
METABÓLITOS SECUNDÁRIOS DE PLANTAS

SECONDARY PLANT METABOLITES

Larissa Pacheco Borges¹, Víctor Alves Amorim¹



Resumo: Os metabólitos secundários são compostos naturais produzidos em plantas com objetivo principal de proteção a estresses abióticos e bióticos, além de possuírem valores nutricionais e farmacológicos importantes na nutrição humana e aditivos aromáticos e corantes. Esses compostos são divididos em três grupos principais: terpenos, compostos fenólicos e compostos nitrogenados. Os grandes grupos são divididos em subgrupos com biossíntese, função e importância específica. A descoberta e estudos da maioria desses compostos são recentes. Por se tratar de um conjunto enorme de substâncias são necessários estudos para elucidar o papel desses compostos nas plantas e sua função na interação planta/animal para melhor aproveitamento. A presente revisão objetivou abordar aspectos gerais de metabólitos secundários de plantas como os terpenos, compostos fenólicos e compostos nitrogenados sobre a importância, biossíntese e ação contra estresse abiótico e/ou biótico.

PALAVRAS-CHAVE: Terpenos, fenóis, compostos nitrogenados.

Abstract: The secondary metabolites are natural compounds that are produced by plants that have as main objective protect plants from biotic and abiotic stresses, besides great nutritional values and pharmacological for human diet and aromatic and dye properties. These compounds are separated in three major groups: terpenes, phenolic compounds and nitrogen containing compounds. The major groups are divided in subgroups that have biosynthesis, function and specific importance. The discovery and studies of this compounds are recent. Due the fact it's a huge group of substances, it's necessary studies to elucidate the role of these substances in plants and the function in plant/human interaction for better harnessing. The presente review aim exhibit aspects of plants secondary metabolites like terpenes, phenolic compounds and nitrogen containing compounds about importance, biosynthesis and action in abiotic/biotic stresses.

KEY-WORDS: Terpenes, phenolic compounds, nitrogenous compounds

¹Grupo de Pesquisa da Fisiologia da Produção Vegetal, UEG/Ipameri – GO, larissa.pb@hotmail.com, rodovia GO 330 Km 241, Anel Viário, CEP: 75780-000, Ipameri, GO.

Recebido em novembro de 2019.

Aceito em fevereiro de 2020.

INTRODUÇÃO

A incapacidade de locomoção das plantas pressionou a espécie a desenvolverem mecanismos que possibilitem um desenvolvimento flexível sem comprometimento das células e processos fisiológicos primários, pelo fato de serem influenciadas ao longo do tempo pelos fatores bióticos e abióticos (ISAH, 2019). Os metabólitos desempenham um papel importante na evolução dos vegetais e na interação com os seres vivos.

As plantas produzem uma grande diversidade de produtos químicos que podem ser classificados como metabólitos primários e secundários. Os metabólitos primários são aqueles compostos que todas as plantas produzem e que estão diretamente envolvidos no crescimento e desenvolvimento. Neles estão incluídos os açúcares, aminoácidos, ácidos graxos, lipídeos e nucleotídeos, assim como moléculas maiores, que são sintetizadas a partir deles, como proteínas, polissacarídeos, membranas, DNA e RNA (GARCÍA e CARRIL, 2009).

Os metabólitos secundários (ou metabólitos especializados), ao contrário, são altamente específicos e desempenham um papel importante na evolução dos vegetais e na interação com os seres vivos. Em geral, pertencem a uma das três principais classes de moléculas: terpenos, compostos fenólicos e nitrogenados. Esses compostos geralmente estão relacionados com a proteção dos vegetais a estresses bióticos e abióticos além de serem comercialmente utilizados pelas indústrias biofarmacêutica, de corantes e aromas (RASKIN et al., 2002).

TERPENOS

São hidrocarbonetos naturais produzidos por uma grande variedade de animais e plantas. Eles servem de base para muitas estruturas com diversas funções no metabolismo especializado e primário, variando de moléculas bastante pequenas e voláteis (por exemplo, mono e sesquiterpenos) até hormônios (como, brassinosteróides, ácido abscísico, giberelinas) e componentes celulares estruturais como os pigmentos carotenoides (KORTBEEK et al., 2019).

