroxidase; espécies nativas; Cerrado.

ABSTRACT

This narrative review addresses the antioxidant enzymes of

cultivated and native plants exposed to environmental stresses. Water deficit, salinity, extreme temperatures, trace elements, flooding, excess light and pathogens unbalance the production and removal of reactive oxygen species (ROS) and may cause oxidative damage to lipids, proteins and nucleic acids. The paper describes the function, location and reaction mechanism of superoxide dismutase, catalase, ascorbate peroxidase and the other enzymes of the ascorbate-glutathione cycle, class III peroxidases and glutathione peroxidases. It explains how the synthesis and activity of these enzymes are induced, from signal perception through abscisic acid, NADPH oxidases, calcium, MAPK and nitric oxide to transcriptional, post-transcriptional and post-translational regulation. It then compares the origin of ROS and the enzymatic response under each type of stress and discusses the differences among cultivated species, wild relatives and native species, with examples from the Brazilian Cerrado. The literature indicates that tolerant genotypes tend to sustain higher antioxidant activity and lower lipid peroxidation, but the response depends on the type, intensity and duration of stress, on the developmental stage and on the sampled tissue, and adapted species may tolerate stress without raising enzyme activity. Antioxidant enzymes are relevant components of tolerance, but they require joint interpretation with damage, physiological and growth indicators.
Keywords: abiotic stress; reactive oxygen species; superoxide dismutase; catalase; ascorbate peroxidase; native species; Cerrado.

1. INTRODUÇÃO

As plantas são organismos sésseis e, ao longo do ciclo de vida, ficam expostas a déficit hídrico, salinidade, temperaturas extremas, metais em excesso, alagamento, alta irradiância e ataque de patógenos. No

campo e nos ambientes naturais, esses fatores raramente ocorrem isolados, e a resposta a uma combinação de estresses não pode ser deduzida da resposta a cada um deles (Mittler, 2006). O problema tende a se agravar, pois o crescimento e a sobrevivência das plantas declinam de forma acentuada à medida que aumenta o número de fatores de estresse simultâneos associados às mudanças climáticas e à poluição (Zandalinas, Fritschi e Mittler, 2021). Nas culturas agrícolas as perdas são expressivas, e em milho uma síntese global estimou redução média de 39,3% na produtividade para uma redução de cerca de 40% na disponibilidade de água (Daryanto, Wang e Jacinthe, 2016).

Apesar de sua diversidade, esses estresses têm em comum o fato de alterarem o balanço entre a produção e a remoção de espécies reativas de oxigênio (EROs) (Gill e Tuteja, 2010; Hasanuzzaman *et al.*, 2020; Mittler, 2002). Por essa razão, as atividades de superóxido dismutase, catalase e peroxidases estão entre as variáveis bioquímicas mais medidas em estudos de estresse, tanto em espécies cultivadas quanto em espécies nativas avaliadas para conservação, restauração ou fitorremediação.

A interpretação desses resultados nem sempre é direta, porque as EROs também atuam como moléculas sinalizadoras, necessárias à percepção do estresse e à ativação dos mecanismos de aclimatação (Mittler *et al.*, 2022). O papel das modificações oxidativas na resposta das plantas ao estresse, bem documentado no caso da seca, ainda apresenta lacunas (Noctor, Mhamdi e Foyer, 2014). Por isso, a interpretação dos dados obtidos em qualquer espécie requer conhecer a função de cada enzima, o compartimento em que atua e a forma como sua síntese é controlada.

Esta revisão narrativa busca compreender como diferentes tipos de estresse convergem para a produção de EROs, descrever os aspectos bioquímicos das principais enzimas antioxidantes (características, reações catalisadas, localização celular e mecanismos de indução), comparar as respostas enzimáticas desencadeadas por diferentes condições de estresse e discutir as particularidades das respostas antioxidantes em plantas cultivadas e em espécies nativas. O milho (*Zea mays* L.) submetido ao déficit hídrico é adotado como modelo de referência, por reunir mais evidências sobre os mecanismos de indução das respostas antioxidantes e sobre as diferenças de comportamento entre genótipos. A busca bibliográfica foi conduzida nas bases PubMed e SciELO, no repositório da Embrapa e em páginas de periódicos científicos, com combinações de termos relacionados às enzimas antioxidantes (*antioxidant enzymes*, *superoxide dismutase*, *catalase* e *ascorbate peroxidase*), aos tipos de estresse (*drought*, *salinity*, *heat*, *chilling*, *heavy metals* e *flooding*) e aos materiais vegetais (*hybrids*, *wild relatives*, *native species* e *Cerrado*). Também foram consultados artigos de revisão de referência sobre o metabolismo das EROs em plantas.

2. ORIGEM DO ESTRESSE OXIDATIVO EM PLANTAS

2.1. Por Que Estresses Diferentes Convergem para as EROs

As EROs são produzidas continuamente pelo metabolismo aeróbico, e os estresses aumentam essa produção, reduzem a capacidade de remoção ou provocam os dois efeitos, o que ocorre principalmente por três rotas. A primeira é o desequilíbrio entre a energia luminosa absorvida e a capacidade de utilizá-la, pois qualquer fator que limite a fixação de CO_2 enquanto a absorção de luz continua, como seca, salinidade, frio ou calor, mantém a cadeia de transporte de elétrons

reduzida e favorece a transferência de elétrons e de energia para o oxigênio. A segunda é a ação química direta do agente estressor, como ocorre com metais capazes de catalisar a formação de radicais ou de inativar componentes da defesa. A terceira é a produção de EROs pela própria planta, por NADPH oxidases da membrana plasmática, como parte da sinalização e da defesa contra patógenos (Hasanuzzaman *et al.*, 2020; Miller *et al.*, 2010).

No déficit hídrico, a redução da disponibilidade de água leva ao fechamento estomático, regulado principalmente pelo ácido abscísico (ABA). A menor condutância estomática limita a entrada de CO_2 nas folhas e reduz a assimilação de carbono. O consumo de NADPH e ATP pelo ciclo de Calvin-Benson diminui, enquanto a absorção de luz pode permanecer elevada, o que mantém reduzidos os componentes da cadeia de transporte de elétrons dos cloroplastos e aumenta a probabilidade de transferência de elétrons para o oxigênio molecular. A formação de EROs se intensifica quando os mecanismos de dissipação do excesso de energia e de defesa antioxidante são insuficientes para manter a homeostase redox (Miller *et al.*, 2010; Noctor, Mhamdi e Foyer, 2014).

Em estudos de campo com híbridos de milho, três semanas de suspensão da irrigação reduziram a taxa fotossintética em cerca de 50% e a transpiração em cerca de 31%, ao mesmo tempo em que elevaram os teores de peróxido de hidrogênio e de malondialdeído nas folhas (Yousaf *et al.*, 2023).

2.2. Sítios Celulares de Produção de EROs

No cloroplasto, o fotossistema II é a principal fonte de oxigênio singleto ($^1O_2$), formado quando a clorofila em estado tripleto

transfere energia ao O_2, enquanto o lado aceptor do fotossistema I reduz o O_2 a radical superóxido ($O_2^{\bullet-}$) na chamada reação de Mehler (Asada, 1999; Gill e Tuteja, 2010). Na mitocôndria, o superóxido se forma principalmente nos complexos I e III da cadeia respiratória e na ubiquinona (Gill e Tuteja, 2010). Nos peroxissomos, o peróxido de hidrogênio (H_2O_2) é produzido diretamente por oxidases, com destaque para a glicolato oxidase da fotorrespiração (Mhamdi *et al.*, 2010; Smirnoff e Arnaud, 2019).

As NADPH oxidases da membrana plasmática, denominadas RBOH (*respiratory burst oxidase homologues*), transferem elétrons do NADPH citosólico para o oxigênio presente no apoplasto e produzem o radical superóxido de forma regulada. Sua atividade é controlada por sinais de cálcio e por fosforilação, o que as torna componentes das vias de sinalização redox (Suzuki *et al.*, 2011). Peroxidases de classe III e outras oxidases associadas à parede celular também contribuem para a formação de H_2O_2 no apoplasto (Smirnoff e Arnaud, 2019). A produção de EROs decorrente do metabolismo nos cloroplastos, nas mitocôndrias e nos peroxissomos difere, portanto, daquela associada à sinalização pelas RBOH, e essa diferença ajuda a explicar por que as EROs causam dano oxidativo quando se acumulam em excesso e, ao mesmo tempo, atuam como sinais na ativação da defesa e da aclimatação ao estresse (Waszczak, Carmody e Kangasjärvi, 2018).

2.3. Química das EROs e Natureza do Dano Oxidativo

As EROs diferem quanto à reatividade química, ao tempo de vida e à capacidade de atravessar membranas. O radical superóxido ($O_2^{\bullet-}$) tem reatividade moderada e baixa permeabilidade às membranas e é rapidamente convertido em peróxido de hidrogênio (H_2O_2) pelas

superóxido dismutases. O H_2O_2 é relativamente estável, atravessa membranas com o auxílio de aquaporinas e oxida resíduos específicos de cisteína em proteínas-alvo, características que favorecem sua atuação como molécula sinalizadora (Smirnoff e Arnaud, 2019). O radical hidroxila ($^{\cdot}OH$) é extremamente reativo, reage com moléculas próximas ao local em que se forma e não é removido por nenhum sistema enzimático. Sua formação ocorre, entre outras vias, pela reação de Fenton (Equação 1), na qual o H_2O_2 reage com íons metálicos reduzidos, como o Fe^{2+}, e o Fe^{3+} formado pode ser novamente reduzido pelo superóxido (Apel e Hirt, 2004).

$$Fe^{2+} + H_2O_2 \rightarrow Fe^{3+} + OH \quad + \cdot OH \ (1)$$

Como o radical hidroxila não pode ser removido depois de formado, a proteção celular depende de manter controladas as concentrações de superóxido e de H_2O_2, função exercida pelo sistema antioxidante. Quando a capacidade desse sistema é excedida, as EROs se acumulam e ocorre o dano oxidativo, caracterizado por peroxidação de lipídios, carbonilação de proteínas, inativação de enzimas e lesões no DNA (Apel e Hirt, 2004; Gill e Tuteja, 2010). Em *Arabidopsis thaliana*, a proteção do DNA nuclear contra o H_2O_2 associado à fotorrespiração depende da ação coordenada da catalase peroxissomal e da ascorbato peroxidase citosólica, o que mostra que a defesa antioxidante resulta da integração entre componentes e compartimentos celulares (Vanderauwera *et al.*, 2011).

