

CAPÍTULO 2

Defesa vegetal em sistemas agroecológicos: fundamentos fisiológicos, microbiológicos e interações ecológicas

Daniel Schwan Monteiro de Sousa, Laís Viana Bruneli, Ana Terra Bravim dos Santos, Leonard Campos Avellar Machado, Rony Mendes Rodrigues, Sara de Oliveira Olimpio, Willian Moreira da Costa, Atanásio Alves do Amaral, Esteffany Pereira da Silva, Oseas de Almeida Lima, Maurício Novaes Souza

<https://doi.org/10.69570/mp.978-65-84548-45-9.c2>

Resumo

Compreender os diferentes mecanismos de defesa das plantas frente a patógenos e insetos-praga implica considerar não apenas os processos fisiológicos e bioquímicos envolvidos, mas também as complexas interações ecológicas presentes em agroecossistemas de base agroecológica. Ao longo de sua evolução, as plantas desenvolveram estratégias sofisticadas de proteção contra a herbivoria, que incluem barreiras físicas, defesas químicas constitutivas e respostas induzidas, estas podendo atuar de forma direta ou indireta. Para além da abordagem clássica da fisiologia vegetal, torna-se fundamental estabelecer conexões com a agroecologia, evidenciando como práticas como a adubação orgânica, o uso de cobertura morta, a adubação verde, o consórcio de culturas e a conservação do solo contribuem para o fortalecimento dos sistemas naturais de defesa das plantas. Essas práticas favorecem a atividade da microbiota do solo, promovem maior equilíbrio ecológico e reduzem a dependência de insumos químicos, ampliando, assim, a resiliência dos agroecossistemas e contribuindo para uma agricultura mais sustentável. Nesse contexto, a teoria da trofobiose contribui para a compreensão de que o desequilíbrio nutricional das plantas pode aumentar sua suscetibilidade a pragas e doenças, reforçando a importância de práticas agroecológicas que promovam o equilíbrio metabólico e a saúde do solo.

Palavras-chave: Metabólitos Secundários. Resistência Induzida. Teoria da Trofobiose. Agroecologia. Sustentabilidade Agrícola.

1. Introdução

A busca por sistemas agrícolas mais equilibrados, sustentáveis e com menor dependência de insumos químicos tem se intensificado nos últimos anos, tornando fundamental a compreensão das interações entre os mecanismos de defesa das plantas e as práticas agrícolas. Ao favorecer os próprios mecanismos de defesa vegetal, práticas como o uso de adubação orgânica, cobertura do solo, consórcio de culturas e o manejo da biodiversidade contribuem para a redução do uso de agrotóxicos e para o fortalecimento da saúde das plantas (Aquino; Assis, 2012; Gonçalves, 2020; Souza, 2025). Nesse contexto, a planta deixa de ser apenas um alvo passivo de pragas e doenças e passa a atuar ativamente em sua própria proteção, inserida em um sistema produtivo mais sustentável.

Por serem organismos sésseis, as plantas, ao longo de sua evolução, desenvolveram mecanismos de defesa complexos para se proteger contra organismos nocivos, como patógenos (fungos, bactérias e vírus), insetos-praga e estresses abióticos (ex.: seca, radiação UV). Esses mecanismos são essenciais para sua sobrevivência e podem ser classificados em dois grandes grupos: defesas constitutivas (presentes mesmo na ausência de ameaças); e defesas induzidas (ativadas após o reconhecimento do perigo) (Fernandes *et al.*, 2009; Mithöfer; Boland, 2012).

A camada externa da planta atua como a primeira barreira contra organismos potencialmente nocivos. A cutícula (película cerosa externa), a epiderme e outras estruturas físicas contribuem para impedir a invasão de bactérias, fungos e insetos. A segunda linha de defesa envolve, em geral, mecanismos bioquímicos, que podem ser constitutivos ou induzidos. As defesas constitutivas permanecem continuamente ativas, enquanto as induzidas são ativadas em resposta ao ataque. Diferentemente das constitutivas, as defesas induzidas dependem de sistemas específicos de detecção e de vias de transdução de sinal, capazes de reconhecer o agente agressor e, em consequência, modular a expressão gênica e o metabolismo (Taiz *et al.*, 2017).

As defesas constitutivas incluem tanto barreiras físicas quanto a produção de metabólitos secundários com ação antimicrobiana, como fenóis, alcaloides e terpenoides (incluindo lactonas), que podem intoxicar ou repelir os agressores (Stangarlin *et al.*, 2011). Já as defesas induzidas são acionadas após o contato

com o patógeno e envolvem diferentes níveis de resposta (Garción; Lamotte; Métraux, 2007):

- ✓ Respostas locais, como a resposta hipersensível (RH), caracterizada pela morte celular programada com o objetivo de isolar o invasor;
- ✓ Respostas sistêmicas, como a resistência sistêmica adquirida (RSA) e a resistência sistêmica induzida (RSI), mediadas por hormônios como o ácido salicílico e o ácido jasmônico/etileno, respectivamente;
- ✓ Além da produção de proteínas relacionadas à patogênese (PR-proteínas), como quitinases, defensinas e peroxidases, que atuam diretamente no combate aos patógenos.

Além disso, as plantas podem apresentar modificações morfológicas induzidas pela ação de pragas, como a formação de galhas. No entanto, essas alterações nem sempre são consideradas mecanismos de defesa ativa, sendo frequentemente interpretadas como resultado da manipulação exercida pelo organismo agressor (Bergamin Filho; Kimati; Amorim, 1995).

Diante desse contexto, torna-se relevante aprofundar a compreensão dos mecanismos de defesa das plantas, não apenas sob a perspectiva da fisiologia vegetal, mas também em sua interface com práticas agrícolas sustentáveis. Tal abordagem permite reconhecer o papel desses mecanismos na construção de sistemas produtivos mais resilientes, nos quais a integração entre processos biológicos e manejo agroecológico contribui para a promoção da saúde das plantas e para a sustentabilidade dos agroecossistemas.

2. Defesas constitutivas

As defesas constitutivas correspondem aos mecanismos de proteção inerentes às plantas, presentes mesmo na ausência de ataque por patógenos ou insetos-praga, desempenhando papel fundamental na prevenção da colonização por organismos nocivos. Essas defesas incluem tanto barreiras físicas, como a cutícula espessa, a parede celular lignificada e estruturas epidérmicas, quanto compostos químicos produzidos continuamente, como metabólitos secundários com propriedades antimicrobianas e repelentes. Por estarem permanentemente ativas, essas estratégias representam a primeira linha de defesa vegetal,

contribuindo para reduzir a necessidade de respostas induzidas e, consequentemente, o gasto energético associado a processos de defesa mais complexos.

2.1. Barreiras estruturais

As barreiras estruturais são mecanismos de defesa constitutivos, ou seja, estão presentes na planta mesmo na ausência de patógenos ou pragas. Essas estruturas atuam como a primeira linha de defesa, dificultando fisicamente a penetração e o estabelecimento de agentes invasores, como fungos, bactérias e insetos. Além da proteção, desempenham funções essenciais em processos fisiológicos, como regulação hídrica, trocas gasosas e proteção contra estresses abióticos (ex.: radiação UV e perda excessiva de água). A seguir, serão descritas as características de algumas dessas barreiras mecânicas, bem como seus respectivos mecanismos de atuação na defesa vegetal (Figura 1).

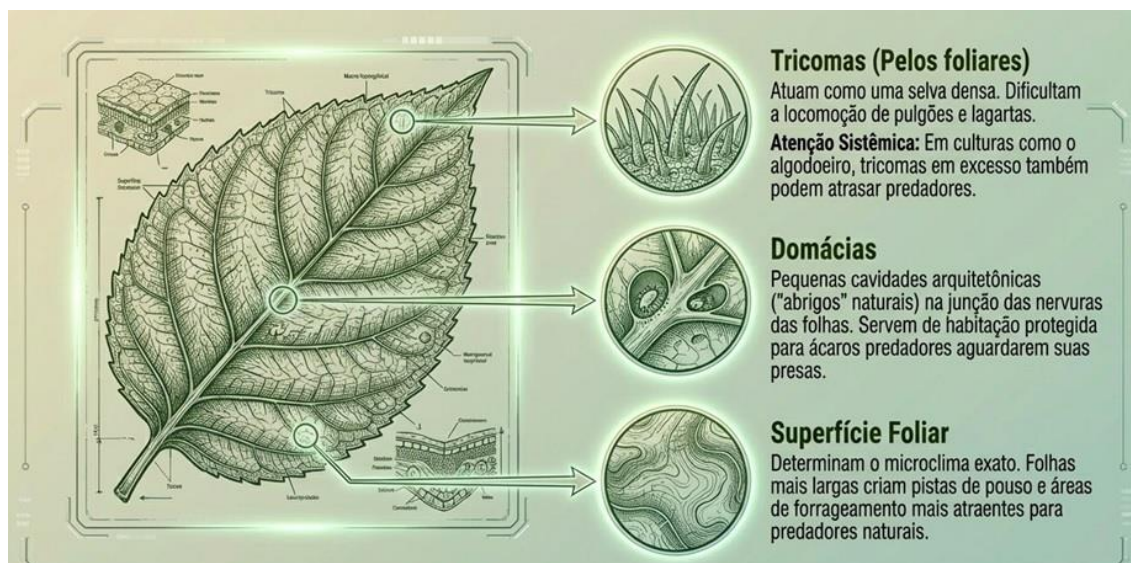


Figura 1. Barreiras estruturais constitutivas e a morfologia defensiva vegetal.
Fonte: elaborada por Maurício Novaes (2026), com auxílio de IA (NotebookLM).

2.1.1. Cutícula

A cutícula vegetal é uma camada cerosa e impermeabilizante que recobre as folhas, estando presente também em caules jovens das plantas (Figura 2).

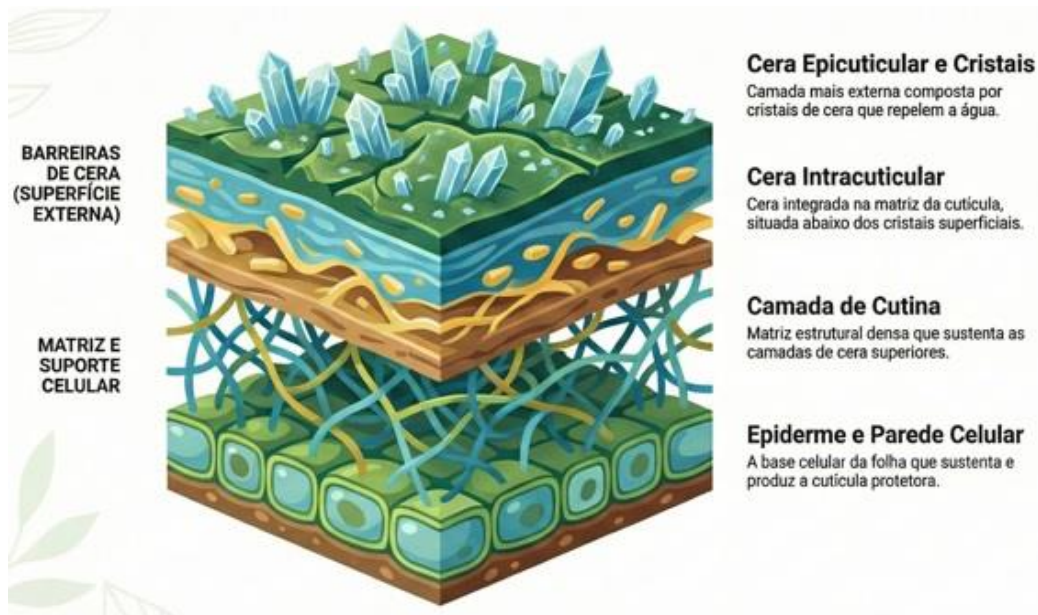


Figura 2. Estrutura da cutícula vegetal: barreiras químicas e físicas de proteção.
Fonte: elaboração própria (2026) a partir de Stangarlin *et al.* (2011), com auxílio de IA (NotebookLM).

Composta por materiais hidrofóbicos, sua principal função é reduzir a perda de água na superfície da parte aérea. Além de atuar como uma barreira contra a desidratação, a cutícula também representa uma defesa eficiente contra a entrada da maioria dos patógenos que tentam colonizar a superfície foliar (Figura 3) (Stangarlin *et al.*, 2011).



Figura 3. Organização ultraestrutural e camadas constituintes da cutícula foliar.
Fonte: Elevagro, 2022.

A resistência à proliferação de patógenos se deve à complexidade dos polímeros de cutina presentes na cutícula, que dificultam a manipulação por microrganismos. Somente aqueles que possuem enzimas específicas, conhecidas como cutinases, conseguem degradar essa barreira (Stangarlin *et al.*, 2011). Além disso, a espessura da cutícula desempenha um papel fundamental na resistência das plantas, uma vez que uma cutícula mais espessa está associada a uma maior proteção contra patógenos (Bergamin Filho; Kimati; Amorim, 1995; Reina-Pinto; Yephremov, 2009).

Importante ressaltar que os compostos presentes na cutícula não apenas desempenham um papel na proteção física, mas também estão envolvidos na sinalização celular, ativando outros mecanismos de defesa, como a expressão das proteínas relacionadas à patogênese (Reina-Pinto; Yephremov, 2009). Dessa forma, a cutícula se estabelece como um elemento fundamental na defesa das plantas, integrando funções de impermeabilização e sinalização, que fortalecem a resposta imunológica das plantas a estresses bióticos e abióticos.

2.1.2. Estômatos

Os estômatos são estruturas epidérmicas presentes principalmente nas folhas, mas também em outros órgãos aéreos das plantas, desempenhando papel fundamental nas trocas gasosas (Figura 4).



Figura 4. Estômatos sob microscópio confocal de 16 bits de um estômato aberto de *Zea mays*. Crédito da imagem: Plant Physiology, v. 199, n. 4, 2025, kiaf600, marcados pelas setas. Fonte: adaptado de iStock (2018).