Os terpenos representam mais de 55.000 moléculas descobertas, constituindo a maior e mais complexa classe de produtos naturais. Eles são classificados com base em unidades de cinco carbonos (C5). Os diferentes terpenos incluem hemiterpenos (C5), monoterpenos (C10), sesquiterpenos (C15), diterpenos (C20), sesterpenos (C25), triterpenos (C30), tetraterpenos (C40) e politerpenos (> C40) (BROCK e DICKSCHAT, 2013).

Diversos papéis funcionais dos terpenóides são estudados. Os terpenóides também estão entre os compostos bioativos mais relatados em relação aos insetos. Aleloquímicos voláteis podem ser usados como repelentes, prevenindo ou diminuindo o contato planta-inseto e, com isso, a transmissão da doença viral (AHARONI et al., 2005).

Biossíntese

Os terpenos são sintetizados a partir de metabólitos primários. Os terpenóides são formados por duas rotas principais de síntese: a rota do ácido mevalônico (MVA) e a rota do metileritritol fosfato (MEP) conforme demonstrado na Figura 1.

Na rota do ácido mevalônico, três moléculas do Acetil-CoA são necessárias

para formar o ácido melavônico. Esta molécula é então pirofosforilada, descarboxilada e desidratada para produzir o IPP (isopentenil difosfato) que é a unidade básica para a formação dos terpenos. A outra rota que forma os terpenos é denominada de rota do metileritritol fosfato (MEP), que ocorre nos cloroplastos e outros plastídeos. Nesta rota, o gliceraldeído-3-fosfato juntamente com dois átomos de carbono do piruvato condensam para formar um intermediário de cinco carbonos, o 1-deoxi-D-xilulose-5-fosfato. Por fim, ocorre redução desta molécula a MEP (metileritritol fosfato) que é eventualmente convertido em DMAPP (dimetialil difosfato), um isômero do IPP (HENRY et al., 2018).

O IPP e o DMAPP, são unidades pentacarbonadas que se unem para formar moléculas maiores. A união do IPP com DMAPP formam uma molécula de 10 carbonos denominada GPP (geranil difosfato) responsável pela formação dos monoterpênos. O GPP pode se ligar a outra molécula de IPP formando um composto de 15 carbonos, o farnesil difosfato (FPP), precursor dos sesquiterpenos. A união de mais uma molécula de IPP forma o geranilgeranil difosfato (GGPP) com 20 carbonos, precursor dos diterpenos. Por fim, os FPP e GGPP podem dimerizar e formar os tripterpenos com 30 carbonos e tetraterpenos com 40 carbonos, respectivamente (BROCK e DICKSCHAT, 2013).