2.4. Metabolismo Fotossintético em Plantas C_3 e C_4

A via fotossintética determina as principais fontes de EROs, e em espécies com metabolismo C_3 a fotorrespiração é uma fonte importante de H_2O_2 nas folhas expostas à luz, especialmente

quando o fechamento estomático reduz a concentração interna de CO_2 e favorece a atividade oxigenase da Rubisco. A produção de H_2O_2 nos peroxissomos aumenta nessas condições, e estudos com plantas de tabaco deficientes em catalase demonstraram que essa enzima remove o H_2O_2 gerado na fotorrespiração e é indispensável à proteção contra o estresse oxidativo em plantas C_3 (Willekens *et al.*, 1997).

Nas plantas com metabolismo fotossintético C_4, o mecanismo de concentração de CO_2 reduz a fotorrespiração, e a defesa antioxidante se organiza de modo particular. O milho (*Zea mays* L.) pertence ao subtipo C_4 NADP-enzima málica e apresenta divisão funcional entre as células do mesofilo e as da bainha vascular, que se reflete na distribuição dos componentes do sistema antioxidante. Em folhas de milho, a glutationa redutase e a desidroascorbato redutase localizam-se predominantemente no mesofilo, enquanto o ascorbato, a ascorbato peroxidase e a superóxido dismutase concentram-se nas células da bainha vascular. A catalase, a glutationa reduzida e a monodesidroascorbato redutase distribuem-se de forma aproximadamente equivalente entre os dois tipos celulares (Doulis *et al.*, 1997).

Essa compartimentação favorece a especialização metabólica, mas pode ser um ponto vulnerável da defesa antioxidante. Em folhas de milho expostas ao paraquat ou a baixas temperaturas, as proteínas das células da bainha vascular foram mais suscetíveis ao dano oxidativo do que as do mesofilo (Kingston-Smith e Foyer, 2000). Esses experimentos não foram realizados sob déficit hídrico, mas sugerem que a dependência da integração metabólica entre os tipos celulares pode limitar a proteção antioxidante quando a produção de EROs aumenta.

O mecanismo de concentração de CO_2 das plantas C_4 reduz a fotorrespiração em condições favoráveis, mas o déficit hídrico severo, com intensa restrição estomática, pode alterar seu funcionamento. Nessas condições, a contribuição relativa dos cloroplastos e dos peroxissomos para a produção de H_2O_2 pode mudar, em magnitude que depende da intensidade do estresse e das respostas fisiológicas do genótipo.

3. ENZIMAS ANTIOXIDANTES E SEU FUNCIONAMENTO

O sistema antioxidante das plantas é constituído por componentes não enzimáticos, como ascorbato, glutationa, tocoferóis, carotenoides e compostos fenólicos, e por um conjunto de enzimas que atuam de maneira coordenada (Gill e Tuteja, 2010). A superóxido dismutase (SOD) converte o radical superóxido em H_2O_2, que é reduzido a água por catalase (CAT), ascorbato peroxidase (APX), peroxidases de classe III (POD) e glutationa peroxidases (GPX), conforme as características bioquímicas e a localização celular de cada enzima. O Quadro 1 resume essas características, detalhadas nas subseções seguintes.

3.1. Superóxido Dismutase (SOD, EC 1.15.1.1)

As superóxido dismutases são metaloenzimas que constituem a primeira linha de defesa contra as EROs, pois removem o superóxido no próprio local em que ele é formado (Alscher, Erturk e Heath, 2002). A reação é uma dismutação, na qual duas moléculas de superóxido reagem entre si, uma oxidada a O_2 e a outra reduzida a H_2O_2 (Equação 2).

$$2\ O^{2\bullet -} + 2\ H^{+} \rightarrow H_2O_2 + O_2 \quad (2)$$

O mecanismo catalítico da SOD baseia-se em reações sucessivas de redução e oxidação do metal do sítio ativo, em um ciclo do tipo pingue-pongue. Na Cu/Zn-SOD, o Cu^{2+} recebe um elétron do radical superóxido, é reduzido a Cu^{+} e libera oxigênio molecular. Em seguida, o Cu^{+} transfere esse elétron para uma segunda molécula de superóxido, que, na presença de prótons, é convertida em H_2O_2, enquanto o zinco tem função principalmente estrutural. A dismutação do superóxido também ocorre espontaneamente, mas a SOD catalisa a reação a velocidades próximas ao limite de difusão e remove o radical mesmo nas baixas concentrações em que ele ocorre nos tecidos vegetais.

As plantas possuem três classes de SOD, definidas pelo cofator metálico e com localizações distintas. A Cu/Zn-SOD está presente no citosol, no estroma do cloroplasto e nos peroxissomos, a Fe-SOD é cloroplastídica e a Mn-SOD ocorre na matriz mitocondrial e também nos peroxissomos (Alscher, Erturk e Heath, 2002; Gill e Tuteja, 2010).

As classes são distinguidas experimentalmente pela sensibilidade a inibidores, pois a Cu/Zn-SOD é inibida por cianeto e por H_2O_2, a Fe-SOD apenas por H_2O_2 e a Mn-SOD é resistente a ambos. No genoma do milho foram identificados 13 genes *ZmSOD*, cujos promotores contêm de 2 a 10 elementos *cis* responsivos a estresse. A maioria dos membros responde à seca ou à salinidade, com destaque para *ZmCSD2* e *ZmMSD2* (Liu *et al.*, 2021).

A atividade da SOD não elimina as EROs, pois converte o radical superóxido em H_2O_2. O aumento isolado da SOD, sem resposta proporcional das enzimas que removem o H_2O_2, pode favorecer o acúmulo desse composto e, na presença de metais de transição reduzidos, a formação do radical hidroxila pela reação de Fenton. A

eficiência da defesa antioxidante depende, portanto, da atuação coordenada da SOD com as enzimas das etapas seguintes de desintoxicação, especialmente a CAT e a APX (Alscher, Erturk e Heath, 2002).

3.2. Catalase (CAT, EC 1.11.1.6)

A catalase é uma hemoproteína tetramérica que decompõe o H_2O_2 em água e oxigênio (Equação 3). A reação também é uma dismutação e não requer redutor celular, o que distingue a catalase de todas as peroxidases (Mhamdi *et al.*, 2010).

$$2\ H_2O_2 \rightarrow 2\ H_2O + O_2 \quad (3)$$

A decomposição do H_2O_2 pela catalase ocorre em duas etapas, e na primeira o ferro do grupo heme reage com uma molécula de H_2O_2 e forma um intermediário altamente oxidado, o Composto I, constituído por uma espécie oxoferril e um radical catiônico da porfirina, com liberação de água. Na segunda, esse intermediário reage com outra molécula de H_2O_2, o que regenera a enzima e libera água e oxigênio molecular. A catalase tem elevada capacidade catalítica e afinidade relativamente baixa pelo substrato, com valores de K_m geralmente na faixa milimolar, enquanto a APX tem maior afinidade pelo H_2O_2, com valores de K_m frequentemente na faixa micromolar. Em razão dessas diferenças cinéticas, a CAT atua principalmente na remoção de grandes quantidades de H_2O_2, especialmente nos peroxissomos, e a APX controla as concentrações de peróxido em níveis baixos, compatíveis com a sinalização celular (Mhamdi *et al.*, 2010; Mittler, 2002).

No milho, a catalase é codificada por três genes (*Cat1*, *Cat2* e *Cat3*), com regulação distinta ao longo do desenvolvimento e em resposta ao ambiente. Os promotores dos três genes contêm o elemento responsivo a antioxidantes (ARE), e os três são ativados em diferentes condições de estresse (Scandalios, 2005). Por não depender de poder redutor, a CAT tem baixo custo energético, mas é sujeita a fotoinativação e precisa ser continuamente ressintetizada sob alta irradiância, o que a torna sensível a qualquer condição que comprometa a síntese proteica (Mhamdi *et al.*, 2010).

3.3. Ascorbato Peroxidase (APX, EC 1.11.1.11) E o Ciclo Ascorbato-Glutationa

A ascorbato peroxidase é uma hemoperoxidase de classe I que utiliza o ascorbato como doador específico de elétrons para reduzir o H_2O_2 a água, produzindo o radical monodesidroascorbato (MDHA) (Equação 4). Existem isoformas no citosol, no estroma e na membrana dos tilacoides do cloroplasto, nas mitocôndrias e nos peroxissomos, o que faz da APX a principal enzima de remoção de H_2O_2 nos compartimentos onde não há catalase (Asada, 1999; Smirnoff e Arnaud, 2019).

$$2\ \text{ascorbato} + H_2O_2 \rightarrow 2\ \text{MDHA} + 2\ H_2O \quad (4)$$

No cloroplasto, a SOD e a APX ligadas ao tilacoide removem o superóxido e o H_2O_2 no próprio sítio de geração, junto ao fotossistema I. O resultado líquido é o fluxo de elétrons da água (oxidada no fotossistema II) para a água (formada pela redução do O_2), denominado ciclo água-água. Além de desintoxicar, esse ciclo dissipa o excesso de energia de excitação e, por isso, é

especialmente relevante quando a fixação de CO_2 está limitada, como ocorre na seca (Asada, 1999).