Sua abertura e fechamento são regulados pela turgescência das células que os cercam, permitindo a passagem de dióxido de carbono (CO_2), vapor d'água e, em alguns casos, microrganismos patogênicos, como fungos, bactérias e vírus. Os estômatos também podem servir como vias de penetração para muitos fungos biotróficos², que podem causar sérios problemas fitossanitários (Cid; Teixeira, 2017).

Dessa forma, o tempo de fechamento dos estômatos pode ser entendido como um mecanismo de defesa das plantas (Stangarlin *et al.*, 2011), pois durante períodos de estresse ambiental, como altas temperaturas ou baixa umidade, as plantas podem fechar seus estômatos para minimizar a perda de água e, ao mesmo tempo, restringir a entrada de microrganismos prejudiciais.

Patógenos que dependem exclusivamente da abertura dos estômatos para penetrar, como a ferrugem do colmo do trigo, enfrentam dificuldades para entrar na planta se os estômatos permanecerem fechados ou abrirem-se mais tarde pela manhã (Figura 5). A luz solar intensa pode ressecar o tubo germinativo do patógeno, frustrando assim sua tentativa de proliferação (Bergamin Filho; Kimati; Amorim, 1995).



Figura 5. Organização celular do aparelho estomático: células-guarda, ostíolo e células subsidiárias. Fonte: elaborada por Maurício Novaes (2026), com auxílio de IA (NotebookLM).

² São patógenos especializados que necessitam de tecidos vegetais vivos para sobreviver e se reproduzir, funcionando como parasitas obrigatórios.

2.1.3. Tricomas

Os tricomas são extensões das células epidérmicas localizadas na parte aérea das plantas, desempenhando diversas funções que vão além da simples proteção contra agentes externos (Figura 6) (Johnson, 1975; Werker 2000; Kim 2019).

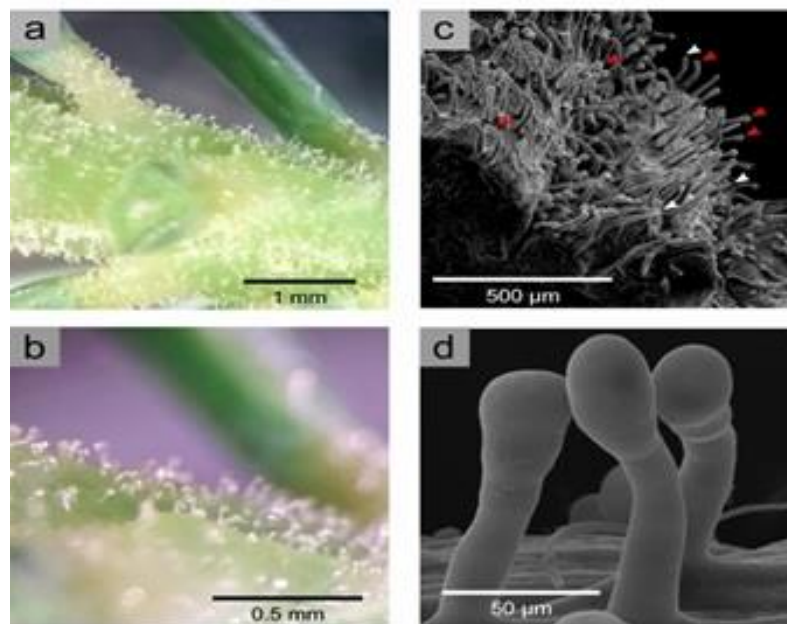


Figura 6. Tricomas glandulares. Imagens a e b (microscópio de dissecação); e c e d (microscopia eletrônica de varredura). Fonte: Cledson *et al.*, 2020.

Há uma grande variedade de tricomas presentes nas plantas, o que torna sua classificação complexa, considerando as diferentes formas, origens, tamanhos, localizações, tipos de agendamento e funções (Werker 2000; Glas *et al.* 2012, Kariyat *et al.*, 2019; Wang *et al.*, 2021). Esses apêndices epidérmicos são fundamentais na proteção física, química e mecânica das plantas, além de atuarem contra pragas e patógenos (Karabourniotis *et al.*, 2020).

Seu papel na defesa das plantas contra fitopatógenos se dá tanto pela densidade, número de tricomas por unidade de área, quanto pela função de substância do metabolismo secundário, que apresentam propriedades antimicrobianas (Shepherd; Wagner 2007; Stangarlin *et al.*, 2011). Além disso, os tricomas podem criar uma superfície hidrofóbica que impede o acúmulo de água, dificultando o estabelecimento de patógenos que dependem de umidade

para germinar e iniciar seu desenvolvimento (Allen *et al.* 1991; Kortekamp *et al.* 1999). Os tricomas também secretam compostos metabólicos que podem atrair polinizadores, fornecer proteção contra a radiação ultravioleta e formar camadas protetoras nos órgãos aéreos, auxiliando na redução da temperatura e na perda de água (Wagner, 1991; Wang *et al.*, 2021).

No entanto, apesar desses benefícios, há estudos que sugerem que a presença dos tricomas pode, em algumas situações, favorecer a infecção por patógenos. Esses apêndices são, em certos casos, locais onde a infecção pode ser iniciada (Calo *et al.*, 2006; Imboden *et al.*, 2018). A penetração de patógenos pode ocorrer em diversos tipos de tricomas, inclusive em estruturas não vivas ou danificadas, que ainda preservam nutrientes em suas bases (Beattie; Lindow, 1995; Pietrarelli *et al.*, 2006).

Apesar de exercerem função primordial na defesa vegetal, os tricomas podem, em determinadas condições, atuar como potenciais pontos de vulnerabilidade à infecção. Lesões na base ou alterações estruturais nessas projeções epidérmicas podem favorecer a adesão, a colonização e a penetração de microrganismos fitopatogênicos. Dessa forma, embora geralmente associados à resistência, os tricomas podem também contribuir, de maneira dependente do contexto, para a suscetibilidade da planta (Kim, 2019; Simplício *et al.*, 2022).

Adicionalmente, estudos recentes têm apontado que os tricomas, especialmente os glandulares, podem atuar como microambientes seletivos para a colonização de microrganismos, influenciados pela composição de seus exsudatos, como compostos fenólicos, terpenoides e metabólitos secundários. Essas evidências sugerem que tais estruturas não apenas exercem funções diretas na defesa contra herbívoros, mas também desempenham papel relevante na modulação da microbiota epifítica e na ativação de respostas de defesa vegetal. Apesar desses avanços, ainda são necessários estudos que aprofundem a compreensão dos mecanismos moleculares e ecológicos que regulam essas interações, bem como sua relação com os processos de resistência e suscetibilidade das plantas em diferentes condições ambientais (Koppenhöfer *et al.*, 2020; Wang *et al.*, 2021).

2.1.4. Parede celular

Uma das características mais marcantes das células vegetais é a presença de uma parede celular fina, mas extremamente resistente. Essa parede é composta por uma mistura complexa de polissacarídeos e outros compostos secretados pela célula, organizada de maneira altamente estruturada por meio de ligações covalentes e não covalentes (Taiz; Zieger, 2002). Essa estrutura desempenha um papel fundamental no suporte mecânico, contribuindo significativamente para o crescimento e desenvolvimento das plantas (Figura 7). Quando uma parede celular é removida por enzimas, a célula resultante é chamada de protoplasto³ (Cid; Teixeira, 2017).

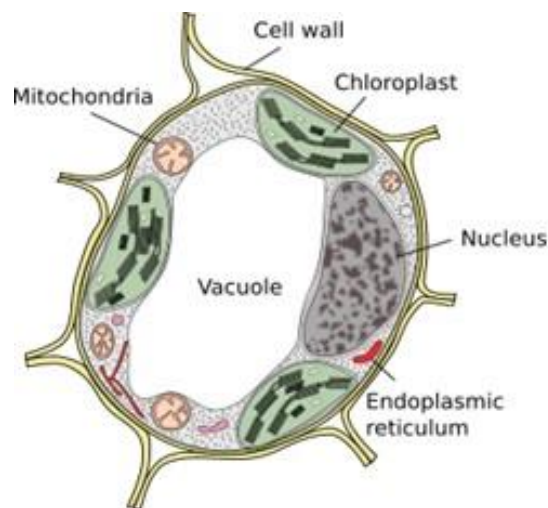


Figura 7. Organização estrutural da célula parenquimática e ultraestrutura da parede celular primária. Fonte: *Atlas of Plant and Animal Histology*, 2025.

As paredes celulares vegetais podem ser específicas em dois tipos: a parede celular primária e a parede celular secundária. A parede primária é formada durante o crescimento celular e deve ser, ao mesmo tempo, mecanicamente estável e suficientemente flexível para permitir a expansão das células, evitando sua ruptura. Ela é composta principalmente de polissacarídeos, como celulose, hemiceluloses e pectinas (Farinas, 2011).

Em contraste, a parede celular secundária é depositada após a cessação do crescimento celular e confere uma estabilidade mecânica adicional à planta.

³ Parte viva de uma célula animal ou vegetal, que compreende o citoplasma, o núcleo e a membrana plasmática.

Essa parede é caracterizada pela presença de celulose e hemicelulose, frequentemente impregnadas de lignina, o que proporciona uma resistência ainda maior. Além dos polissacarídeos, as paredes celulares também contêm uma variedade de proteínas que desempenham funções importantes na estrutura e no funcionamento das células vegetais (Taiz; Zieger, 2002).

2.2. Metabólitos secundários

Os mecanismos de defesa de natureza química constituem uma segunda linha de proteção contra pragas e patógenos. As plantas sintetizam uma ampla variedade de substâncias químicas, classificadas em metabólitos primários e secundários (Figura 8). Os metabólitos primários correspondem a compostos universais, diretamente relacionados aos processos de crescimento e desenvolvimento vegetal, incluindo açúcares, aminoácidos, ácidos graxos, lipídios e nucleotídeos, além de macromoléculas derivadas, como proteínas, polissacarídeos, membranas, DNA e RNA. Em contraste, os metabólitos secundários apresentam elevada especificidade entre espécies e, de modo geral, agrupam-se em três principais classes: terpenos, compostos fenólicos e alcaloides (Taiz *et al.*, 2017).



Figura 8. Barreiras químicas constitutivas: o papel dos metabólitos secundários contra o estresse biótico. Fonte: elaborada por Maurício Novaes (2026), com auxílio de IA (NotebookLM).

Esses metabólitos são sintetizados continuamente ou armazenados em tecidos específicos, prontos para atuar assim que a planta é ameaçada. Suas funções vão além da proteção, participando também de processos fisiológicos essenciais, como atração de polinizadores, regulação do crescimento e proteção contra estresses abióticos.

2.2.1. Compostos fenólicos

Os compostos fenólicos representam uma classe diversificada de metabólitos secundários vegetais, caracterizados pela presença de um ou mais grupos hidroxila (-OH) ligados a um anel aromático. Derivados do metabolismo do ácido chiquímico e da via dos fenilpropanoides, esses compostos abrangem desde moléculas simples (como ácidos fenólicos e cumarinas) até polímeros complexos (como ligninas e taninos), desempenhando papéis fundamentais na defesa vegetal contra patógenos e estresses abióticos (Figura 9) (Dixon; Paiva, 1995; Naczki; Shahidi, 2004).

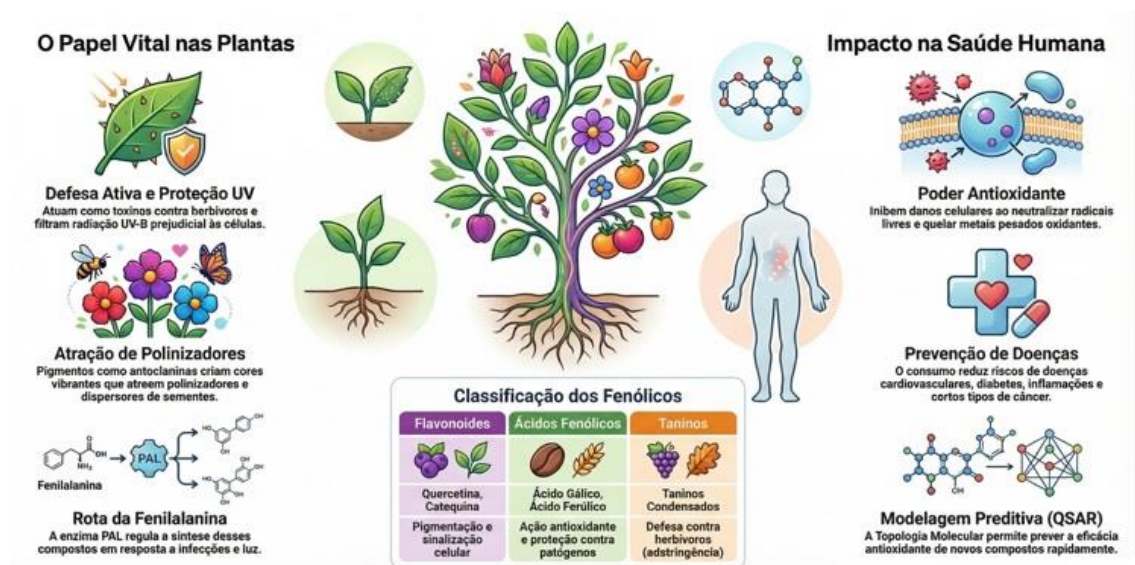


Figura 9. Escudos químicos da natureza: diversidade e estrutura dos compostos fenólicos. Fonte: elaborada por Maurício Novaes (2026), com auxílio de IA (NotebookLM).

A síntese desses compostos ocorre em células especializadas, sendo subsequentemente armazenados em compartimentos subcelulares como vacúolos ou vesículas, frequentemente na forma glicosilada não tóxica. Essa

compartimentalização é vital para prevenir danos à própria planta, pois os fenóis são tóxicos e deve ser armazenados na sua forma reduzida (Labanca, 2002). Quando a planta enfrenta estresses bióticos (como infecções fúngicas) ou abióticos (como seca), esses compostos são liberados e ativados enzimaticamente por β -glicosidases, transformando-se em formas tóxicas que contribuem para respostas de defesa como a reação hipersensível (RH) ou a repelência a herbívoros (Hrazdina, 1994).