Como a APX utiliza o ascorbato como substrato na redução do H_2O_2, sua atividade depende da regeneração contínua desse antioxidante, realizada pelo ciclo ascorbato-glutationa (Foyer e Noctor, 2011). Nesse ciclo, a monodesidroascorbato redutase (MDHAR) reduz o radical MDHA diretamente a ascorbato, com NADH ou NADPH como fonte de poder redutor. O MDHA que não é reduzido pela MDHAR sofre desproporcionamento e origina ascorbato e desidroascorbato (DHA). A desidroascorbato redutase (DHAR) reduz o DHA a ascorbato à custa da glutationa reduzida (GSH), que é oxidada a glutationa dissulfeto (GSSG). Por fim, a glutationa redutase (GR), uma flavoenzima dependente de NADPH, regenera a GSH a partir da GSSG (Equações 5 a 7).

$$2\,\text{MDHA} + \text{NAD(P)H} + H^+ \rightarrow 2\,\text{ascorbato} + \text{NAD(P)}^+ \quad (5)$$

$$\text{DHA} + 2\,\text{GSH} \rightarrow \text{ascorbato} + \text{GSSG} \quad (6)$$

$$\text{GSSG} + \text{NADPH} + H^+ \rightarrow 2\,\text{GSH} + \text{NADP}^+ \quad (7)$$

O ciclo, portanto, transfere o custo da remoção do H_2O_2 para o NADPH, em última instância fornecido pela fotossíntese ou pela via das pentoses-fosfato. Os pares ascorbato/DHA e GSH/GSSG funcionam também como tampões redox e como transdutores de informação ambiental para a rede de sinalização celular (Foyer e Noctor, 2011; Noctor *et al.*, 2011). No milho, o fato de a GR e a DHAR estarem concentradas no mesofilo, enquanto a APX predomina na bainha vascular, significa que o ciclo opera entre células, e não apenas dentro de uma mesma célula (Doulis *et al.*, 1997).

3.4. Peroxidases de Classe III (POD, EC 1.11.1.7)

As peroxidases de classe III são hemoproteínas secretadas, localizadas na parede celular, no apoplasto e no vacúolo, codificadas por famílias multigênicas grandes. Reduzem o H_2O_2 ao oxidar uma ampla variedade de substratos fenólicos, e sua atividade é geralmente medida com guaiacol ou pirogalol, razão pela qual aparecem na literatura como guaiacol peroxidase, POX ou POD. Diferentemente da APX, não têm a desintoxicação como função principal, pois participam da polimerização da lignina e da formação de ligações cruzadas entre polímeros da parede, processos que enrijecem a parede e restringem a expansão celular, e podem, em determinadas condições, gerar EROs em vez de consumi-las (Smirnoff e Arnaud, 2019). Um aumento de atividade de POD sob seca pode, portanto, refletir tanto proteção antioxidante quanto remodelação da parede celular e redução do crescimento, e não deve ser interpretado automaticamente como sinal de tolerância.

3.5. Glutationa Peroxidases e Outras Enzimas Dependentes de Tióis

As glutationa peroxidases (GPX) de plantas reduzem H_2O_2, hidroperóxidos lipídicos e hidroperóxidos orgânicos aos álcoois correspondentes, protegendo diretamente as membranas contra a propagação da peroxidação lipídica (Mallikarjuna *et al.*, 2022). Em conjunto com as peroxirredoxinas, formam o grupo das peroxidases dependentes de tióis, com isoformas específicas de cada compartimento (Smirnoff e Arnaud, 2019).

Quadro 1. Reação, cofator, localização e características das principais enzimas antioxidantes de plantas

Enzima	Reação catalisada	Cofator / doador	Localização	Observações
SOD	$2\ O_2^{\bullet -} + 2\ H^+ \rightarrow H_2O_2 + O_2$	Cu/Zn, Fe ou Mn	Citosol, cloroplasto, mitocôndria, peroxissomo	Primeira linha de defesa; produz H_2O_2; 13 genes em milho
CAT	$2\ H_2O_2 \rightarrow 2\ H_2O + O_2$	Heme; sem redutor	Peroxissomo	Baixa afinidade, alta capacidade; 3 genes em milho
APX	$2\ Asc + H_2O_2 \rightarrow 2\ MDHA + 2\ H_2O$	Heme; ascorbato	Cloroplasto, citosol, mitocôndria, peroxissomo	Alta afinidade; depende da regeneração do ascorbato
MDHAR	$2\ MDHA + NAD(P)H + H^+ \rightarrow 2\ Asc + NAD(P)^+$	FAD; NAD(P)H	Cloroplasto, citosol e outros	Em milho, distribuída entre mesofilo e bainha
DHAR	$DHA + 2\ GSH \rightarrow Asc + GSSG$	GSH	Cloroplasto, citosol	Em milho, quase exclusiva do mesofilo
GR	$GSSG + NADPH + H^+ \rightarrow 2\ GSH + NADP^+$	FAD; NADPH	Cloroplasto, citosol, mitocôndria	Em milho, quase exclusiva do mesofilo
POD (classe III)	$H_2O_2 + 2\ RH \rightarrow 2\ H_2O + 2\ R^{\bullet}$	Heme; fenóis	Parede celular, apoplasto, vacúolo	Lignificação; também pode gerar EROs

GPX	ROOH + 2 RSH → ROH + H_2O + RSSR	Tóis	Vários compartimentos	Remove hidroperóxidos lipídicos; 7 genes em milho

Fonte: elaborado pelos autores com base em Asada (1999), Doulis *et al.* (1997), Foyer e Noctor (2011), Gill e Tuteja (2010), Liu *et al.* (2021), Mallikarjuna *et al.* (2022), Mhamdi *et al.* (2010), Scandalios (2005) e Smirnoff e Arnaud (2019). Asc: ascorbato; MDHA: monodesidroascorbato; DHA: desidroascorbato; GSH/GSSG: glutationa reduzida/oxidada.

4. COMO AS ENZIMAS ANTIOXIDANTES SÃO INDUZIDAS SOB ESTRESSE

A maior atividade antioxidante observada em plantas sob estresse não é uma reação passiva ao acúmulo de EROs, pois resulta de uma cadeia de sinalização que começa com a percepção do estresse, passa pela produção controlada de EROs e termina na transcrição de genes, na síntese de novas moléculas de enzima, em seu endereçamento ao compartimento correto e na montagem com os respectivos cofatores. A via mais bem caracterizada é a do ácido abscísico em folhas de milho sob déficit hídrico, descrita a seguir como modelo.

Os componentes centrais dessa via são compartilhados por outros estresses, como mostra a NADPH oxidase RBOHD, que medeia uma sinalização sistêmica rápida, propagada pela planta em resposta a estímulos como ferimento, calor, frio, alta irradiância e salinidade (Miller *et al.*, 2009). Os fatores de transcrição de choque térmico participam da detecção precoce do H_2O_2 (Davletova *et al.*, 2005) e

são ativados pelo calor tanto diretamente quanto por meio das EROs, regulando em sequência a produção de chaperonas e as defesas antioxidantes (Driedonks *et al.*, 2015).

4.1. Percepção do Estresse e Cascata de Sinalização

O ABA, que se acumula em resposta à desidratação, desencadeia essa via, e em folhas de plântulas de milho o tratamento com o hormônio aumentou a atividade da NADPH oxidase da membrana plasmática, a produção de $O_2^{\bullet -}$ e as atividades de SOD, CAT, APX e GR. Esses aumentos foram bloqueados por quelante e por bloqueadores de canais de Ca^{2+} e por inibidores da NADPH oxidase. O próprio Ca^{2+} induziu a NADPH oxidase e as enzimas antioxidantes, e o estresse oxidativo gerado por paraquat induziu as enzimas de modo dependente de Ca^{2+}. Concluiu-se que o cálcio atua tanto antes quanto depois da produção de EROs na via que leva à indução das enzimas (Jiang e Zhang, 2003).

Entre os elos seguintes da cadeia, o complexo Ca^{2+}/calmodulina é necessário para a defesa antioxidante induzida por ABA, pois o ABA e o H_2O_2 elevam o Ca^{2+} citosólico e o conteúdo de calmodulina e aumentam a expressão dos genes *SOD4*, *cAPX* e *GR1*, efeito quase totalmente abolido por antagonistas da calmodulina (Hu *et al.*, 2007). O ABA e o H_2O_2 ativam uma proteína quinase ativada por mitógeno (MAPK) de 46 kDa, que aumenta a expressão de *CAT1*, *cAPX* e *GR1* e as atividades de CAT, APX, GR e SOD. A MAPK ativada também reforça a produção de H_2O_2, o que forma uma alça de retroalimentação positiva (Zhang *et al.*, 2006). Uma quinase dependente de Ca^{2+}/calmodulina (ZmCCaMK) é igualmente requerida, e sua ativação depende de óxido nítrico produzido a

jusante do H_2O_2 (Ma *et al.*, 2012). Por fim, a ZmMPK5 fosforila a proteína ZmABA2, envolvida na biossíntese de ABA, e aumenta sua atividade e estabilidade, o que retroalimenta a síntese do hormônio (Ma *et al.*, 2016).