As propriedades antioxidantes dos fenóis, intimamente relacionadas à sua estrutura química, conferem múltiplos mecanismos de proteção, que incluem (Chun *et al.*, 2005; Sousa *et al.*, 2007):

- ✓ Neutralização de radicais livres por intermédio da doação de elétrons;
- ✓ Quelação⁴ de metais de transição como ferro e cobre, impedindo a formação de espécies reativas de oxigênio (ROS); e
- ✓ Estabilização de intermediários oxidativos via ressonância do anel aromático

Tais propriedades são fundamentais para proteger as plantas contra danos oxidativos causados por diversos agentes estressores (Lattanzio *et al.*, 2006).

Estruturalmente, os tricomas glandulares se destacam como fábricas bioquímicas especializadas, secretando uma variedade de fenóis que podem repelir, imobilizar ou intoxicar insetos herbívoros (Levin, 1973). Além dessa defesa direta, fenóis como flavonoides e ligninas reforçam a parede celular e inibem enzimas degradativas de microrganismos (Nicholson; Hammerschmidt, 1992; Beckman, 2000). Notavelmente, alguns fenóis atuam como moléculas sinalizadoras, regulando respostas de defesa sistêmicas que preparam a planta para futuros ataques (Wink, 2018).

Esta multifuncionalidade, atuando simultaneamente como armas químicas, barreiras físicas, antioxidantes e mensageiros moleculares, evidencia o papel

⁴ É um processo químico onde um micronutriente metálico (como Ferro, Zinco, Manganês ou Cobre) é envolvido por uma molécula orgânica, formando um "quelato". Esse revestimento protege o nutriente contra a fixação no solo, tornando-o solúvel e facilmente absorvível pelas raízes ou folhas, melhorando drasticamente a nutrição.

central dos compostos fenólicos nos sofisticados mecanismos de defesa e comunicação das plantas com seu ambiente, tornando-os componentes essenciais para a sobrevivência e adaptação vegetal.

2.2.2. Alcaloides

Os alcaloides representam um dos grupos mais importantes de metabólitos secundários vegetais, caracterizados quimicamente pela presença de pelo menos um átomo de nitrogênio em sua estrutura molecular. Esses compostos nitrogenados são sintetizados a partir de diferentes aminoácidos precursores, como ornitina, lisina, fenilalanina, tirosina e triptofano, por intermédio de vias biossintéticas complexas que frequentemente envolvem múltiplas etapas de modificação enzimática (Ziegler; Facchini, 2008). Sua distribuição no reino vegetal não é uniforme, sendo mais abundantes em certas famílias como Solanaceae, Papaveraceae, Rubiaceae e Apocynaceae, onde desempenham funções ecológicas fundamentais na defesa das plantas contra herbívoros e patógenos (Wink, 2018).

Do ponto de vista estrutural, os alcaloides apresentam uma notável diversidade química, podendo ser classificados em três grandes grupos. Os alcaloides verdadeiros, que constituem a maioria, possuem o nitrogênio incorporado em um anel heterocíclico e incluem exemplos bem conhecidos como a nicotina (*Nicotiana tabacum*), morfina (*Papaver somniferum*) e atropina (*Atropa belladonna*). Os pseudoalcaloides, como a cafeína (*Coffea arabica*) e teobromina (*Theobroma cacao*), diferenciam-se por não derivarem diretamente de aminoácidos, mas sim de outras vias metabólicas. Já os protoalcaloides, representados pela mescalina (*Lophophora williamsii*), apresentam o átomo de nitrogênio em cadeia lateral, não fazendo parte de um sistema cíclico (Figura 10) (Aniszewski, 2015).

As propriedades fisiológicas dos alcaloides estão diretamente relacionadas à sua capacidade de interagir com diversos sistemas moleculares em organismos animais. Muitos atuam como potentes neurotoxinas, interferindo com a neurotransmissão. A nicotina, por exemplo, mimetiza a ação da

acetilcolina ao se ligar aos receptores nicotínicos (Steppuhn *et al.*, 2004), enquanto a atropina bloqueia os receptores muscarínicos (Wink, 2000).

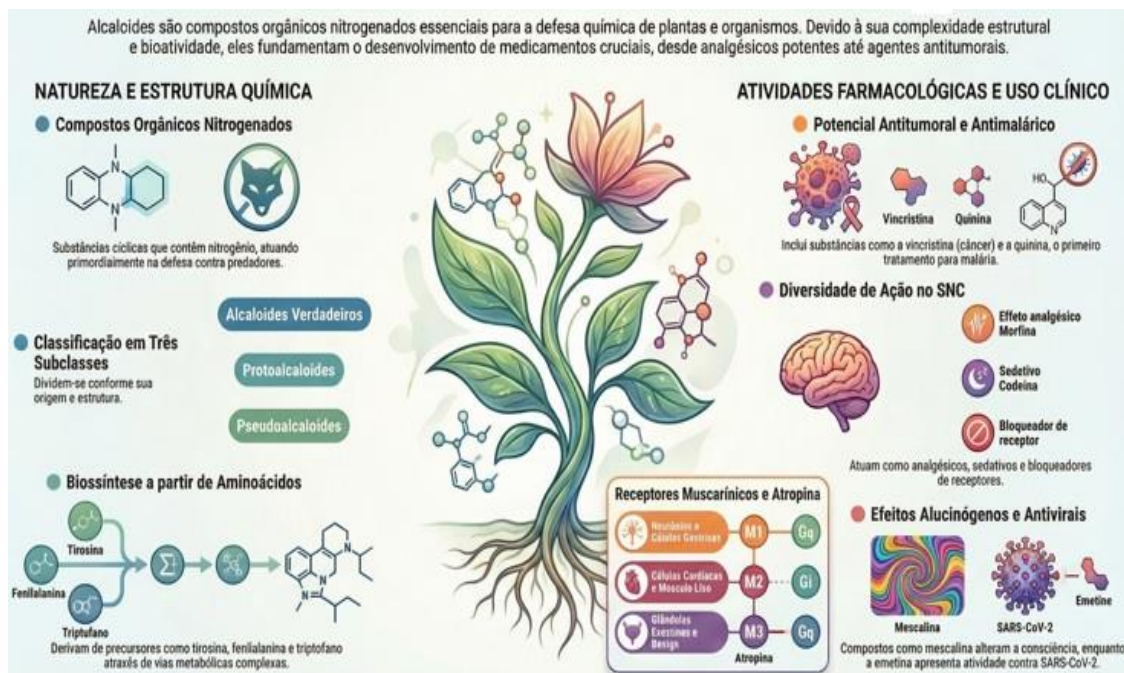


Figura 10. Estrutura química e classificação dos principais alcaloides do metabolismo vegetal. Fonte: elaborada por Maurício Novaes (2026), com auxílio de IA (NotebookLM).

Outros, como a berberina, exercem ação antimicrobiana ao inibir processos essenciais em patógenos, incluindo a síntese de ácidos nucleicos e proteínas (Iwasa *et al.*, 2001). Essa capacidade de interferir com sistemas biológicos fundamentais explica sua eficácia como agentes de defesa vegetal, desencorajando a herbivoria e prevenindo infecções (Mithöfer; Boland, 2012).

Além de seu papel ecológico, os alcaloides têm grande importância farmacológica. Historicamente, plantas produtoras de alcaloides sempre ocuparam lugar de destaque na medicina tradicional e, atualmente, muitos desses compostos servem como base para medicamentos essenciais. A morfina e seus derivados, como a codeína, permanecem como os analgésicos mais potentes disponíveis (Brownstein, 1993).

A vincristina e vimblastina, isoladas de *Catharanthus roseus*, são componentes fundamentais no tratamento de diversos tipos de câncer (Noble, 1990). A quinina, obtida da casca de *Cinchona spp.*, foi durante séculos o

principal tratamento para malária. Mesmo a cafeína, amplamente consumida em bebidas como café e chá, apresenta efeitos farmacológicos significativos no sistema nervoso central (Nawrot *et al.*, 2003).

A produção de alcaloides nas plantas é altamente regulada e frequentemente induzida em resposta a estresses bióticos e abióticos. Muitas espécies acumulam esses compostos em órgãos ou tecidos específicos, como folhas, raízes ou sementes, frequentemente em estruturas especializadas como vacúolos ou idioblastos. Essa compartimentalização é essencial para evitar efeitos tóxicos na própria planta (Hartmann, 2007).

A compreensão dos mecanismos moleculares envolvidos na biossíntese, armazenamento e regulação dos alcaloides tem avançado significativamente nas últimas décadas, abrindo novas possibilidades para a produção sustentável desses valiosos compostos por meio de abordagens biotecnológicas (O'Connor, 2015).

2.2.3. Terpenoides

Os terpenoides, também conhecidos como isoprenoides, representam a mais extensa e diversa classe de metabólitos secundários em plantas, com mais de 80.000 compostos descritos, número que continua em expansão com o avanço das técnicas de identificação química (Tholl, 2015). Estruturalmente, são caracterizados por unidades repetidas de cinco carbonos (isoprenos) arranjadas em diversas configurações, originando moléculas que variam desde simples monoterpenos (C₁₀) até complexos politerpenos (C_{>40}) (Dudareva *et al.*, 2006).

Essa classe inclui importantes subgrupos como os monoterpenos, sesquiterpenos, diterpenos, triterpenos, carotenoides e as lactonas sesquiterpênicas, todos desempenhando papéis fundamentais na defesa e comunicação das plantas com seu ambiente (Figura 11) (Gershenzon; Dudareva, 2007).

Os terpenoides são sintetizados por intermédio de duas vias metabólicas principais: a via do mevalonato (MVA), que ocorre no citosol; e a via do metileritritol fosfato (MEP), localizada nos plastídios (Vranová *et al.*, 2013). Essa divisão subcelular reflete a especialização evolutiva das plantas para produzir

diferentes classes de terpenoides em distintos compartimentos celulares. Monoterpenos (C₁₀) e diterpenos (C₂₀) são predominantemente sintetizados via MEP, enquanto sesquiterpenos (C₁₅) e triterpenos (C₃₀) derivam principalmente da via MVA (Tholl, 2015).

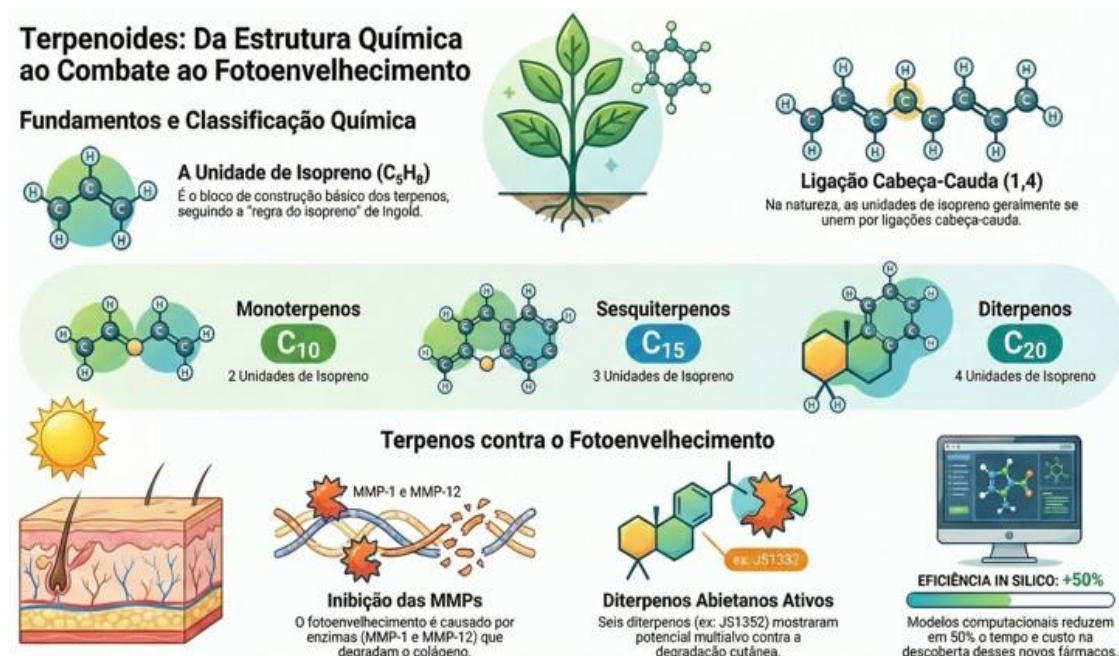


Figura 11. Diversidade estrutural dos terpenoides e mecanismos de mitigação do estresse oxidativo. Fonte: elaborada por Maurício Novaes (2026), com auxílio de IA (NotebookLM).

As lactonas sesquiterpênicas, um subgrupo particularmente relevante para a defesa vegetal, são caracterizadas pela presença de um anel lactônico em sua estrutura. Compostos como a partenolida (*Tanacetum parthenium*) e a artemisinina (*Artemisia annua*) destacam-se por suas potentes atividades biológicas (Efferth, 2017). A artemisinina, por exemplo, é um sesquiterpeno lactônico que revolucionou o tratamento da malária e cuja descoberta rendeu o Prêmio Nobel de Fisiologia ou Medicina em 2015 (Tu, 2016).

A atuação dos terpenoides na defesa vegetal ocorre por meio de múltiplos mecanismos. Muitos monoterpenos, como o pineno e o limoneno, e sesquiterpenos, como o β -cariofileno, exercem toxicidade direta sobre insetos herbívoros e microrganismos, danificando suas membranas celulares e perturbando processos fisiológicos (Gershenzon; Dudareva, 2007).

Além disso, alguns terpenoides voláteis, como o (E)- β -ocimeno, atuam na comunicação interorganísmica, atraindo predadores naturais de herbívoros e promovendo uma defesa indireta (Boncan *et al.*, 2006). Outra função importante é a formação de barreiras físicas: triterpenos, como o ácido betulínico, contribuem para o reforço da cutícula vegetal, dificultando a penetração de patógenos (Tholl, 2015). Por fim, derivados oxigenados de diterpenos, como o ácido jasmônico, participam da sinalização intracelular, sendo essenciais para a ativação de respostas defensivas sistêmicas (Howe; Jander, 2008).

A relevância dos terpenoides vai além de suas funções associadas à defesa química das plantas, estendendo-se a diversas aplicações nos setores farmacêutico, cosmético e alimentício, além de seu papel no desenvolvimento de bioinsumos utilizados na agricultura.

Na medicina, destacam-se compostos como a artemisinina e seus derivados, que se tornaram a principal linha de defesa contra a malária resistente, salvando milhões de vidas em regiões endêmicas (Efferth, 2017). No campo da oncologia, o taxol, isolado originalmente da casca do teixo (*Taxus brevifolia*), revolucionou o tratamento de diversos tipos de câncer, particularmente tumores de mama e ovário, graças ao seu mecanismo único de ação que interfere na divisão celular (Suffness, 1995).

Na indústria de cosméticos e alimentos, monoterpenos como o mentol (extraído de *Mentha spp.*) e o limoneno (presente em frutas cítricas) são amplamente empregados como aromatizantes e fragrâncias devido às suas propriedades organolépticas marcantes (Dudareva *et al.*, 2006).

Na agricultura sustentável, os terpenoides voláteis têm se destacado como importantes mediadores no controle biológico de pragas e doenças, atuando tanto na atração de inimigos naturais de herbívoros quanto na repelência direta a insetos-praga. Esses compostos participam de interações tritróficas, nas quais sinais químicos emitidos pelas plantas favorecem o recrutamento de predadores e parasitoides, contribuindo para a regulação das populações de herbívoros (Heil, 2008; Dicke; Baldwin, 2010; Kroes *et al.*, 2017; Borges *et al.*, 2020).

Além disso, estudos aplicados demonstram que óleos essenciais ricos em terpenoides, como os extraídos de *Tephrosia vogelii*, apresentam efeito

inseticida direto contra pragas agrícolas, como *Cerosipha forbesi*, corroborando o potencial desses metabólitos para reduzir a dependência de agrotóxicos nos sistemas de cultivo (Santos *et al.*, 2020).

3. Defesas induzidas

Ao contrário das defesas constitutivas, que estão sempre presentes, as defesas induzidas são ativadas somente após a planta reconhecer uma ameaça, como o ataque de patógenos, herbívoros ou estresses abióticos. Esses mecanismos envolvem uma complexa rede de sinalização molecular, que desencadeia respostas locais e sistêmicas, aumentando a resistência da planta a futuras agressões (Pieterse *et al.*, 2014).

Quando a planta detecta um invasor por meio de receptores específicos, como os PRRs (*Pattern Recognition Receptors*), inicia-se uma cascata de eventos bioquímicos que inclui a produção de espécies reativas de oxigênio (ROS), a ativação de hormônios de defesa (ácido salicílico, jasmonatos e etileno) e a síntese de proteínas e metabólitos de defesa, como PR-proteínas e fitoalexinas.

Essas respostas podem ser locais, como a Resposta Hipersensível (RH), que causa morte celular programada para isolar o patógeno, ou sistêmicas, como a Resistência Sistêmica Adquirida (RSA) e a Resistência Sistêmica Induzida (RSI), que preparam toda a planta para resistir a novos ataques (Jones; Dangl, 2006).

3.1. Resposta hipersensível

A Resposta Hipersensível (RH) constitui um dos mecanismos de defesa mais rápidos e eficazes das plantas contra patógenos biotróficos, caracterizando-se por uma morte celular localizada no local de infecção. Esse processo suicida cria uma barreira física e química que isola o patógeno, impedindo sua disseminação para tecidos saudáveis (Figura 12) (Heath, 2000).



Figura 12. Mecanismos de defesa induzida: isolamento do foco de infecção por hipersensibilidade celular. Fonte: elaborada por Maurício Novaes (2026), com auxílio de IA (NotebookLM).

A RH é desencadeada quando proteínas efetoras⁵ do patógeno são reconhecidas por receptores intracelulares (NLRs - *Nucleotide-Binding Leucine-Rich Repeat receptors*), ativando uma complexa cascata de sinalização. Essa cascata envolve, inicialmente, uma explosão oxidativa, com a liberação massiva de espécies reativas de oxigênio (ROS) pela ação de NADPH oxidases (Torres *et al.*, 2006); em paralelo, ocorre a ativação de enzimas líticas, como caspases vegetais (metacaspases) e nucleases, que degradam componentes celulares (Lam, 2004); e, finalmente, a resposta é consolidada pelo acúmulo de fitoalexinas, que são metabólitos antimicrobianos, a exemplo da gliceolina em soja (Ahuja *et al.*, 2012).

Enfim, a resposta hipersensível (RH) é uma forma de resistência induzida nas plantas, caracterizada pela capacidade de reconhecer rapidamente a presença de um patógeno, como fungos, bactérias, vírus ou nematoides, e desencadear a morte celular programada no local da infecção. Esse mecanismo de defesa atua de maneira estratégica, pois, ao provocar a necrose localizada

⁵ São moléculas, frequentemente enzimas ou fatores de transcrição, que executam a resposta final de uma célula a estímulos, alterando sua atividade, metabolismo ou estrutura. Elas atuam no estágio final de vias de sinalização, promovendo processos como migração celular, exocitose, remodelamento da actina e expressão gênica.

dos tecidos, a planta limita o acesso do patógeno a nutrientes e impede sua disseminação para outras partes do organismo.

Visualmente, a resposta hipersensível manifesta-se, em geral, por meio do aparecimento de pequenos pontos necróticos, com coloração marrom ou aspecto seco, na região onde ocorreu a tentativa de penetração do agente patogênico. Devido à sua eficiência em conter infecções logo nas fases iniciais, a RH é considerada um dos componentes mais importantes do sistema imunológico das plantas.

3.2. Resistência sistêmica adquirida (RSA ou SAR)

A Resistência Sistêmica Adquirida (RSA) representa um sofisticado sistema de defesa vegetal que confere proteção de longo prazo contra uma ampla gama de patógenos em tecidos distantes do local da infecção inicial (Figura 13).

Esse fenômeno, descrito inicialmente em plantas de tabaco infectadas com o vírus do mosaico do tabaco (Ross, 1961), envolve uma complexa rede de sinalização molecular que prepara a planta para responder mais eficientemente a futuros ataques (Vlot *et al.*, 2021).

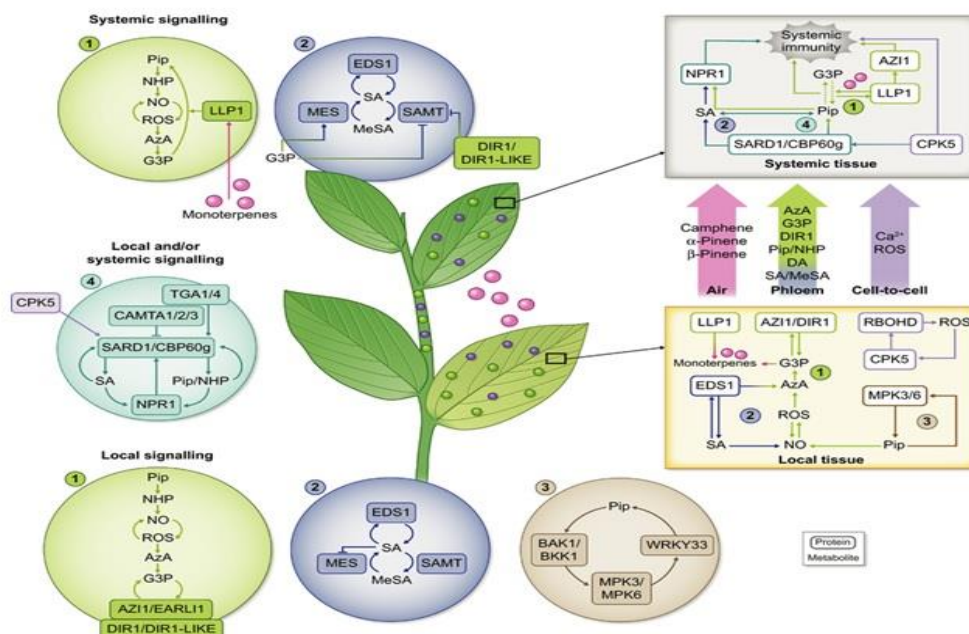


Figura 13. Mecanismos moleculares da RSA: a preparação de tecidos distais para o ataque. Fonte: Vlot *et al.*, 2021.

De acordo com esses mesmos autores, o processo de ativação da RSA inicia-se quando a planta detecta a presença de um patógeno em um tecido específico, desencadeando uma cascata de eventos bioquímicos. A detecção ocorre principalmente por intermédio de receptores de padrões moleculares (PRRs) que reconhecem estruturas conservadas nos microrganismos (PAMPs).

Esse reconhecimento leva à produção local de ácido salicílico (SA), a molécula sinalizadora primária da RSA. Estudos recentes demonstraram que o SA produzido no local da infecção é transportado para outras partes da planta por meio do floema, sendo que o metil salicilato (MeSA), uma forma volátil do SA, também participa ativamente dessa sinalização sistêmica, amplificando o alerta de defesa para tecidos distantes (Vlot *et al.*, 2021). Paralelamente, ocorre a ativação de enzimas como a fenilalanina amônia-liase (PAL), fundamental na biossíntese do SA, e a produção de espécies reativas de oxigênio (ROS), que atuam como segundos mensageiros na cascata de sinalização.

No cerne da via de sinalização da RSA, segundo esses mesmos autores, encontra-se a proteína NPR1 (Nonexpresser of PR genes 1), considerada o regulador mestre deste processo. Em condições basais, a NPR1 existe no citoplasma como oligômeros mantidos por pontes dissulfeto. Quando os níveis de SA aumentam, ocorre uma mudança no estado redox celular, levando à redução dessas pontes e à dissociação dos oligômeros em monômeros de NPR1. Estes monômeros são então translocados para o núcleo, onde interagem com fatores de transcrição da família TGA.

A interação NPR1-TGA promove a ligação a elementos regulatórios específicos no DNA, ativando a expressão de genes de defesa conhecidos como PR (Pathogenesis-Related). Entre esses genes destacam-se a PR-1, considerada o principal marcador molecular da RSA, além de PR-2 (β -1,3-glucanases), PR-3 (quitinases) e PR-5 (proteínas similares à taumatina), que atuam sinergicamente para conferir resistência contra diversos patógenos (Vlot *et al.*, 2021).

Um dos aspectos mais notáveis da Resistência Sistêmica Adquirida (RSA) é sua capacidade de estabelecer uma memória imunológica na planta. Esse fenômeno ocorre por meio de modificações epigenéticas, incluindo metilação de histonas e remodelação da cromatina, que mantêm os genes de defesa em um

estado de pré-ativação, permitindo respostas mais rápidas e eficientes a infecções subsequentes (Figura 14) (Jaskiewicz; Conrath; Peterhänsel, 2011; Luna *et al.*, 2012).

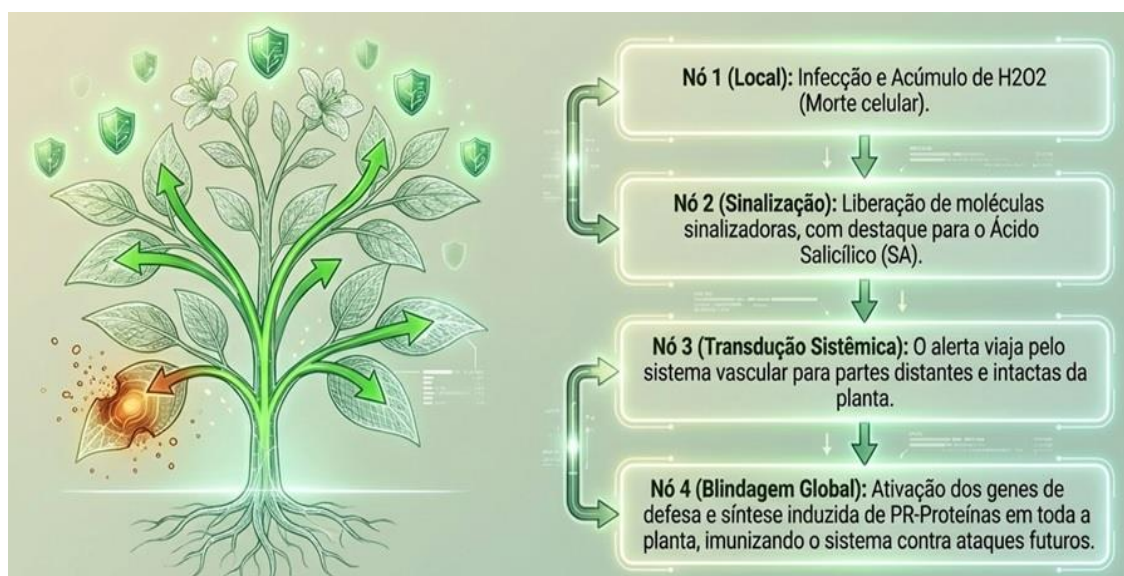


Figura 14. Memória imunológica vegetal: o mecanismo de proteção sistêmica contra patógenos. Fonte: elaborada por Maurício Novaes (2026), com auxílio de IA (NotebookLM).

Essa memória imunológica pode persistir por semanas ou até meses após o estímulo inicial e, em alguns casos, efeitos transgeracionais têm sido observados (Espinas; Alexander; Conrath, 2016). Além disso, a natureza sistêmica da RSA assegura que a proteção não se restrinja ao sítio de infecção primária, mas se propague por toda a planta, preparando diferentes órgãos e tecidos para futuros ataques. Essa resposta sistêmica mostra-se particularmente eficaz contra patógenos biotróficos e hemibiotróficos⁶, incluindo vírus, bactérias e fungos que dependem de tecidos vivos para sua sobrevivência e multiplicação.

A via da RSA não opera isoladamente, mas está integrada a outros sistemas de defesa da planta. Existe um complexo *crosstalk*⁷ entre a via do SA

⁶ São patógenos de plantas (fungos, bactérias ou oomicetos) que possuem um modo de vida duplo. Eles iniciam a infecção agindo como biotróficos (mantendo as células do hospedeiro vivas e absorvendo nutrientes) e, posteriormente, mudam para um estilo necrotrófico, matando os tecidos da planta para se alimentar.