A participação do óxido nítrico foi observada também em híbridos cultivados no Brasil, nos quais, sob déficit hídrico de 12 dias no pré-florescimento, o tolerante DKB 390 aumentou o teor de óxido nítrico e não apresentou elevação de MDA, enquanto no sensível BRS 1010 o óxido nítrico e a atividade de CAT diminuíram e o MDA e o ABA aumentaram (Magalhães *et al.*, 2015).

A sequência começa com o déficit hídrico e o acúmulo de ABA, segue com o influxo de Ca^{2+} e a ativação das RBOH, que geram um pulso de $O_2^{\bullet -}$ e H_2O_2 no apoplasto, passa por Ca^{2+}/calmodulina, CCaMK, óxido nítrico e MAPK e termina na ativação de fatores de transcrição e na expressão de genes antioxidantes. Uma pequena produção inicial de EROs é, portanto, o sinal que ativa a defesa, e a supressão completa das EROs impediria a aclimatação, o que fundamenta a visão atual de que um nível basal de EROs é benéfico e necessário (Mittler, 2017; Mittler *et al.*, 2022).

4.2. Regulação Transcricional

Os sinais convergem sobre fatores de transcrição que reconhecem elementos *cis* nos promotores dos genes antioxidantes, como o fator ZmWRKY71 do milho, que é induzido pela seca e liga-se diretamente ao elemento W-box do promotor de *ZmPOD42*, um gene de peroxidase. Mutantes com perda de função desse fator são mais sensíveis à seca e acumulam mais EROs e MDA (Ma *et al.*, 2025). A expressão do fator ZmMYB3R em plantas transgênicas elevou as

atividades de CAT, POD e SOD e a tolerância à seca por uma via dependente de ABA (Wu *et al.*, 2019), e o silenciamento de *ZmbZIP33*, um fator bZIP da via do ABA, reduziu as atividades de SOD e POD e a capacidade de recuperação após a reidratação (Cao *et al.*, 2021).

Trabalhos recentes detalharam esse controle e mostraram que o fator de transcrição ZmCPP2 liga-se diretamente ao promotor do gene de superóxido dismutase *ZmSOD4* e ativa sua expressão. A quinase ZmSK1, do tipo GSK3, fosforila o ZmCPP2 no resíduo Ser-250, impede essa ligação e, com isso, reduz a atividade de SOD e a tolerância à seca (Xiang *et al.*, 2025). O fator ZmbHLH137 atua como regulador positivo, pois plantas que o superexpressam exibem maiores atividades de GPX, CAT, POD e SOD e menores teores de H_2O_2 e MDA do que o tipo selvagem e os mutantes com perda de função (Cao *et al.*, 2025). Na produção do sinal, o fator ZmNAC20, induzido por seca e ABA, liga-se ao gene de NADPH oxidase *ZmRBOH8* e aumenta sua expressão, embora o papel desse gene na tolerância ainda dependa de validação funcional (Xu *et al.*, 2026).

Na comparação de transcriptomas de genótipos contrastantes, os genes diferencialmente expressos relacionados a enzimas antioxidantes, ao transporte fotossintético de elétrons e a proteínas de choque térmico tiveram maior expressão sob seca no genótipo tolerante SD609 do que no sensível SD902, e os fatores de transcrição induzidos pelo estresse foram apontados como possíveis determinantes das diferenças genotípicas (Wang *et al.*, 2022). Em linhagens, o gene *ZmCAT1* figurou entre os genes centrais identificados na comparação entre a tolerante si287 e a sensível X178, e sua alta expressão foi associada à tolerância (Li *et al.*, 2024). O genótipo SNJ201126 manteve metabolismo antioxidante e

capacidade fotossintética mais robustos do que o suscetível HKI161 (Maheswari *et al.*, 2021). Em outro par de linhagens, o baixo desempenho da sensível PMI-PV4 foi atribuído principalmente ao desequilíbrio redox, associado a uma defesa antioxidante fraca, ao passo que a tolerante PMI-PV9 apresentou maior expressão de aquaporinas e de genes de resposta ao estresse (Ghosh *et al.*, 2025).

4.3. Regulação Pós-Transcricional e Pós-Traducional

Parte do controle ocorre após a transcrição, e o exemplo mais bem caracterizado é o do microRNA miR398, descrito em *Arabidopsis*. Em condições normais, ele dirige a clivagem dos RNAs mensageiros das Cu/Zn-SOD citosólica (CSD1) e cloroplastídica (CSD2), e sob estresse oxidativo a transcrição do miR398 é reprimida, os mensageiros se acumulam e a síntese de Cu/Zn-SOD aumenta (Sunkar, Kapoor e Zhu, 2006). Em plântulas de milho, o condicionamento de sementes com H_2O_2 e prolina reduziu a expressão de microRNAs específicos e aumentou os transcritos-alvo associados à manutenção da homeostase de EROs, com resposta dependente do genótipo (Gelaw e Sanan-Mishra, 2024). O *splicing* alternativo é outro mecanismo, pois variantes de *ZmGPX1*, *ZmGPX3*, *ZmGPX6* e *ZmGPX7* são diferencialmente expressas em genótipos tolerantes e sensíveis sob seca e encharcamento (Mallikarjuna *et al.*, 2022).

Depois de traduzidas no citosol, as enzimas precisam chegar ao compartimento correto e incorporar seus cofatores. As isoformas cloroplastídicas e mitocondriais são sintetizadas com peptídeos de trânsito, removidos após a importação, a catalase é importada para o peroxissomo, onde atua como tetrâmero contendo heme (Mhamdi *et al.*, 2010), e as peroxidases de classe III seguem a via secretora. A atividade final depende ainda da disponibilidade de

micronutrientes, que são cobre, zinco, ferro e manganês para as SOD e ferro (heme) para CAT, APX e POD. Esse aspecto é relevante em condições de campo, porque o solo seco reduz a absorção de nutrientes, e híbridos de milho mais tolerantes à combinação de seca e calor mantiveram melhor o balanço nutricional (Hussain *et al.*, 2019).

4.4. Síntese por Enzima

A indução da **superóxido dismutase** decorre do aumento de superóxido nos cloroplastos e mitocôndrias e do sinal de ABA e H_2O_2 via Ca^{2+}/calmodulina, que eleva a expressão de *SOD4* (Hu *et al.*, 2007), gene cujo promotor é alvo direto do fator ZmCPP2 (Xiang *et al.*, 2025). No genoma, a maioria dos 13 genes *ZmSOD* responde à seca, com mudanças mais expressivas em *ZmCSD2* e *ZmMSD2* (Liu *et al.*, 2021). A linhagem tropical tolerante HKI 335 possui uma Cu/Zn-SOD citosólica (SOD2) cuja estrutura prevista é muito semelhante à de SOD descritas como altamente estáveis, o que sugere que, além da quantidade, a qualidade da isoforma pode contribuir para a tolerância (Gautam *et al.*, 2023).

Os três genes de **catalase** do milho respondem de modo diferente à desidratação, pois nas folhas o transcrito de *Cat1* aumenta sob estresse osmótico e desidratação por uma via que, em folhas jovens, independe de ABA, o de *Cat2* aumenta sob estresse osmótico, mas é reprimido pela desidratação, e o de *Cat3* só é induzido em mutantes deficientes em ABA, o que indica que o ABA atua como repressor desse gene (Guan e Scandalios, 2000). O ABA e o H_2O_2 aumentam a expressão de *CAT1* por uma via que envolve a MAPK (Zhang *et al.*, 2006). A atividade total de CAT medida em um extrato é, portanto, a

soma de isoenzimas reguladas em sentidos potencialmente opostos.

Os genes *cAPX* e *GR1*, de **ascorbato peroxidase** e **glutationa redutase,** estão entre os alvos mais consistentes da via que liga ABA, H_2O_2, Ca^{2+}/calmodulina e MAPK em milho (Hu *et al.*, 2007; Zhang *et al.*, 2006). A indução conjunta é coerente do ponto de vista bioquímico, pois a APX só opera de forma sustentada se a GR mantiver a glutationa reduzida para a regeneração do ascorbato.

A indução das **peroxidases de classe III** envolve fatores WRKY, como demonstrado para o par ZmWRKY71–*ZmPOD42* (Ma *et al.*, 2025), e a das **GPX** é modulada adicionalmente por *splicing* alternativo (Mallikarjuna *et al.*, 2022).

5. RESPOSTAS AOS DIFERENTES TIPOS DE ESTRESSE

Embora o sistema enzimático seja o mesmo, a origem das EROs, os compartimentos mais afetados e o comportamento das enzimas variam com o estresse. O Quadro 2 resume essas diferenças, detalhadas nas subseções seguintes.

Quadro 2. Origem predominante das EROs e particularidades da resposta enzimática antioxidante em diferentes tipos de estresse

Estresse	**Origem predominante das EROs**	**Particularidades da resposta**	**Fontes**
Déficit hídrico	Fechamento estomático e sobreprodução da cadeia de elétrons do cloroplasto; NADPH	SOD, CAT, APX e GR geralmente induzidas; forte dependência da	Miller *et al.* (2010)

	oxidases ativadas por ABA	intensidade e do tempo	
Salinidade	Componente osmótico, semelhante ao da seca, somado à toxidez iônica	Espécies que evitam a formação de EROs podem não exigir alta atividade enzimática	Munns e Tester (2008)
Calor	Desestabilização de membranas e do transporte de elétrons	Defesa antioxidante integrada às chaperonas pelos fatores de choque térmico	Driedonks *et al.* (2015)
Frio	Metabolismo mais lento do que a absorção de luz	H2O2 atua como sinal de aclimatação; bainha vascular vulnerável em milho	Prasad *et al.* (1994)
Metais e elementos-traço	Metais redox-ativos formam radicais; os demais esgotam a glutationa e inibem enzimas	Em doses altas, as próprias enzimas podem ser inibidas	Sharma e Dietz (2009)
Alagamento e hipóxia	Falta de O2 e explosão oxidativa na reoxigenação	Resultados contraditórios entre estudos	Blokhina *et al.* (2003)
Excesso de luz	Fotossistemas I e II	Ciclo água-água; APX citosólica protege o cloroplasto	Asada (2006)
Patógenos	Explosão oxidativa apoplástica por NADPH oxidases	EROs atuam como defesa e sinal	Torres *et al.* (2006)

Fonte: elaborado pelos autores.