⁷ Em fisiologia vegetal, o *crosstalk* (intercomunicação ou conversa cruzada, em tradução livre) refere-se à interação complexa e interconexão entre diferentes vias de sinalização dentro da planta.

(responsável pela RSA) e a via do jasmonato (associada à Resistência Sistêmica Induzida - RSI), que pode resultar em efeitos antagônicos ou sinérgicos dependendo do tipo de patógeno. A proteína NPR1 desempenha um papel central nessa integração, atuando como um hub regulatório que coordena as diferentes respostas de defesa. Além disso, a RSA está sujeita a uma fina regulação negativa para evitar gasto energético excessivo, envolvendo proteínas como NPR3 e NPR4, que medeiam a degradação de NPR1 em condições de alta concentração de SA, garantindo assim que a resposta de defesa seja proporcional à ameaça.

3.3. Resistência sistêmica induzida (RSI)

A Resistência Sistêmica Induzida (RSI) representa um mecanismo de defesa ativado em resposta a danos causados por herbívoros ou infecções por patógenos necrotróficos, mediado principalmente pelos hormônios vegetais ácido jasmônico (JA) e etileno (ET). Diferentemente da RSA (dependente do ácido salicílico), a RSI oferece proteção ampla contra pragas mastigadoras e microrganismos que se alimentam de tecido morto (Pieterse *et al.*, 2014). O mecanismo de funcionamento da RSI pode ser dividido em etapas distintas, conforme ilustrado na Figura 15, que mostra os principais componentes moleculares envolvidos neste processo.

A Resistência Sistêmica Induzida (RSI) é ativada quando a planta detecta padrões moleculares associados a herbívoros (HAMPs) ou patógenos necrotróficos por meio de receptores específicos. Esse reconhecimento desencadeia uma cascata de sinalização que envolve a produção de ácido jasmônico (JA), sintetizado a partir do ácido linolênico via enzimas LOX, AOS e OPR. Paralelamente, ocorre a ativação do etileno (ET), resultante da conversão de ACC pela enzima ACC oxidase. Além disso, forma-se o JA-Ile, a forma biologicamente ativa do ácido jasmônico, que surge da conjugação do JA com isoleucina, desempenhando um papel central na regulação das respostas defensivas da planta.

Como mostrado na Figura 15, estes sinais hormonais atuam sinergicamente para preparar a planta para uma resposta de defesa sistêmica.

A sinalização à distância ocorre tanto via floema (moléculas hidrossolúveis) quanto por intermédio da atmosfera (compostos orgânicos voláteis), preparando tecidos não infectados para possíveis ataques futuros.

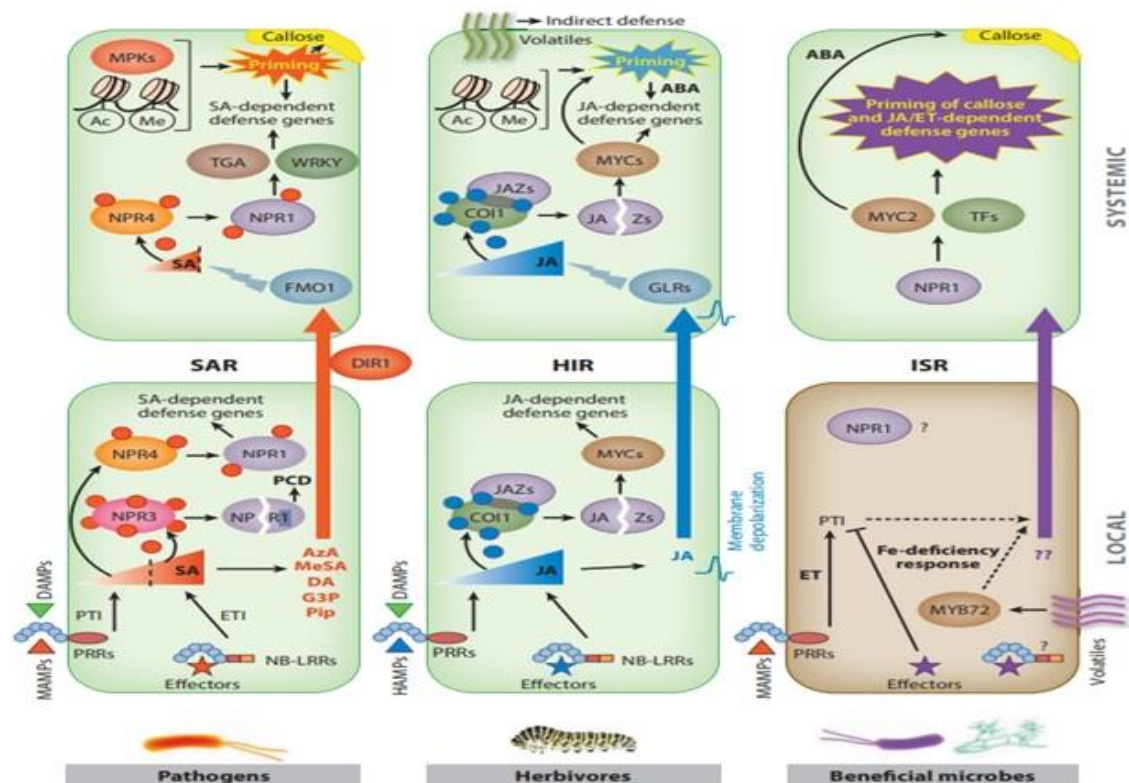


Figura 15. Representação esquemática das vias de sinalização e componentes da RSI em plantas. Fonte: Pieterse *et al.*, 2014.

3.4. PR-Proteínas

As PR-proteínas (Proteínas Relacionadas à Patogênese) constituem um diversificado grupo de proteínas de defesa que são sintetizadas por plantas em resposta ao ataque de patógenos ou a estresses abióticos. Descobertas inicialmente em plantas de tabaco infectadas com o vírus do mosaico do tabaco (TMV), estas proteínas foram subsequentemente classificadas em 17 famílias (PR-1 a PR-17) com base em suas propriedades bioquímicas, atividades enzimáticas e sequências de aminoácidos (Van Loon *et al.*, 2006). Sua expressão é regulada principalmente pelas vias de sinalização do ácido salicílico (SA) e do ácido jasmônico (JA), atuando como componentes efetores tanto da Resistência Sistêmica Adquirida (RSA) quanto da Resistência Sistêmica Induzida (RSI).

As PR-proteínas desempenham funções essenciais na defesa vegetal, apresentando três características funcionais fundamentais. Em primeiro lugar, muitas exibem atividade antimicrobiana direta, atuando enzimaticamente contra componentes estruturais de patógenos. Além disso, algumas PR-proteínas cumprem importante função sinalizadora, servindo como moléculas de comunicação tanto intra quanto intercelular. Por fim, destacam-se por sua versatilidade de ação, demonstrando eficácia contra diversos tipos de agentes patogênicos, incluindo vírus, bactérias, fungos e nematoides. Essa multifuncionalidade faz das PR-proteínas elementos fundamentais no sistema imunológico das plantas (Sels *et al.*, 2008).

Estas proteínas são tipicamente pequenas (10-40 kDa), resistentes a proteases e estáveis em condições extremas de pH e temperatura, características que as tornam efetivas em diversos microambientes vegetais. Sua produção ocorre tanto localmente no sítio de infecção quanto sistemicamente em tecidos distantes, sendo frequentemente utilizadas como marcadores moleculares da ativação de defesas (Sels *et al.*, 2008).

As PR-proteínas exibem uma notável diversidade estrutural, refletindo sua adaptação evolutiva a diferentes pressões seletivas. Muitas dessas proteínas surgiram através de eventos de duplicação gênica e divergência funcional, permitindo às plantas desenvolver um repertório especializado contra patógenos específicos. Estudos filogenéticos revelam que famílias como as PR-1 (com domínio CAP) e PR-5 (taumatina-like) são conservadas em angiospermas, sugerindo funções essenciais mantidas ao longo de 100 milhões de anos de evolução (Liu *et al.*, 2015). Curiosamente, algumas PR-proteínas apresentam homologia com proteínas envolvidas em processos de desenvolvimento, indicando que mecanismos de defesa podem ter se originado a partir da cooptação de vias metabólicas primárias (Figura 16).

Além da regulação transcricional por SA e JA, as PR-proteínas são moduladas por mecanismos pós-traducionais sofisticados. Processos como fosforilação por quinases MAP, glicosilação e proteólise controlada ajustam sua atividade em tempo real. A compartimentalização subcelular também é fundamental: muitas PR-proteínas são armazenadas em vacúolos ou vesículas

e liberadas apenas durante o ataque patogênico, prevenindo danos às células vegetais (Gomes *et al.*, 2019).



Figura 16. Classificação e mecanismos enzimáticos das PR-Proteínas na defesa induzida. Fonte: elaborada por Maurício Novaes (2026), com auxílio de IA (NotebookLM).

Recentemente, descobriu-se que pequenos RNAs interferentes regulam negativamente certas PR-proteínas após o controle da infecção, demonstrando um fino equilíbrio entre ativação e desativação das respostas de defesa para otimizar o uso de recursos metabólicos.

3.5. Respostas morfológicas (Galhas)

As galhas, também conhecidas como cecídios, representam um fascinante exemplo de modificação morfológica induzida em plantas por diversos organismos, incluindo insetos, ácaros, nematoides e microrganismos (Stone; Schönrogge, 2003). Essas estruturas anômalas surgem como resultado de uma complexa interação entre a planta e o organismo indutor, envolvendo sofisticados mecanismos de manipulação do desenvolvimento vegetal (Shorthouse *et al.*, 2005).

A formação de galhas inicia-se quando a planta reconhece moléculas sinalizadoras específicas produzidas pelo organismo indutor, como proteínas efetoras de insetos ou compostos secretados por bactérias (Hogenhout; Bos, 2011). Esse reconhecimento desencadeia profundas alterações nos padrões de crescimento celular, levando tanto à hiperplasia (aumento no número de células) quanto à hipertrofia (aumento no tamanho celular) (Formiga *et al.*, 2015). O processo resulta na diferenciação de tecidos especializados, incluindo zonas nutritivas ricas em carboidratos e proteínas que beneficiam o organismo indutor, e camadas protetoras que isolam a galha do resto da planta (Figura 17) (Raman *et al.*, 2005).

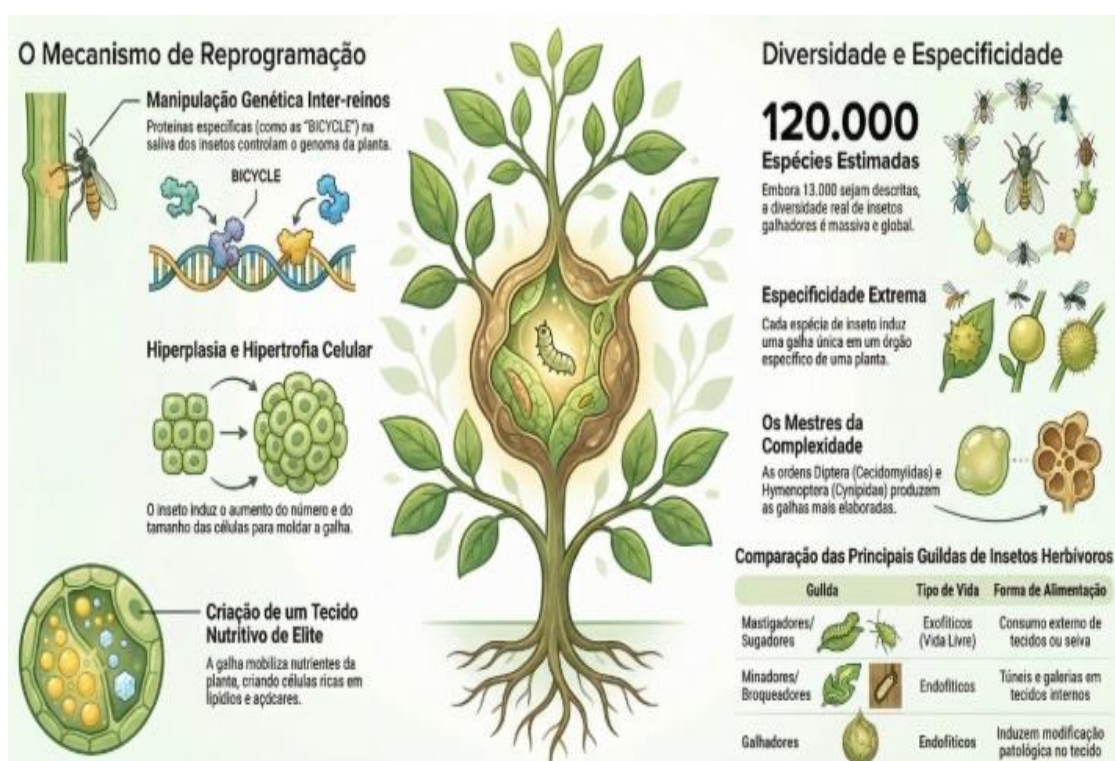


Figura 17. Plasticidade fenotípica induzida: morfologia e desenvolvimento de galhas entomógenas. Fonte: elaborada por Maurício Novaes (2026), com auxílio de IA (NotebookLM).

Diferentes tipos de galhas podem ser observados na natureza, cada um com características morfológicas e funcionais distintas (Carneiro *et al.*, 2009). As galhas organóides, induzidas por vespas da família *Cynipidae*, formam estruturas complexas que servem de abrigo para o desenvolvimento das larvas (Stone *et al.*, 2002). Já as galhas histióides, causadas por bactérias como

Agrobacterium tumefaciens, caracterizam-se por um crescimento desorganizado de tecidos parenquimáticos (Escobar; Dandekar, 2003). As galhas neoplásicas, associadas a fungos como *Ustilago maydis*, frequentemente afetam órgãos reprodutivos da planta (Martínez-Espinoza *et al.*, 2002).

Ecologicamente, as galhas representam um custo energético significativo para a planta, podendo consumir até 30% dos recursos fotossintéticos (Larson; Whitham, 1997). Entretanto, em alguns casos, podem conferir benefícios indiretos, como a atração de parasitoides que controlam populações de herbívoros (Tooker *et al.*, 2008). Para os organismos indutores, as galhas oferecem um microambiente protegido e rico em nutrientes, essencial para seu desenvolvimento (Price *et al.*, 1987).

Outro enfoque ecológico importante está na distribuição e diversidade de galhadores em biomas naturais que influenciam sistemas agrícolas adjacentes. Cintra *et al.* (2020) organizaram um vasto conjunto de dados relacionando insetos galhadores e plantas hospedeiras no bioma do Cerrado, destacando como a riqueza específica e familiar em diferentes espécies vegetais pode influenciar as interações ecológicas e a potencial resiliência funcional de comunidades de herbívoros em paisagens de cultivo e áreas naturais. Esses dados oferecem uma base para compreender padrões de biodiversidade que podem ser considerados no manejo agroecológico de pragas.

Pesquisas demonstram que a relação entre insetos formadores de galhas e suas plantas hospedeiras é dinâmica e complexa, envolvendo não apenas a fisiologia vegetal modificada, mas também efeitos nas defesas indiretas das plantas. Estudos como o de Tooker *et al.* (2008) mostraram que certos insetos galhadores, além de induzir galhas, podem influenciar as respostas indiretas da planta ao herbivoria, por exemplo ao manipular a emissão de compostos voláteis que seriam atrativos para inimigos naturais, o que pode alterar a eficácia de defesas ecológicas em comunidades tritróficas de um agroecossistema (Figura 18).



Figura 18. Defesa por recrutamento: o papel dos voláteis vegetais na atração de predadores e parasitoides. Fonte: elaborada por Maurício Novaes (2026), com auxílio de IA (NotebookLM).

4. Manejo ecológico de pragas

O manejo agroecológico atua diretamente na promoção de interações benéficas entre os componentes do agroecossistema, solo, plantas, microrganismos e insetos, favorecendo assim, a expressão dos mecanismos naturais de defesa vegetal. Ao priorizar práticas como adubação orgânica, rotação de culturas, cultivos múltiplos, adubação verde e conservação da matéria orgânica, cria-se um ambiente biológico mais diverso e funcional. Altieri e Nicholls (2000) destacam que esse tipo de manejo estimula o equilíbrio ecológico por meio da “engenharia ecológica” dos sistemas produtivos, na qual a biodiversidade promove serviços essenciais como o controle biológico de pragas, a ciclagem de nutrientes e a supressão natural de doenças (Figura 19).

A compreensão do manejo ecológico de pragas e doenças está diretamente relacionada ao equilíbrio do sistema solo-planta, conforme destacado por Ana Maria Primavesi. A ocorrência de pragas não deve ser compreendida como um fenômeno isolado, mas como consequência de desequilíbrios ecológicos, especialmente aqueles associados à degradação do solo e à nutrição inadequada das plantas, práticas estas que são constantemente

presentes em cultivos convencionais. Assim, plantas cultivadas em solos biologicamente ativos, ricos em matéria orgânica, apresentam maior resistência natural a organismos patogênicos.



Figura 19. A visão holística da resistência: da estrutura molecular ao planejamento da paisagem. Fonte: elaborada por Maurício Novaes (2026), com auxílio de IA (NotebookLM).

Outro aspecto relevante refere-se ao uso intensivo de agrotóxicos, uma vez que essa prática não elimina apenas os organismos considerados nocivos, mas também seus inimigos naturais, comprometendo dessa forma o equilíbrio ecológico e favorecendo o surgimento de novas pragas (Figura 20).

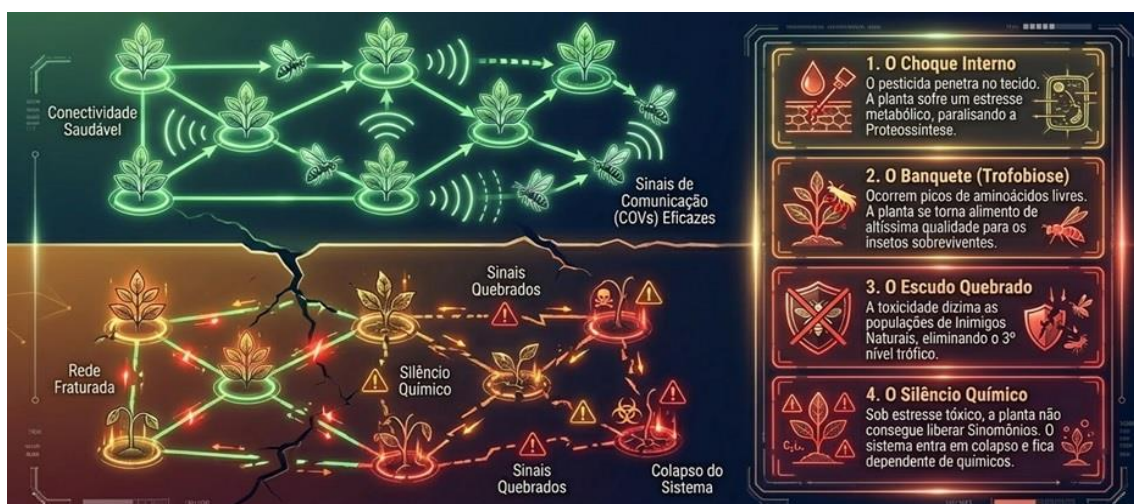


Figura 20. A intervenção química afeta a praga e desestabiliza a imunidade do sistema. Fonte: elaborada por Maurício Novaes (2026), com auxílio de IA (NotebookLM).

Dessa forma, um manejo preventivo, baseado na diversificação de culturas, na manutenção da cobertura do solo e no estímulo à atividade biológica, conseguirá promover um sistema agrícola mais equilibrado e sustentável (Primavesi, 2016).

4.1. Solo vivo e microbioma

Na agroecologia, o solo é considerado um agroecossistema vivo, no qual a diversidade microbiana exerce papel fundamental no fortalecimento da defesa das plantas. Autores como Altieri e Nicholls (2000) destacam que a agroecologia visa “nutrir o sistema” em vez de corrigir problemas isolados, estabelecendo o solo como o alicerce para a saúde das culturas.

Nesse contexto, destaca-se a rizosfera: é a região próxima às raízes das plantas onde ocorre uma intensa interação entre as raízes e os microrganismos do solo (Hiltner, 1904). Solos vivos e ricos em matéria orgânica, por exemplo, favorecem a atividade de microrganismos benéficos que interagem com as raízes, estimulando a produção de compostos e melhorando a imunidade da planta (Aquino; Assis, 2012).

Estudos recentes, como o de Jarupula *et al.* (2022), mostram que solos com manejos agroecológicos apresentam microrganismos que competem com patógenos e produzem substâncias antifúngicas, reduzindo a pressão de pragas e doenças. Esse fenômeno, conhecido como “solos supressivos”, foi detalhado por Spooren *et al.* (2024) que destacam a importância de compostagem contínua e rotação de culturas para manter microrganismos antagonistas como *Pseudomonas* e *Bacillus* ativos.

Nesse sentido, destaca-se a relação simbiótica entre plantas e fungos micorrízicos arbusculares (AMF). A relação entre eles e as raízes das plantas desempenha um papel fundamental tanto na nutrição mineral quanto na ativação de mecanismos naturais de defesa. Além de aumentar significativamente a absorção de nutrientes como fósforo, esses fungos também influenciam o sistema imunológico da planta, deixando-a mais preparada para responder a estresses, como infecções fúngicas ou ataques de herbívoros (Figura 21).

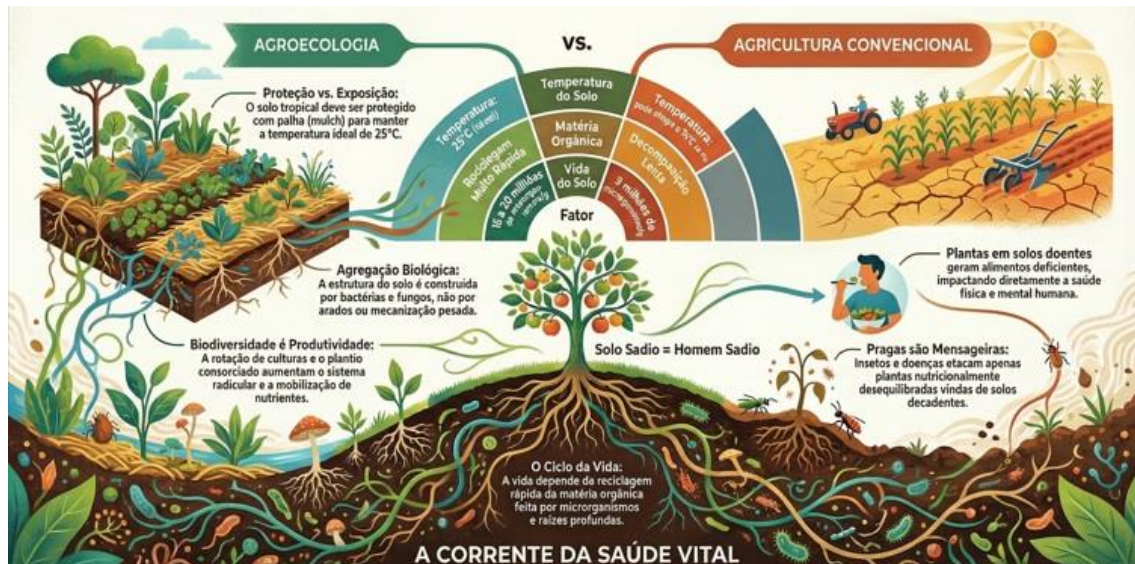


Figura 21. Bioestrutura e resiliência: a vida no solo como reguladora da sanidade vegetal superior. Fonte: elaborada por Maurício Novaes (2026), com auxílio de IA (NotebookLM).

De acordo com Muñoz-Labrado *et al.* (2022), a presença de AMF pode induzir um estado de “resistência latente”, no qual as plantas ativam defesas antioxidantes e hormonais de forma mais rápida e eficaz diante de seres patógenos. Esse fenômeno, conhecido como resistência induzida por micorrizas, tem sido cada vez mais valorizado como uma estratégia ecológica promissora para o controle de doenças em sistemas sustentáveis e agroecológicos, especialmente aqueles que evitam o uso de insumos químicos e favorecem práticas como o uso de matéria orgânica e o não revolvimento do solo.

4.2. Diversidade vegetal e sinais químicos

A introdução de diversidade vegetal, por meio de consórcios e rotação de culturas, não só reduz o impacto de pragas específicas e interrompe ciclos patogênicos, mas também induz uma série de interações ecológicas benéficas. As plantas vizinhas podem trocar sinais químicos usando compostos voláteis como metil-jasmonato, (E)- β -cariofileno e aldeídos C6, que “alertam” plantas próximas para antecipar suas defesas. Isso não apenas estimula defesas internas, como também atrai inimigos naturais das pragas, como vespas parasitoides e ácaros predadores, aumentando a proteção de forma ativa e coletiva (Figura 22) (Heil; Karban, 2010).

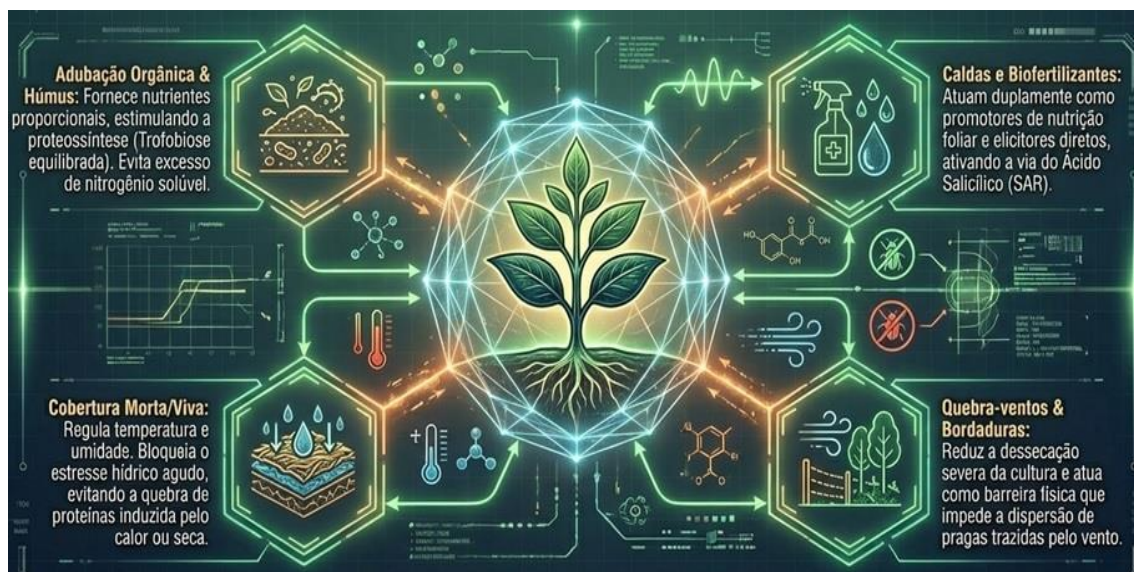


Figura 22. A construção da resiliência: do manejo da biodiversidade ao fortalecimento da imunidade sistêmica. Fonte: elaboração própria (2026), com auxílio de IA (NotebookLM).

Além disso, redes de fungos micorrízicos, conhecidas como *Common Mycorrhizal Networks* (CMNs), interligam raízes de diferentes plantas e atuam como canais subterrâneos para a transmissão de sinais de defesa. Em um experimento marcante, Babikova *et al.* (2013) demonstraram que, ao atacar plantas de fava (*Vicia faba*) com afídeos (*Aphis fabae*), plantas vizinhas conectadas pela rede micorrízica começaram a produzir precocemente compostos como o methyl salicylate, mesmo sem contato direto.

De acordo com esses mesmos autores, esse composto atua como um sinal de alarme que pode repelir pragas e, ou, atrair seus inimigos naturais, como vespas parasitoides. Esses resultados evidenciam que tais redes fúngicas funcionam como um sistema subterrâneo de comunicação de defesa, integrando diferentes plantas dentro do agroecossistema e fortalecendo a proteção coletiva de maneira natural e eficiente.