5.1. Déficit Hídrico

O déficit hídrico é o estresse mais estudado quanto ao sistema antioxidante, e a comparação entre genótipos contrastantes é a abordagem predominante. Em arroz, a análise proteômica de duas cultivares sob seca identificou 42 proteínas com abundância alterada, e a Cu/Zn-SOD cloroplastídica foi a única que variou em sentidos opostos nas duas cultivares (Salekdeh *et al.*, 2002).

No milho, espécie em que esse tipo de comparação foi mais explorado, os estudos com híbridos mostram, em geral, que o déficit hídrico eleva as EROs e o MDA em todos os materiais e que os híbridos classificados como tolerantes exibem maior atividade antioxidante, maior acúmulo de osmólitos e menores perdas de produtividade (Quadro 3). Em três híbridos submetidos a 100, 80, 60 e 40% da capacidade de campo, o desempenho seguiu a ordem Dong Dan 80 > Wan Dan 13 > Run Nong 35, com reduções de produtividade de 6,39, 7,35 e 16,55%, respectivamente, e a menor perda do primeiro foi atribuída ao acúmulo de osmólitos e a sistemas de defesa enzimático e não enzimático mais eficientes (Anjum *et al.*, 2017).

Com a seca aplicada no pendoamento, isolada ou combinada com calor, a ocorrência simultânea dos dois estresses foi mais severa do que cada um isoladamente, e o híbrido Xida 889 superou o Xida 319 por apresentar sistema antioxidante mais forte, maior acúmulo de osmólitos e melhor manutenção de pigmentos e nutrientes (Hussain *et al.*, 2019). Na fase de plântula, o híbrido XD889 apresentou maiores atividades de SOD, POD, CAT e GR e sistema

radicular mais vigoroso sob seca simulada com polietilenoglicol e sob frio (Hussain *et al.*, 2020).

O estádio fenológico modifica a resposta, como se observou em cinco híbridos avaliados em campo com três semanas de déficit hídrico aplicadas no pré-florescimento, na antese ou no enchimento de grãos. A atividade antioxidante aumentou em todas as situações e foi máxima na antese, o pré-florescimento foi o estádio mais vulnerável e o pós-antese, o menos afetado. A atividade de SOD total chegou a aumentar 61,3% sob déficit hídrico, e o híbrido YH-5427, com a maior atividade antioxidante e fotossintética, teve o melhor desempenho geral (Yousaf *et al.*, 2023). Com a irrigação suspensa duas semanas antes da antese, as atividades de CAT, APX e SOD aumentaram em dois híbridos, e a atividade de CAT do híbrido Vivek 9 foi 74% superior à do controle irrigado (Kumar *et al.*, 2024).

O tecido analisado também influencia o resultado, pois em 13 variedades de diferentes origens geográficas a tolerância à seca correlacionou-se com níveis mais altos de antioxidantes ao longo da zona de crescimento da folha e com maiores atividades de CAT, POX, APX e GR especificamente no meristema foliar, o que esteve associado a menor redução da divisão celular e, portanto, do crescimento da folha. Os autores observaram ainda estratégias distintas entre grupos, com híbridos egípcios respondendo mais no nível de metabólitos e os europeus e sul-africanos no nível de enzimas (Avramova *et al.*, 2017). Esse trabalho liga a atividade antioxidante a um processo fisiológico definido, a manutenção da divisão celular, em vez de apenas correlacioná-la com a produtividade.

No Brasil, a comparação mais estudada é a do híbrido DKB 390, tolerante, com os híbridos BRS 1030 e BRS 1010, sensíveis, em trabalhos da Embrapa Milho e Sorgo. Com déficit hídrico de dez dias no florescimento, o DKB 390 apresentou, no quinto dia, menor teor de MDA e maior atividade da maioria das enzimas avaliadas, entre elas SOD, CAT, APX, peroxidase do guaiacol, GR e DHAR. No décimo dia, porém, a atividade diminuiu no tolerante e aumentou no BRS 1030, que acumulou mais H_2O_2 e MDA (Souza *et al.*, 2014). No pré-florescimento, com 15 dias de déficit, o DKB 390 teve menor queda do potencial hídrico e maior atividade enzimática do que o BRS 1010, que apresentou mais MDA e H_2O_2 (Almeida *et al.*, 2020). Em outro ensaio no mesmo estádio, com 12 dias de déficit, a atividade de SOD não diferiu entre os dois híbridos nem entre os níveis de água, e a de APX não se alterou com o estresse. A diferença entre eles apareceu na CAT, que caiu apenas no sensível, e no óxido nítrico (Magalhães *et al.*, 2015).

Quadro 3. Estudos selecionados que avaliaram enzimas antioxidantes em híbridos e genótipos de milho sob déficit hídrico, em ordem cronológica

Estudo	Material e condição	Enzimas	Principal resultado
Souza et al. (2014)	DKB 390 (tolerante) e BRS 1030 (sensível); 10 dias de deficit no florescimento a ABA	CAT, APX, POD, GR, DHAR	Maior atividade no tolerante aos 5 dias e no sensível aos 10 dias; mais H2O2 e MDA no sensível
Magalhães et al. (2015)	DKB 390 e BRS 1010 (sensível); 12 dias de deficit no pré-florescimento	SOD, CAT, APX	SOD sem diferença; CAT caiu no sensível; óxido nítrico

			aumentou no tolerante
Anjum et al. (2017)	3 híbridos; 100, 80, 60 e 40% da capacidade de campo	Sistema enzimático e não enzimático	Dong Dan 80 mais tolerante; perdas de 6,39 a 16,55% na produtividade
Avramova et al. (2017)	13 variedades e B73; seca leve e severa; zona de crescimento da folha	CAT, POX, APX, GR	Tolerância associada a maior atividade no meristema foliar e manutenção da divisão celular
Hussain et al. (2019)	2 híbridos; seca (50% CC) e calor no pendoamento, 15 dias	Enzimáticos e não enzimáticos	Estresse combinado mais severo; Xida 889 superior a Xida 319
Hussain et al. (2020)	2 híbridos e 2 linhagens; PEG 15% e frio em plântulas	SOD, POD, CAT, GR	XD889 com maior atividade e raízes mais vigorosas
Almeida et al. (2020)	DKB 390 e BRS 1010; 15 dias de deficit no pré-florescimento e quitosana	SOD, CAT, APX	Maior atividade no tolerante; mais MDA e H2O2 no sensível; quitosana a 140 mg L-1 atenuou os danos
Desoky et al. (2021)	6 híbridos; campo, dois níveis de deficit de irrigação	Enzimas antioxidantes	Ranking dos híbridos variou com a severidade; 24 epibrassinolídeo atenuou os danos
Wang et al. (2022)	SD609 (tolerante) e SD902 (sensível); transcriptoma foliar	Genes de enzimas antioxidantes	Maior expressão no tolerante sob seca
Yousaf et al. (2023)	5 híbridos; campo; deficit em 3	SOD, CAT e outros	Pico de atividade na antese; pré-

	estádios		florescimento mais sensível; YH-5427 superior
Kumar et al. (2024)	2 híbridos; seca pré-antese ± 24-epibrassinolídeo	CAT, APX, SOD	CAT 74% maior sob seca no Vivek 9; aumento adicional com o regulador
Naeem et al. (2024)	3 híbridos; campo; 5 níveis de reposição hídrica + biochar	SOD, POD, CAT	Biochar elevou a atividade das enzimas e reduziu o MDA
Cao et al. (2025)	Híbrido ZhengDan18 e linhagens parentais; plântulas; 7 dias sem irrigação	GPX, CAT, POD, SOD	Híbrido superior aos parentais; aumentos de 158 a 432% nas atividades sob seca
Sá, Figueira e Cardoso (2025)	1 híbrido; campo; 100, 50 e 0% da irrigação; 3 posições de folha	SOD, APX	Resposta dependente da posição da folha e da fase do ciclo

Fonte: elaborado pelos autores com base nos estudos citados. CC: capacidade de campo; PEG: polietilenoglicol; MDA: malondialdeído.

5.2. Salinidade

A salinidade impõe dois componentes sucessivos, um efeito osmótico rápido, que reduz a absorção de água e se assemelha ao déficit hídrico, e um efeito iônico mais lento, causado pelo acúmulo de Na^+ e Cl^- nos tecidos (Munns e Tester, 2008). O primeiro componente explica por que seca e salinidade compartilham boa parte dos mecanismos de produção e de sinalização por EROs (Miller *et al.*, 2010) e por que os mesmos genes respondem aos dois

estresses. A maioria dos genes de SOD do milho é responsiva à seca ou à salinidade (Liu *et al.*, 2021), e a superexpressão do gene *ZmSRG7* elevou as enzimas antioxidantes e a prolina e reduziu MDA, H_2O_2 e $O_2^{\bullet -}$ sob ambas as condições (Wei *et al.*, 2022).

O componente iônico acrescenta um elemento próprio, pois a capacidade de excluir o Na^+ do citosol determina quanto de EROs será formado, de modo que a atividade antioxidante necessária depende da eficiência desse controle (Bose, Rodrigo-Moreno e Shabala, 2014).

5.3. Temperaturas Extremas

Sob calor, a resposta antioxidante está acoplada à resposta de choque térmico, pois os fatores de transcrição de choque térmico são ativados pelo calor e pelas EROs e controlam, em sequência temporal, a síntese de chaperonas e as defesas antioxidantes, o que intensifica a resposta inicial e limita o dano oxidativo posterior (Driedonks *et al.*, 2015). Em milho, um híbrido tolerante ao calor apresentou maior atividade de SOD, POD e CAT e maior produtividade do que um híbrido sensível quando o estresse térmico coincidiu com a polinização, efeito favorecido pelo tratamento das sementes com silício (Munawar *et al.*, 2025).

Sob frio, as reações enzimáticas do metabolismo do carbono desaceleram mais do que a absorção de luz, e o excesso de energia de excitação resultante gera EROs. Em plântulas de milho, o resfriamento induz estresse oxidativo, e o H_2O_2 exerce papel regulador na aquisição de tolerância (Prasad *et al.*, 1994). O milho, de origem tropical, é particularmente sensível ao frio, que provocou maior acúmulo de $O_2^{\bullet -}$, H_2O_2 e MDA do que a seca em plântulas de

híbridos e linhagens (Hussain *et al.*, 2020), e as proteínas da bainha vascular sofreram mais dano oxidativo do que as do mesofilo em folhas crescidas sob baixa temperatura (Kingston-Smith e Foyer, 2000).

5.4. Metais e Elementos-Traço

Os metais geram estresse oxidativo por mecanismos que dependem de sua química, pois os redox-ativos, como ferro e cobre, participam diretamente de reações do tipo Fenton e formam radicais, enquanto os que não são redox-ativos, como cádmio, zinco, níquel e alumínio, agem de modo indireto, ligando-se a grupos tiol, deslocando cofatores metálicos de enzimas e consumindo a glutationa (Sharma e Dietz, 2009). No caso do cádmio, a sequência descrita envolve o esgotamento da glutationa, a inibição de enzimas antioxidantes e o consequente acúmulo de H_2O_2 (Schützendübel e Polle, 2002). Diferentemente dos demais estresses, em concentrações elevadas o próprio agente pode inibir as enzimas, e a ausência de aumento de atividade não significa ausência de estresse (Gratão *et al.*, 2005).

No caso do alumínio, abundante nos solos ácidos tropicais, o condicionamento de sementes de milho com ácido ascórbico aumentou o crescimento sob estresse e, no genótipo tolerante, reduziu a atividade das enzimas ligadas ao estresse oxidativo (Alcântara *et al.*, 2015), de modo que menor atividade acompanhou melhor desempenho. Em espécies nativas, a resposta pode ser de tolerância, como em plantas jovens de *Eugenia dysenterica*, do Cerrado, que tiveram o crescimento radicular estimulado por 200 µmol L^{-1} de alumínio, mantiveram as trocas gasosas e elevaram as atividades de CAT e de peroxidase nas doses intermediárias e a de SOD em 36,66% na dose mais alta (Rodrigues *et al.*, 2019). Em mudas

de mogno (*Swietenia macrophylla*) expostas ao níquel, a resposta foi específica de cada órgão, com CAT e SOD mais ativas nas raízes e APX e CAT nas folhas (Oliveira *et al.*, 2024).

5.5. Alagamento e Hipóxia

O alagamento restringe o oxigênio disponível para as raízes, e o dano oxidativo ocorre sobretudo no retorno à condição aeróbica, quando o oxigênio reencontra uma cadeia de transporte de elétrons reduzida. Os resultados sobre o estado antioxidante sob privação de oxigênio são contraditórios, pois aumentar a síntese de antioxidantes nem sempre melhora a proteção, e a eficácia da defesa parece depender da compartimentação, do transporte, da indução e da coordenação entre os sistemas (Blokhina, Virolainen e Fagerstedt, 2003).

Na comparação entre excesso e falta de água em plantas jovens de *Annona crassiflora*, nativa do Cerrado, as enzimas não responderam de maneira uniforme. A peroxidase aumentou tanto sob seca quanto sob alagamento, a catalase aumentou apenas sob alagamento e não se detectou atividade significativa de SOD, enquanto o teor de H_2O_2 e a peroxidação lipídica não diferiram entre os tratamentos (Honório *et al.*, 2021). Em milho, as variantes de *splicing* dos genes de glutationa peroxidase são expressas de forma diferente em genótipos tolerantes e sensíveis à seca e ao encharcamento (Mallikarjuna *et al.*, 2022).

5.6. Excesso de Luz

A alta irradiância é o estresse em que a origem cloroplastídica das EROs é mais direta e raramente atua sozinha, pois agrava os efeitos da seca, do frio e do calor. No cloroplasto, a produção de EROs nos

fotossistemas é contrabalançada pelas enzimas ligadas ao tilacoide e solúveis no estroma (Asada, 2006). A proteção, contudo, não se restringe à organela, pois em *Arabidopsis* a ausência da APX citosólica (APX1) compromete a remoção de H_2O_2 no cloroplasto e leva à oxidação de proteínas sob estresse luminoso (Davletova *et al.*, 2005). Os efeitos da deficiência de catalase dependem da irradiância e do fotoperíodo de crescimento (Mhamdi *et al.*, 2010), o que reforça a necessidade de descrever as condições de luz em qualquer ensaio enzimático.

5.7. Estresses Combinados

A combinação de seca e calor impõe um conflito à planta, porque o calor exige transpiração para resfriar a folha e a seca exige o fechamento dos estômatos (Zandalinas, Fritschi e Mittler, 2021). Em híbridos de milho, a ocorrência simultânea de seca e calor no pendoamento foi mais severa do que cada estresse isolado (Hussain *et al.*, 2019), e o mesmo se observou para seca e frio em plântulas (Hussain *et al.*, 2020). Como os ambientes agrícolas e naturais expõem as plantas a vários fatores ao mesmo tempo, ensaios com um único estresse tendem a superestimar a capacidade de defesa observada em campo.

5.8. Estresse Biótico

No ataque de patógenos, as EROs são produzidas ativamente pela planta por meio das NADPH oxidases da membrana plasmática, que geram uma explosão oxidativa no apoplasto com função de defesa e de sinalização (Torres, Jones e Dangl, 2006), e as peroxidases de classe III usam o H_2O_2 para reforçar a parede celular (Smirnoff e Arnaud, 2019). A função das enzimas antioxidantes, nesse caso, é

conter o dano às células do hospedeiro sem anular o sinal. Em híbridos de milho inoculados com *Fusarium verticillioides*, as atividades de CAT, APX e peroxidase aumentaram, e um metabolismo antioxidante mais robusto, associado a enzimas de defesa mais ativas, acompanhou a maior resistência à podridão do colmo (Cacique *et al.*, 2020).

6. PLANTAS CULTIVADAS E PLANTAS NATIVAS

A maior parte do conhecimento sobre enzimas antioxidantes vem de espécies cultivadas e de *Arabidopsis*, mas espécies nativas e parentes silvestres das culturas evoluíram sob estresse recorrente, e uma hipótese frequente é a de que mantenham proteção antioxidante mais alta. No exemplo clássico do tomateiro, o parente silvestre tolerante ao sal *Lycopersicon pennellii* apresentou, em comparação com o tomate cultivado e já na condição controle, menor peroxidação lipídica e maiores atividades de SOD, APX e DHAR. Sob 100 mM de NaCl, manteve peroxidação muito menor e atividades mais altas de SOD, CAT e APX (Shalata e Tal, 1998).

Essa hipótese não vale para todas as espécies adaptadas, pois em halófitas argumenta-se que espécies realmente tolerantes ao sal, dotadas de mecanismos eficientes de exclusão do Na^+ do citosol, podem não requerer alta atividade antioxidante, porque não permitem a produção excessiva de EROs (Bose, Rodrigo-Moreno e Shabala, 2014). O mesmo raciocínio ajuda a interpretar resultados em espécies do Cerrado, como *Annona crassiflora*, na qual a seca não elevou o H_2O_2 nem a peroxidação lipídica e estimulou a síntese de alcaloides sem comprometer o metabolismo primário, o que os autores interpretaram como adaptação às condições do bioma (Honório *et al.*, 2021). Nesses casos, a tolerância decorre de evitar a

formação de EROs ou de usar outras rotas de proteção, e não de uma atividade enzimática elevada.

Nos solos ácidos e ricos em alumínio do Cerrado, *Eugenia dysenterica* acumula o elemento em folhas, casca e sementes e o tolera sem prejuízo das trocas gasosas, com aumento das enzimas antioxidantes e de compostos fenólicos nas doses mais altas (Rodrigues *et al.*, 2019).

Dessas observações decorrem três consequências práticas, a primeira das quais é que em espécies nativas raramente existem genótipos de referência classificados como tolerantes ou sensíveis, de modo que a comparação se faz entre doses ou entre espécies, e os níveis constitutivos das enzimas importam tanto quanto a indução. A segunda é que a ausência de aumento de atividade em uma espécie adaptada não deve ser lida como defesa deficiente. A terceira é que tecidos ricos em compostos fenólicos e outros metabólitos secundários, comuns em espécies nativas, exigem protocolos de extração ajustados, e atividades muito baixas ou não detectadas devem ser confirmadas antes de serem interpretadas biologicamente.