5. Trofobiose

A teoria da trofobiose constitui um dos pilares conceituais mais relevantes para a compreensão das relações entre plantas, pragas e patógenos em sistemas agrícolas, especialmente sob a perspectiva agroecológica. Proposta

pelo pesquisador francês Francis Chaboussou, essa teoria sustenta que o estado nutricional das plantas exerce influência direta sobre sua suscetibilidade ao ataque de insetos-praga e microrganismos patogênicos. Segundo essa abordagem, plantas em desequilíbrio metabólico, sobretudo com acúmulo de substâncias solúveis como aminoácidos livres e açúcares redutores, tornam-se mais atrativas e vulneráveis aos organismos fitófagos (Chaboussou, 2006).

De acordo com esse mesmo autor, o uso excessivo de adubos solúveis e agroquímicos pode comprometer a síntese proteica nas plantas, levando ao acúmulo de compostos de baixo peso molecular, que são mais facilmente assimiláveis por insetos e patógenos. Esse desequilíbrio favorece o desenvolvimento desses organismos, criando um ambiente propício para surtos populacionais. Assim, ao contrário da visão convencional que trata pragas como agentes externos a serem combatidos, a trofobiose propõe que a origem do problema está, em grande medida, na condição fisiológica da planta e no manejo do sistema produtivo.

Essa interpretação dialoga diretamente com os princípios da agroecologia, conforme discutido por Altieri (2012) e Souza *et al.* (2025), ao destacarem que sistemas agrícolas simplificados e dependentes de insumos externos tendem a gerar desequilíbrios nutricionais e ecológicos. Em contraste, sistemas diversificados, com manejo orgânico do solo e maior biodiversidade funcional, favorecem o equilíbrio metabólico das plantas, reduzindo sua suscetibilidade a ataques. Dessa forma, a trofobiose reforça a importância de práticas que promovam a saúde do agroecossistema como um todo.

Além disso, a teoria encontra respaldo em estudos sobre fisiologia vegetal e interações planta-inseto, que evidenciam que plantas bem nutridas e em equilíbrio metabólico apresentam maior capacidade de síntese de proteínas complexas e metabólitos secundários, muitos dos quais atuam na defesa contra herbívoros e patógenos (Taiz *et al.*, 2017). Esse equilíbrio reduz a disponibilidade de nutrientes simples na seiva, dificultando o desenvolvimento de organismos fitófagos. Assim, a resistência das plantas não depende apenas de fatores genéticos, mas também das condições ambientais e do manejo adotado.

No contexto do manejo ecológico, práticas como adubação verde, uso de compostos orgânicos, rotação e consórcio de culturas, além da redução do uso

de insumos químicos, são fundamentais para evitar os desequilíbrios apontados pela trofobiose. Conforme ressaltado por Primavesi (2016), o solo vivo e equilibrado é a base para plantas saudáveis e resistentes. A autora enfatiza que a fertilidade do solo deve ser compreendida de forma biológica, e não apenas química, valorizando a atividade microbiana e os processos naturais de ciclagem de nutrientes (Figura 23).



Figura 23. Teoria da Trofobiose: a relação entre o excesso de substâncias solúveis e a suscetibilidade a patógenos. Fonte: elaborada por Maurício Novaes (2026), com auxílio de IA (NotebookLM).

Portanto, a trofobiose amplia a compreensão sobre a dinâmica das pragas e doenças, deslocando o foco do combate direto para a prevenção por meio do equilíbrio do sistema. Essa abordagem contribui significativamente para a construção de modelos agrícolas mais sustentáveis, ao integrar conhecimentos da fisiologia vegetal, ecologia e manejo agroecológico. Ao reconhecer que a saúde das plantas está intrinsecamente ligada à saúde do solo e do agroecossistema, reforça-se a necessidade de práticas que promovam a autonomia dos sistemas produtivos e a redução da dependência de insumos externos (Souza *et al.*, 2025).

Nesse contexto, práticas como a adubação verde, o uso de compostos orgânicos, a diversificação de culturas e a cobertura do solo assumem papel estratégico na manutenção do equilíbrio metabólico das plantas. Além disso, o

fortalecimento das interações biológicas, especialmente na rizosfera, favorece a ciclagem de nutrientes e a supressão natural de organismos indesejáveis. Essa perspectiva também implica uma mudança no olhar do agricultor, que passa a interpretar a presença de pragas como indicadora de desequilíbrios no sistema. Assim, a trofobiose não apenas orienta práticas mais sustentáveis, mas também contribui para a construção de agroecossistemas mais resilientes e adaptados às variações ambientais.

6. Considerações

Ao longo deste capítulo, foram discutidos os diversos mecanismos que as plantas desenvolveram para se proteger contra ameaças bióticas e abióticas, desde barreiras físicas e químicas constitutivas até complexos sistemas de defesa induzidos após o reconhecimento de estresses. Esses mecanismos evidenciam a capacidade adaptativa das plantas e sua interação dinâmica com o ambiente.

Nesse sentido, os sistemas de defesa vegetal assumem papel central na construção de uma agricultura sustentável. Em contraste com modelos dependentes de insumos externos, as práticas agroecológicas buscam potencializar essas defesas naturais por meio do manejo equilibrado do solo, da biodiversidade e das interações ecológicas. A rizosfera, com sua rica comunidade de microrganismos benéficos, e os sistemas de comunicação entre plantas, mediados por sinais químicos e associações micorrízicas, demonstram que os agroecossistemas podem ser manejados com base em processos naturais já existentes.

O avanço da agricultura sustentável está, portanto, diretamente relacionado à compreensão e à valorização desses processos. Estratégias como o uso de sementes crioulas, a seleção de cultivares com maior capacidade de expressão de eficiência natural, a aplicação de indutores de resistência e o manejo dos microbiomas do solo configuram caminhos promissores, ao integrarem conhecimentos tradicionais e científicos.

Além disso, a teoria da trofobiose oferece uma base explicativa relevante ao evidenciar que o desequilíbrio metabólico das plantas, frequentemente

associado ao manejo inadequado e ao uso excessivo de insumos químicos, favorece a incidência de pragas e doenças. Ao promover o equilíbrio nutricional por meio da ciclagem de nutrientes, da adubação orgânica e da diversificação dos sistemas produtivos, a agroecologia reduz a disponibilidade de compostos solúveis que atraem organismos fitófagos, fortalecendo a resistência natural das plantas.

Em síntese, a saúde vegetal deve ser compreendida menos como resultado do controle direto de agentes nocivos e mais como expressão de sistemas equilibrados e funcionalmente integrados. Essa abordagem sistêmica, que considera as interações entre solo, plantas e microrganismos, não apenas reduz a dependência de agrotóxicos, mas também redefine os fundamentos da produção agrícola, apontando para um modelo mais resiliente, sustentável e alinhado aos princípios ecológicos.

7. Referências

- AHUJA, I. *et al.* Phytoalexins in defense against pathogens. **Trends in Plant Science**, v. 17, n. 2, p. 73-90, 2012.
- ALLEN, E. A.; HOCH, H. C.; STEADMAN, J. R.; STAVELY, R. J. Influência das características da superfície foliar na deposição de esporos e no crescimento epifítico de fungos fitopatogênicos. In: ANDREWS, J. H.; HIRANO, S. S. (Eds.). **Ecologia microbiana das folhas**. Nova York: Springer, 1991. p. 87-110.
- ALTIERI, M. A. **Agroecologia**: bases científicas para uma agricultura sustentável. 3. ed. São Paulo: Expressão Popular, 2012.
- ALTIERI, M. A.; NICHOLLS, C. I. **Agroecología**: teoría y práctica para una agricultura sustentable. México: PNUMA, 2000.
- ANISZEWSKI, T. **Alkaloids**: Chemistry, Biology, Ecology, and Applications. 2. ed. Amsterdam: Elsevier, 2015.
- AQUINO, A. M. de; ASSIS, R. L. de. **Agroecologia**: princípios e técnicas para uma agricultura orgânica sustentável. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica, 2012. Disponível em: https://edisciplinas.usp.br/pluginfile.php/8064219/mod_resource/content/1/Aquino_v2.pdf. Acesso em: 31 mar. 2026.
- ATLAS OF PLANT AND ANIMAL HISTOLOGY. **Cell wall**. Vigo: University of Vigo, 2025. Disponível em: <https://mmegias.webs.uvigo.es/02-english/5-celulas/ampliaciones/2-pared-celular.php>. Acesso em: 1 jul. 2025.

BABIKOVA, Z. *et al.* Underground signals carried through common mycelial networks warn neighbouring plants of aphid attack. **Ecology Letters**, v. 16, p. 835–843, 2013. Disponível em: https://www.sfu.ca/biology/courses/bisc830/Babicova_eta_2013.pdf. Acesso em: 31 mar. 2026.

BARBOL88. **Estômatos sob o microscópio**. [S. l.]: iStockPhoto, 25 nov. 2018. Disponível em: <https://www.istockphoto.com/br/foto/estomas-sob-o-microsc%C3%B3pio-gm1070157432-286303964?searchscope=image%2Cfilm>. Acesso em: 1 jul. 2025.

BARTLETT, L.; CONNOR, E. F. Exogenous phytohormones and the induction of plant galls by insects. **Arthropod-Plant Interactions**, v. 8, n. 4, p. 339-348, 2014.

BEATTIE, G. A.; LINDOW, S. E. A vida secreta dos patógenos bacterianos foliares nas folhas. **Annual Review of Phytopathology**, v. 33, p. 145-172, 1995.

BERGAMIN FILHO, A.; KIMATI, H.; AMORIM, L. **Manual de fitopatologia: princípios e conceitos**. [S. l.: s. n.], 1995.

BONCAN, D. A. T. *et al.* Terpenes and terpenoids in plants: Interactions with environment and insects. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 21, n. 19, p. 7382, 2020.

BORGES, M.; LAUMANN, R. A.; MORAES, M. C. B. The chemical ecology of plant–insect interactions: Terpenoids as mediators of tritrophic interactions. **Plants**, v. 9, n. 10, p. 1–20, 2020.

BROWNSTEIN, M. J. A brief history of opiates, opioid peptides, and opioid receptors. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 90, n. 12, p. 5391-5393, 1993.

CALO, L.; GARCIA, I.; GOTOR, C.; ROMERO, L. C. Os pelos foliares influenciam a infecção por fungos fitopatogênicos e conferem maior resistência ao expressar uma α -1,3-glucanase de *Trichoderma*. **Journal of Experimental Botany**, v. 57, p. 3911-3920, 2006.

CARNEIRO, R. G. *et al.* Are gall midge species (Diptera, Cecidomyiidae) host-plant specialists? **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 53, n. 3, p. 365-378, 2009.

CELEDON, J. M. *et al.* Gymnosperm glandular trichomes: expanded dimensions of the conifer terpenoid defense system. **Scientific Reports**, v. 10, n. 1, p. 12464, 2020.

CHABOUSSOU, F. **Plantas doentes pelo uso de agrotóxicos: a teoria da trofobiose**. 2. ed. São Paulo: Expressão Popular, 2006.

CHUN, S.-S. *et al.* Phenolic antioxidants from clonal oregano (*Origanum vulgare*) with antimicrobial activity against *Helicobacter pylori*. **Process Biochemistry**, v. 40, n. 2, p. 809-816, 2005.

CID, L. P. B.; TEIXEIRA, J. B. **Fisiologia Vegetal – Definições e Conceitos**. Brasília, DF: Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, 2017.

DICKE, M. Plant phenotypic plasticity in the phytobiome: a volatile issue. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 32, p. 17-23, 2016.

DICKE, M.; BALDWIN, I. T. The evolutionary context for herbivore-induced plant volatiles: beyond the 'cry for help'. **Trends in Plant Science**, v. 15, n. 3, p. 167-175, 2010.

EFFERTH, T. From ancient herb to modern drug: *Artemisia annua* and artemisinin for cancer therapy. **Seminars in Cancer Biology**, v. 46, p. 65-83, 2017.

ELEVAGRO. **Anatomia foliar: epiderme**. [S. l.], [s. d.]. Disponível em: <https://elevagro.com/blog/anatomia-foliar-epiderme/>. Acesso em: 1 jul. 2025.

ESCOBAR, M. A.; DANDEKAR, A. M. *Agrobacterium tumefaciens* as an agent of disease. **Trends in Plant Science**, v. 8, n. 8, p. 380-386, 2003.

ESPINAS, N. A.; ALEXANDER, L.; CONRATH, U. Transgenerational acquired resistance in plants. **Plant Journal**, v. 88, n. 5, p. 757-766, 2016.

FARINAS, C. S. **A parede celular vegetal e as enzimas envolvidas em seu manuseio**. São Carlos, SP: Embrapa Instrumentação, 2011.

FERNANDES, C. de F. *et al.* **Mecanismos de defesa de plantas contra o ataque de agentes fitopatogênicos**. Porto Velho: Embrapa Rondônia, 2009.

FORMIGA, A. T. *et al.* Plant development reprogramming by cynipid wasps: insights from histone modifications and hormone signalling. **Advances in Botanical Research**, v. 74, p. 413-447, 2015.

GARCIÓN, C.; LAMOTTE, O.; MÉTRAUX, J. P. Mecanismos de defesa contra patógenos: bioquímica e fisiologia. In: WALTERS, D.; NEWTON, A.; LYON, G. (Ed.). **Resistência induzida para defesa de plantas – uma abordagem sustentável para proteção de cultivos**. Oxford: Blackwell, 2007. p. 109-132.

GERSHENZON, J.; DUDAREVA, N. The function of terpene natural products in the natural world. **Nature Chemical Biology**, v. 3, n. 7, p. 408-414, 2007.

GIRON, D. *et al.* Cytokinins as key regulators in plant-microbe-insect interactions: connecting plant growth and defence. **Functional Ecology**, v. 30, n. 4, p. 516-527, 2016.

GLAS, J. J. *et al.* Tricomas glandulares de plantas como alvos para melhoramento ou engenharia de resistência a herbívoros. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 13, p. 17077-17103, 2012.

GOMES, E. V. *et al.* The compartmentalization of PR-proteínas in plant cells: mechanisms and functional implications. **Plant Cell Reports**, v. 38, n. 4, p. 425-439, 2019.

GONÇALVES, P. A. S. A importância da diversidade vegetal no manejo ecológico de insetos em agroecossistemas: uma revisão. **Scientific Electronic Archives**, v. 13, n. 6, p. 88-95, 2020. Disponível em: <https://scientificelectronicarchives.org/index.php/SEA/article/view/981>. Acesso em: 31 mar. 2026.

HARTLEY, S. E. The chemical composition of plant galls: are levels of nutrients and secondary compounds controlled by the gall-former? **Oecologia**, v. 113, n. 4, p. 492-501, 1998.

HARTMANN, T. From waste products to ecochemicals: Fifty years research of plant secondary metabolism. **Phytochemistry**, v. 68, n. 22-24, p. 2831-2846, 2007.

HEATH, M. C. Hypersensitive response-related death. **Plant Molecular Biology**, v. 44, p. 321-334, 2000.

HEIL, M. Indirect defence via tritrophic interactions. **New Phytologist**, v. 178, n. 1, p. 41-61, 2008.

HEIL, M.; KARBAN, R. Explaining evolution of plant communication by airborne signals. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 25, n. 3, p. 137-144, 2010.

HILTNER, L. Über neuere Erfahrungen und Probleme auf dem Gebiet der Bodenbakteriologie unter besonderer Berücksichtigung der Gründüngung und Brache. **Arb. Deut. Landwirtsch. Ges.**, v. 98, p. 59-78, 1904.

HOGENHOUT, S. A.; BOS, J. I. Effector proteins that modulate plant-insect interactions. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 14, n. 4, p. 422-428, 2011.

HOWE, G. A.; JANDER, G. Plant immunity to insect herbivores. **Annual Review of Plant Biology**, v. 59, p. 41-66, 2008.

IMBODEN, L.; TRAIL, F. Interações de superfície de *Fusarium graminearum* em cevada. **Molecular Plant Pathology**, v. 19, p. 1332-1342, 2018.

IWASA, K. *et al.* Antimicrobial activity of some 13-alkyl substituted *Protoberberinium* salts. **Planta Medica**, v. 67, n. 6, p. 527-531, 2001.

JARUPULA, S. *et al.* Microbiome as a Key Player in Sustainable Agriculture and Human Health. **Frontiers in Soil Science**, 2022.

JASKIEWICZ, M.; CONRATH, U.; PETERHÄNSEL, C. Chromatin modification acts as a memory for systemic acquired resistance in plants. **EMBO Reports**, v. 12, n. 1, p. 50-55, 2011.

JOHNSON, H. B. Pubescência de plantas: uma perspectiva ecológica. **Botanical Review**, v. 41, p. 233-258, 1975.

JONES, J. D. G.; DANGL, J. L. The plant immune system. **Nature**, v. 444, n. 7117, p. 323-329, 2006.

KARABOURNIOTIS, G.; BRESTA, P. Papéis protetores e defensivos de tricomas não glandulares contra estresses múltiplos: coordenação estrutura-função. **Journal of Forestry Research**, v. 31, p. 1-12, 2020.

KARIYAT, R. R. *et al.* A alimentação de tricomas glandulares e não glandulares das folhas afeta negativamente o crescimento e o desenvolvimento das lagartas *Manduca sexta*. **Arthropod-Plant Interactions**, v. 13, p. 321-333, 2019.

KIM, K. W. Tricomas vegetais como habitats microbianos e locais de infecção. **European Journal of Plant Pathology**, v. 154, p. 157-169, 2019.

KOPPENHÖFER, S. *et al.* Trichomes form genotype-specific microbial hotspots in the phyllosphere of tomato. **Environmental Microbiome**, v. 15, p. 1-15, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1186/s40793-020-00364-9>.

KORTEKAMP, A.; ZYPRIAN, E. O papel dos pelos na molhabilidade das folhas de videira (*Vitis* spp.). **Vitis**, v. 38, p. 101-105, 1999.

KOS, M. *et al.* Herbivore-mediated effects of plant volatiles on the attraction of natural enemies. **Journal of Chemical Ecology**, v. 39, n. 2, p. 239-249, 2013.

KROES, A. *et al.* Breeding for insect resistance in crops: the role of plant volatiles. **Current Opinion in Insect Science**, v. 19, p. 89-94, 2017.

LABANCA, E. R. G. *et al.* **Purificação parcial de elicitores presentes em *Saccharomyces cerevisiae***: atividade como indutores de resistência em pepino. Dissertação (Mestrado em Fitopatologia) – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba, 2002.

LAM, E. Controlled cell death, plant survival and development. **Nature Reviews Molecular Cell Biology**, v. 5, n. 4, p. 305-315, 2004.

LARSON, K. C.; WHITHAM, T. G. Competition between gall aphids and natural plant sinks: plant architecture affects resistance to galling. **Oecologia**, v. 109, n. 4, p. 575-582, 1997.

LIU, J.-J. *et al.* Phylogenetic analysis of PR-1 and PR-5 gene families reveals their ancient origin and conserved functions in plant defense. **Molecular Plant-Microbe Interactions**, v. 28, n. 6, p. 702-715, 2015.

LUNA, E. *et al.* Next-generation systemic acquired resistance. **Plant Physiology**, v. 158, n. 2, p. 844-853, 2012.

MARTÍNEZ-ESPINOZA, A. D. *et al.* The Ustilaginales as plant pests and model systems. **Fungal Genetics and Biology**, v. 35, n. 1, p. 1-20, 2002.

MITHÖFER, A.; BOLAND, W. Plant defense against herbivores: chemical aspects. **Annual Review of Plant Biology**, v. 63, n. 1, p. 431-450, 2012.

MUÑOZ-LABRADO, J. *et al.* Phosphorus availability drives mycorrhiza-induced resistance in plants. **Frontiers in Plant Science**, v. 13, p. 106092, 2022.

NACZK, M.; SHAHIDI, F. Extraction and analysis of phenolics in food. **Journal of Chromatography A**, v. 1054, n. 1-2, p. 95-111, 2004.

NOBLE, R. L. The discovery of the vinca alkaloids-chemotherapeutic agents against cancer. **Biochemistry and Cell Biology**, v. 68, n. 12, p. 1344-1351, 1990.

NYMAN, T.; JULKUNEN-TIITTO, R. Manipulation of the phenolic chemistry of willows by gall-inducing sawflies. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 97, n. 24, p. 13184-13187, 2000.

O'CONNOR, S. E. Engineering of secondary metabolism. **Annual Review of Genetics**, v. 49, p. 71-94, 2015.

PASCHOLATI, S. F.; LEITE, B. Mecanismos bioquímicos de resistência às doenças. In: LUZ, W. C. (ed.). **Revisão Anual de Patologia de Plantas**. Passo Fundo: RAPP, 1994. v. 2, p. 1-52.

PIETERSE, C. M. J. *et al.* Induced systemic resistance by beneficial microbes. **Annual Review of Phytopathology**, v. 52, p. 347-375, 2014.

PIETRARELLI, L.; BALESTRA, G. M.; VARVARO, L. Efeitos da chuva simulada em populações de tomateiro *Pseudomonas syringae* pv. **Journal of Plant Pathology**, v. 88, p. 245-251, 2006.

PRICE, P. W. *et al.* Adaptive nature of insect galls. **Environmental Entomology**, v. 16, n. 1, p. 15-24, 1987.

PRIMAVESI, A. M. **Manejo ecológico do solo: a agricultura em regiões tropicais**. 2. ed. São Paulo: Nobel, 2016.

PRIMAVESI, A. M. **Manejo ecológico de pragas e doenças: técnicas alternativas para a produção agropecuária e defesa do meio ambiente**. São Paulo: Expressão Popular, 2016.

RAMAN, A. *et al.* **Biology, ecology, and evolution of gall-inducing arthropods**. [S. l.]: Science Publishers, 2005.

RAMAN, A. Morphogenesis of insect-induced plant galls: facts and questions. **Flora**, v. 206, n. 6, p. 517-533, 2011.

REINA-PINTO, J. J.; YEPHREMOV, A. Lipídios de superfície e defesas de plantas. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 47, p. 540-549, 2009.

ROSS, A. F. Systemic acquired resistance induced by localized virus infections in plants. **Virology**, v. 14, p. 340-58, 1961.

SANTOS, A. T. B. dos *et al.* Chemical identification and insecticidal effect of *Tephrosia vogelii* essential oil against *Cerosipha forbesi*. **Crop Protection**, v. 139, p. 105329, 2020.

SCHULTZ, J. C. *et al.* The transcriptome of a gall-inducing wasp and its host plant reveals the mechanisms of gall development. **Molecular Ecology**, v. 28, n. 5, p. 1125-1141, 2019.

SHEPHERD, R. W.; WAGNER, G. J. Proteínas de filoplano: defesas emergentes na linha de frente aérea? **Trends in Plant Science**, v. 12, p. 51-56, 2007.

SHORTHOUSE, J. D. *et al.* Gall-inducing insects - Nature's most sophisticated herbivores. **Basic and Applied Ecology**, v. 6, n. 5, p. 407-411, 2005.

SIMPLÍCIO, V. dos S.; CONCE, M.; DALLAGNOL, L. J. Tricomas: defesa ou vulnerabilidade para a planta na interação com microrganismos? **RAPP – Revisão Anual de Patologia em Plantas**, v. 28, 2022.

SOUSA, C. M. de M. *et al.* Fenóis totais e atividade antioxidante de cinco plantas medicinais. **Química Nova**, v. 30, p. 351-355, 2007.

SOUZA, M. N. (Org.) **Tópicos em gestão ambiental. Vol. IV.** Canoas, RS: Mérida Publishers, 2025. 346 p. ISBN: 978-65-84548-36-7. DOI: <https://doi.org/10.69570/mp.978-65-84548-36-7>.

SOUZA, M. N.; MAGALHÃES, M. V. D. de; LOPES, L. B.; AMARAL, A. A. do; MUNIZ, F.; PANCOTTO, T. A. Transição sustentável: caminhos para a construção de sistemas produtivos resilientes. In: SOUZA, M. N. (Org.) **Tópicos em recuperação de áreas degradadas Vol. X.** Canoas, RS: Mérida Publishers, 2025. p. 68-111. DOI: <https://doi.org/10.69570/mp.978-65-84548-34-3.c2>

SPOOREN, J. *et al.* Plant-driven assembly of disease-suppressive soil microbiomes. **Annual Review of Phytopathology**, v. 62, p. 1-30, 2024. Disponível em: DOI: 10.1146/annurev-phyto-021622-100127. Acesso em: 31 mar. 2026.

STANGARLIN, J. R. *et al.* A defesa vegetal contra fitopatógenos. **Scientia Agraria Paranaensis**, v. 10, n. 1, p. 18-18, 2011.

STEPPUHN, A. *et al.* Nicotine's defensive function in nature. **PLoS Biology**, v. 2, n. 8, e217, 2004.

STONE, G. N. *et al.* The population biology of oak gall wasps (Hymenoptera: Cynipidae). **Annual Review of Entomology**, v. 47, p. 633-668, 2002.

STONE, G. N.; SCHÖNROGGE, K. The adaptive significance of insect gall morphology. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 18, n. 10, p. 512-522, 2003.

SUFFNESS, M. **Taxol: Science and Applications.** Boca Raton: CRC Press, 1995.

TAIZ, L.; ZEIGER, E.; MOLLER, I. M.; MURPHY, A. **Fisiologia e desenvolvimento vegetal.** 6. ed. Porto Alegre: Artmed, 2017.

TAKABAYASHI, J.; DICKE, M.; POSTHUMUS, M. A. Volatile herbivore-induced terpenoids in plant-mite interactions. **Journal of Chemical Ecology**, v. 20, p. 1329-1354, 1994.

THOLL, D. Biosynthesis and biological functions of terpenoids in plants. **Advances in Biochemical Engineering/Biotechnology**, v. 148, p. 63-106, 2015.

TOOKER, J. F. *et al.* Gall insects can avoid and alter indirect plant defenses. **New Phytologist**, v. 178, n. 3, p. 657-671, 2008.

TOOKER, J. F.; HELMS, A. M. Phytohormone dynamics associated with gall insects. **Journal of Chemical Ecology**, v. 40, n. 7, p. 742-753, 2014.

TORRES, M. A. *et al.* Reactive oxygen species signaling in response to pathogens. **Plant Physiology**, v. 141, n. 2, p. 373-378, 2006.

TU, Y. Artemisinin-A Gift from Traditional Chinese Medicine to the World (Nobel Lecture). **Angewandte Chemie International Edition**, v. 55, n. 35, p. 10210-10226, 2016.

VAN LOON, L. C. *et al.* Significance of inducible defense-related proteins in infected plants. **Annual Review of Phytopathology**, v. 44, p. 135-162, 2006.

VLOT, A. Corina *et al.* Systemic propagation of immunity in plants. **New Phytologist**, v. 229, n. 3, p. 1234-1250, 2021.

VRANOVA, E. *et al.* Network analysis of the MVA and MEP pathways for isoprenoid synthesis. **Annual Review of Plant Biology**, v. 64, p. 665-700, 2013.

WAGNER, G. J. Tricomas glandulares secretores: mais do que apenas pelos. **Plant Physiology**, v. 96, p. 675-679, 1991.

WANG, X.; SHEN, C.; MENG, P.; TAN, G.; LV, L. Analysis and review of trichomes in plants. **BMC Plant Biology**, v. 21, p. 70, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12870-021-02840-x>

WANG, X.; ZHU, S. *et al.* Development and utilization of trichomes in plants. **BMC Plant Biology**, v. 21, n. 1, p. 1-22, 2021.

WERKER, E. Diversidade e desenvolvimento de tricomas. **Advances in Botanical Research**, v. 31, p. 1-35, 2000.

WINK, M. Interference of alkaloids with neuroreceptors and ion channels. **Bioactive Natural Products**, v. 11, p. 3-129, 2000.

WINK, M. Plant secondary metabolites modulate insect behavior-steps toward addiction? **Frontiers in Physiology**, v. 9, p. 364, 2018.

ZIEGLER, J.; FACCHINI, P. J. Alkaloid biosynthesis: metabolism and trafficking. **Annual Review of Plant Biology**, v. 59, p. 735-769, 2008.