7. CONSIDERAÇÕES FINAIS

As enzimas antioxidantes formam um sistema integrado e conservado entre as plantas, no qual a SOD converte o superóxido em H_2O_2, a catalase remove grandes fluxos de peróxido nos peroxissomos sem custo de poder redutor, a APX, sustentada pelo ciclo ascorbato-glutationa e pelo NADPH, controla as concentrações de peróxido nos demais compartimentos, e as peroxidases de classe III e as glutationa peroxidases atuam na parede celular e na proteção

das membranas. A indução dessas enzimas é regulada por uma rede que integra hormônios, NADPH oxidases, cálcio, quinases e fatores de transcrição, com ajustes pós-transcricionais e pós-traducionais.

A origem das EROs e o comportamento das enzimas variam de um estresse para outro, uma vez que a seca e a salinidade atuam principalmente pelo excesso de energia de excitação, o calor acopla a defesa antioxidante às chaperonas, os metais podem inibir as próprias enzimas, o alagamento concentra o dano na reoxigenação e os patógenos induzem a planta a produzir EROs. Entre espécies, varia a estratégia, pois genótipos tolerantes de espécies cultivadas e alguns parentes silvestres sustentam maior capacidade antioxidante, ao passo que espécies adaptadas, como halófitas e algumas nativas do Cerrado, podem tolerar o estresse evitando a formação de EROs.

As principais lacunas identificadas são a escassez de estudos com espécies nativas que meçam, além das enzimas, o dano oxidativo e o desempenho fisiológico, a falta de acompanhamento temporal que separe a fase de sinalização da fase de dano e a pouca resolução por órgão, tipo celular e isoenzima.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALCÂNTARA, Berenice Kussumoto *et al.* Dry priming of maize seeds reduces aluminum stress. **PLoS ONE,** v. 10, n. 12, p. e0145742, 2015.

ALMEIDA, L. G. *et al.* Chitosan application in the induction of water deficit tolerance in maize plants. **Acta Scientiarum. Agronomy,** v. 42, p. e42463, 2020.

ALSCHER, Ruth Grene; ERTURK, Neval; HEATH, Lenwood S. Role of superoxide dismutases (SODs) in controlling oxidative stress in plants. **Journal of Experimental Botany,** v. 53, n. 372, p. 1331–1341, 2002.

ANJUM, Shakeel A. *et al.* Drought induced changes in growth, osmolyte accumulation and antioxidant metabolism of three maize hybrids. **Frontiers in Plant Science,** v. 8, p. 69, 2017.

APEL, K.; HIRT, H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. **Annual Review of Plant Biology,** v. 55, p. 373–399, 2004.

ASADA, K. Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions. **Plant Physiology,** v. 141, n. 2, p. 391–396, 2006.

ASADA, Kozi. The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology,** v. 50, p. 601–639, 1999.

AVRAMOVA, Viktoriya *et al.* High antioxidant activity facilitates maintenance of cell division in leaves of drought tolerant maize hybrids. **Frontiers in Plant Science,** v. 8, p. 84, 2017.

BLOKHINA, Olga; VIROLAINEN, Eija; FAGERSTEDT, Kurt V. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review. **Annals of Botany,** v. 91, n. 2, p. 179–194, 2003.

BOSE, Jayakumar; RODRIGO-MORENO, Ana; SHABALA, Sergey. ROS homeostasis in halophytes in the context of salinity stress tolerance.

Journal of Experimental Botany, v. 65, n. 5, p. 1241–1257, 2014.

CACIQUE, Isaias S. *et al.* Physiological and biochemical insights into the basal level of resistance of two maize hybrids in response to Fusarium verticillioides infection. **Plant Physiology and Biochemistry,** v. 152, p. 194–210, 2020.

CAO, L. *et al.* Comprehensive transcriptome analysis provides molecular insights into the heterosis-associated drought tolerance and reveals ZmbHLH137 that promotes drought tolerance in maize seedlings. **Frontiers in Plant Science,** v. 16, p. 1565650, 2025.

CAO, Liru *et al.* Maize ZmbZIP33 is involved in drought resistance and recovery ability through an abscisic acid-dependent signaling pathway. **Frontiers in Plant Science,** v. 12, p. 629903, 2021.

DARYANTO, Stefani; WANG, Lixin; JACINTHE, Pierre-André. Global synthesis of drought effects on maize and wheat production. **PLoS ONE,** v. 11, n. 5, p. e0156362, 2016.

DAVLETOVA, Sholpan *et al.* Cytosolic ascorbate peroxidase 1 is a central component of the reactive oxygen gene network of Arabidopsis. **The Plant Cell,** v. 17, n. 1, p. 268–281, 2005.

DOULIS, A. G. *et al.* Differential localization of antioxidants in maize leaves. **Plant Physiology,** v. 114, n. 3, p. 1031–1037, 1997.

DRIEDONKS, Nicky *et al.* Multi-level interactions between heat shock factors, heat shock proteins, and the redox system regulate acclimation to heat. **Frontiers in Plant Science,** v. 6, p. 999, 2015.

FOYER, Christine H.; NOCTOR, Graham. Ascorbate and glutathione: the heart of the redox hub. **Plant Physiology,** v. 155, n. 1, p. 2–18, 2011.

GAUTAM, Anuradha *et al.* Cloning and comparative modeling identifies a highly stress tolerant Cu/Zn cytosolic super oxide dismutase 2 from a drought tolerant maize inbred line. **PeerJ,** v. 11, p. e14845, 2023.

GELAW, Temesgen Assefa; SANAN-MISHRA, Neeti. Molecular priming with H_2O_2 and proline triggers antioxidant enzyme signals in maize seedlings during drought stress. **Biochimica et Biophysica Acta – General Subjects,** v. 1868, n. 7, p. 130633, 2024.

GHOSH, P. K. *et al.* Dynamics of redox imbalance, antioxidant defense network, and regulation of aquaporin-mediated water transport in contrasting maize (Zea mays L.) genotypes in response to drought stress. **Physiology and Molecular Biology of Plants,** v. 31, n. 12, p. 2231–2253, 2025.

GILL, Sarvajeet Singh; TUTEJA, Narendra. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. **Plant Physiology and Biochemistry,** v. 48, n. 12, p. 909–930, 2010.

GRATÃO, Priscila L. *et al.* Making the life of heavy metal-stressed plants a little easier. **Functional Plant Biology,** v. 32, n. 6, p. 481–494, 2005.

GUAN, L. M.; SCANDALIOS, J. G. Catalase transcript accumulation in response to dehydration and osmotic stress in leaves of maize viviparous mutants. **Redox Report,** v. 5, n. 6, p. 377–383, 2000.

HASANUZZAMAN, Mirza *et al.* Reactive oxygen species and antioxidant defense in plants under abiotic stress: revisiting the crucial role of a universal defense regulator. **Antioxidants,** v. 9, n. 8, p. 681, 2020.

HONÓRIO, A. B. M. *et al.* Impact of drought and flooding on alkaloid production in Annona crassiflora Mart. **Horticulturae,** v. 7, n. 10, p. 414, 2021.

HU, Xiuli *et al.* Calcium-calmodulin is required for abscisic acid-induced antioxidant defense and functions both upstream and downstream of H_2O_2 production in leaves of maize (Zea mays) plants. **New Phytologist,** v. 173, n. 1, p. 27–38, 2007.

HUSSAIN, Hafiz Athar *et al.* Interactive effects of drought and heat stresses on morpho-physiological attributes, yield, nutrient uptake and oxidative status in maize hybrids. **Scientific Reports,** v. 9, p. 3890, 2019.

HUSSAIN, Hafiz Athar *et al.* Maize tolerance against drought and chilling stresses varied with root morphology and antioxidative defense system. **Plants,** v. 9, n. 6, p. 720, 2020.

JIANG, M.; ZHANG, J. Cross-talk between calcium and reactive oxygen species originated from NADPH oxidase in abscisic acid-induced antioxidant defence in leaves of maize seedlings. **Plant, Cell & Environment,** v. 26, n. 6, p. 929–939, 2003.

KINGSTON-SMITH, A. H.; FOYER, C. H. Bundle sheath proteins are more sensitive to oxidative damage than those of the mesophyll in maize leaves exposed to paraquat or low temperatures. **Journal of Experimental Botany,** v. 51, n. 342, p. 123–130, 2000.

KUMAR, Bicky *et al.* Physiological and biochemical effects of 24-epibrassinolide on drought stress adaptation in maize (Zea mays L.). **PeerJ,** v. 12, p. e17190, 2024.

LI, Yipu *et al.* Utilizing transcriptomics and metabolomics to unravel key genes and metabolites of maize seedlings in response to drought stress. **BMC Plant Biology,** v. 24, p. 34, 2024.

LIU, Jing *et al.* Genome-wide analysis of the maize superoxide dismutase (SOD) gene family reveals important roles in drought and salt responses. **Genetics and Molecular Biology,** v. 44, n. 3, p. e20210035, 2021.

MA, Fangfang *et al.* Nitric oxide-activated calcium/calmodulin-dependent protein kinase regulates the abscisic acid-induced antioxidant defence in maize. **Journal of Experimental Botany,** v. 63, n. 13, p. 4835–4847, 2012.

MA, Fangfang *et al.* ZmABA2, an interacting protein of ZmMPK5, is involved in abscisic acid biosynthesis and functions. **Plant Biotechnology Journal,** v. 14, n. 2, p. 771–782, 2016.

MA, Zhongxian *et al.* Maize ZmWRKY71 gene positively regulates drought tolerance through reactive oxygen species homeostasis. **Plant Physiology and Biochemistry,** v. 219, p. 109399, 2025.

MAGALHÃES, P. C. *et al.* **Relação entre óxido nítrico, sistema antioxidante enzimático e ABA em milho sob déficit hídrico severo.** Sete Lagoas: *Embrapa Milho e Sorgo, 2015. (Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento, 115)*. Disponível em: https://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/infoteca/bitstream/doc/1019692/1/bol115.pdf.

MAHESWARI, Mandapaka *et al.* Tolerance mechanisms in maize identified through phenotyping and transcriptome analysis in response to water deficit stress. **Physiology and Molecular Biology of Plants,** v. 27, n. 6, p. 1377–1394, 2021.

MALLIKARJUNA, Mallana Gowdra *et al.* Evolutionary and functional characterisation of glutathione peroxidases showed splicing mediated stress responses in maize. **Plant Physiology and Biochemistry,** v. 178, p. 40–54, 2022.

MHAMDI, Amna *et al.* Catalase function in plants: a focus on Arabidopsis mutants as stress-mimic models. **Journal of Experimental Botany,** v. 61, n. 15, p. 4197–4220, 2010.

MILLER, Gad *et al.* Reactive oxygen species homeostasis and signalling during drought and salinity stresses. **Plant, Cell & Environment,** v. 33, n. 4, p. 453–467, 2010.

MILLER, Gad *et al.* The plant NADPH oxidase RBOHD mediates rapid systemic signaling in response to diverse stimuli. **Science Signaling,** v. 2, n. 84, p. ra45, 2009.

MITTLER, Ron *et al.* Reactive oxygen species signalling in plant stress responses. **Nature Reviews Molecular Cell Biology,** v. 23, n. 10, p. 663–679, 2022.

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

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

MITTLER, Ron. ROS are good. **Trends in Plant Science,** v. 22, n. 1, p. 11–19, 2017.

MUNAWAR, Sajid *et al.* Silicon seed inoculation enhances antioxidants, physiology and yield of hybrid maize under heat stress. **BMC Plant Biology,** v. 25, p. 417, 2025.

MUNNS, Rana; TESTER, Mark. Mechanisms of salinity tolerance. **Annual Review of Plant Biology,** v. 59, p. 651–681, 2008.

NOCTOR, Graham *et al.* Glutathione. **The Arabidopsis Book,** v. 9, p. e0142, 2011.

NOCTOR, Graham; MHAMDI, Amna; FOYER, Christine H. The roles of reactive oxygen metabolism in drought: not so cut and dried. **Plant Physiology,** v. 164, n. 4, p. 1636–1648, 2014.

OLIVEIRA, T. J. M. *et al.* Phytoremediation potential of Brazilian mahogany (Swietenia macrophylla King) on exposure to nickel: anatomical, biochemical and antioxidant responses. **Brazilian Journal of Biology,** v. 84, p. e281527, 2024.

PRASAD, T. K. *et al.* Evidence for chilling-induced oxidative stress in maize seedlings and a regulatory role for hydrogen peroxide. **The Plant Cell,** v. 6, n. 1, p. 65–74, 1994.

RODRIGUES, A. A. *et al.* Tolerance of Eugenia dysenterica to aluminum: germination and plant growth. **Plants,** v. 8, n. 9, p. 317, 2019.

SALEKDEH, Gh. Hosseini *et al.* Proteomic analysis of rice leaves during drought stress and recovery. **Proteomics,** v. 2, n. 9, p. 1131–1145,

2002.

SCANDALIOS, J. G. Oxidative stress: molecular perception and transduction of signals triggering antioxidant gene defenses. **Brazilian Journal of Medical and Biological Research,** v. 38, n. 7, p. 995–1014, 2005.

SCHÜTZENDÜBEL, Andres; POLLE, Andrea. Plant responses to abiotic stresses: heavy metal-induced oxidative stress and protection by mycorrhization. **Journal of Experimental Botany,** v. 53, n. 372, p. 1351–1365, 2002.

SHALATA, Abed; TAL, Moshe. The effect of salt stress on lipid peroxidation and antioxidants in the leaf of the cultivated tomato and its wild salt-tolerant relative Lycopersicon pennellii. **Physiologia Plantarum,** v. 104, n. 2, p. 169–174, 1998.

SHARMA, Shanti S.; DIETZ, Karl-Josef. The relationship between metal toxicity and cellular redox imbalance. **Trends in Plant Science,** v. 14, n. 1, p. 43–50, 2009.

SMIRNOFF, Nicholas; ARNAUD, Dominique. Hydrogen peroxide metabolism and functions in plants. **New Phytologist,** v. 221, n. 3, p. 1197–1214, 2019.

SOUZA, T. C. de *et al.* ABA application to maize hybrids contrasting for drought tolerance: changes in water parameters and in antioxidant enzyme activity. **Plant Growth Regulation,** v. 73, n. 3, p. 205–217, 2014.

SUNKAR, Ramanjulu; KAPOOR, Avnish; ZHU, Jian-Kang. Posttranscriptional induction of two Cu/Zn superoxide dismutase

genes in Arabidopsis is mediated by downregulation of miR398 and important for oxidative stress tolerance. **The Plant Cell,** v. 18, n. 8, p. 2051–2065, 2006.

SUZUKI, Nobuhiro *et al.* Respiratory burst oxidases: the engines of ROS signaling. **Current Opinion in Plant Biology,** v. 14, n. 6, p. 691–699, 2011.

TORRES, Miguel Angel; JONES, Jonathan D. G.; DANGL, Jeffery L. Reactive oxygen species signaling in response to pathogens. **Plant Physiology,** v. 141, n. 2, p. 373–378, 2006.

VANDERAUWERA, Sandy *et al.* Extranuclear protection of chromosomal DNA from oxidative stress. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,** v. 108, n. 4, p. 1711–1716, 2011.

WANG, Y. *et al.* Transcriptomic and physiological responses of contrasting maize genotypes to drought stress. **Frontiers in Plant Science,** v. 13, p. 928897, 2022.

WASZCZAK, Cezary; CARMODY, Melanie; KANGASJÄRVI, Jaakko. Reactive oxygen species in plant signaling. **Annual Review of Plant Biology,** v. 69, p. 209–236, 2018.

WEI, Xiaotong *et al.* Overexpression of ZmSRG7 improves drought and salt tolerance in maize (Zea mays L.). **International Journal of Molecular Sciences,** v. 23, n. 21, p. 13349, 2022.

WILLEKENS, Hilde *et al.* Catalase is a sink for H_2O_2 and is indispensable for stress defence in C_3 plants. **The EMBO Journal,** v. 16, n. 16, p. 4806–4816, 1997.

WU, Jiandong *et al.* Expression of the maize MYB transcription factor ZmMYB3R enhances drought and salt stress tolerance in transgenic plants. **Plant Physiology and Biochemistry,** v. 137, p. 179–188, 2019.

XIANG, Yang *et al.* The maize GSK3-like kinase ZmSK1 negatively regulates drought tolerance by phosphorylating the transcription factor ZmCPP2. **The Plant Cell,** v. 37, n. 2, p. koaf032, 2025.

XU, Tengao *et al.* Genome-wide identification of binding motifs and drought-responsive target genes by the transcription factor ZmNAC20 in maize. **Plants,** v. 15, n. 3, p. 423, 2026.

YOUSAF, Muhammad Irfan *et al.* Responses of maize hybrids to water stress conditions at different developmental stages: accumulation of reactive oxygen species, activity of enzymatic antioxidants and degradation in kernel quality traits. **PeerJ,** v. 11, p. e14983, 2023.

ZANDALINAS, Sara I.; FRITSCHI, Felix B.; MITTLER, Ron. Global warming, climate change, and environmental pollution: recipe for a multifactorial stress combination disaster. **Trends in Plant Science,** v. 26, n. 6, p. 588–599, 2021.

ZHANG, Aying *et al.* Mitogen-activated protein kinase is involved in abscisic acid-induced antioxidant defense and acts downstream of reactive oxygen species production in leaves of maize plants. **Plant Physiology,** v. 141, n. 2, p. 475–487, 2006.

---

[1] Doutorando em Ciências Agrárias – Agronomia, Mestre em Bioenergia e Grãos e Engenheiro Agrônomo pelo Instituto Federal

Goiano – Campus Rio Verde. ORCID: https://orcid.org/0009-0009-1328-4966. E-mail: acesse o artigo original para visualizar o e-mail

[2] Doutorando em Ciências Agrárias – Agronomia, Mestre em Bioenergia e Grãos, Bióloga e graduanda em Agronomia pelo Instituto Federal Goiano – Campus Rio Verde. ORCID: https://orcid.org/0009-0003-6719-2983. E-mail: acesse o artigo original para visualizar o e-mail.

[3] Doutorando e Mestre em Biodiversidade e Conservação pelo Instituto Federal Goiano – Campus Rio Verde. Licenciado em Geografia pela Universidade Estadual de Goiás – Campus Morrinhos. ORCID: https://orcid.org/0009-0009-2790-3211. E-mail: acesse o artigo original para visualizar o e-mail.

[4] Doutorando e Mestre em Biodiversidade e Conservação, Engenheira Ambiental pelo Instituto Federal Goiano – Campus Rio Verde. ORCID: https://orcid.org/0000-0001-5688-3103. E-mail: acesse o artigo original para visualizar o e-mail.

[5] Doutorando em Biodiversidade e Conservação, Mestre em Biodiversidade e Conservação, Bióloga pelo Instituto Federal Goiano – Campus Rio Verde. ORCID: https://orcid.org/0000-0003-1937-1816. E-mail: acesse o artigo original para visualizar o e-mail.