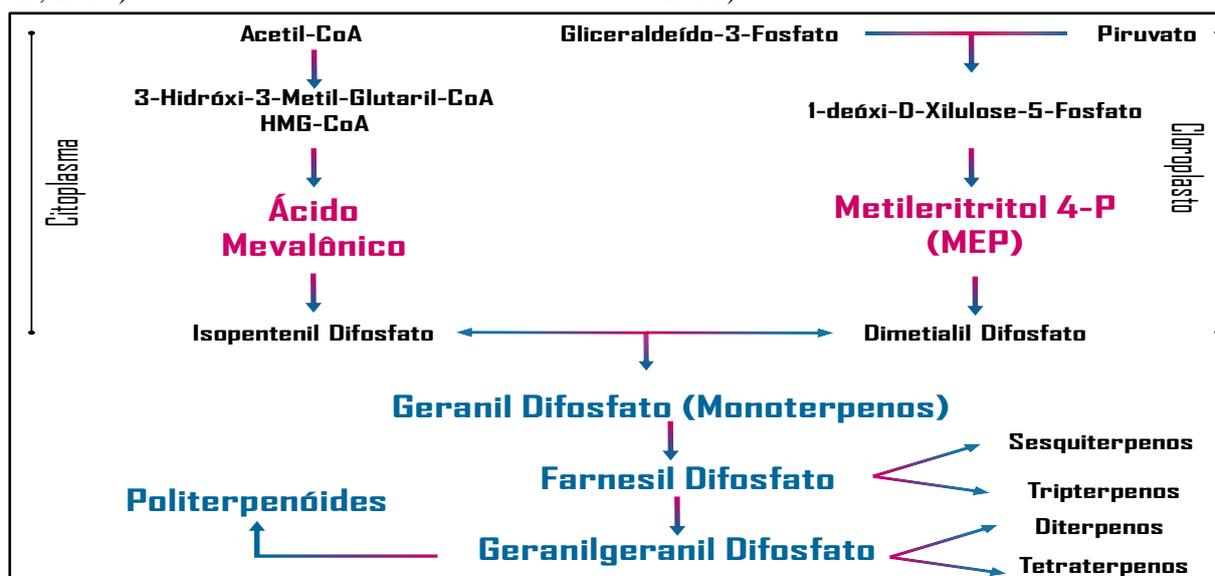


Figura 1. Fluxograma simplificado da rota de biossíntese de terpenos, adaptado de Taiz e Zeiger (2009).

Ação Contra Estresse Abiótico e/ou Biótico

Os terpenos são toxinas e inibidores do forrageio para muitos insetos e mamíferos herbívoros exercendo importantes funções de defesa no reino vegetal (KORTBEEK et al., 2019). Os piretróides (ésteres de monoterpênos) ocorrem nas folhas e flores das espécies de

crisântemo, apresentando fortes respostas inseticidas a insetos como besouros, vespas, mariposas, abelhas, etc. É um ingrediente popular nos inseticidas comerciais devido à baixa persistência no ambiente e baixa toxicidade em mamíferos (KHAN et al., 2018).

Nas Gimnospermas (coníferas) são encontrados vários sesquiterpenos que tem papel na defesa das plantas, como os

costunolídeos que são agentes anti-herbívoros e possuem forte repelência alimentar a muitos herbívoros, insetos e mamíferos. O sesquiterpeno 7-epizingibereno de *Solanum habrochaites* que repele a mosca-branca (*Bemisia tabaci*) (ROSEN et al., 2015). A introgressão da via biossintética em uma cultivar de tomate resultou na produção de 7-epizingibereno, tornando a planta menos atraente a mosca-branca e aparentemente tóxica para os ácaros (BLEEKER et al., 2012).

Muitas espécies de plantas possuem substâncias conhecidas como óleos essenciais que conferem aroma característico as folhas como encontrado nas plantas de hortelã, limão e manjeriço. Os óleos essenciais são compostos por uma mistura complexa de monoterpenos (C₁₀) e sesquiterpenos (C₁₅); embora diterpenos (C₂₀) também possam estar presentes (SHARIFI-RAD et al., 2017). Esses óleos essenciais de plantas mostram um amplo espectro de atividade contra insetos pragas e fungos patogênicos que variam de inseticida, repelente, impedimento da oviposição e antivectores, além de uma longa tradição de uso na proteção de produtos armazenados (SINGH e PANDEY, 2018). Alguns constituintes químicos desses óleos interferem no sistema nervoso de insetos, como este local de destino não é compartilhado com os mamíferos, são considerados relativamente não tóxicos para mamíferos e peixes atendendo aos critérios para pesticidas de risco reduzido (KOUL et al., 2008).

Os tricomas glandulares armazenam metabólitos secundários específicos da espécie, como os terpenos, em uma bolsa formada entre a parede celular e a cutícula. Mediante contato, essas bolsas rebentam e liberam seus conteúdos, e o cheiro forte e o

sabor amargo desses compostos repelem os insetos herbívoros (TAIZ e ZEIGER, 2009). Alguns besouros do Colorado (EUA) evitam alimentar-se do tomate selvagem *Lycopersicon hirsutum*, em virtude da alta concentração de zingibereno nos tricomas glandulares (VIEGAS JUNIOR, 2003).

Entre os compostos terpênicos não voláteis tem-se os limonóides que são triterpenos cuja característica marcante é o sabor amargo nas frutas cítricas. A azadiractina é um limonoide, isolado do Nim (*Azadirachta indica*), bastante conhecido e extremamente eficaz no controle de insetos herbívoros. Segundo Souza et al. (2014), óleo de Nim possui efeito repelente e deterrente quando aplicado em folhas de feijoeiro para o controle das vaquinhas *Diabrotica speciosa* e *Cerotoma arcuata*. A azadiractina causa diversos efeitos nos insetos, como ação detergente, regulação na alimentação, inibe o crescimento, interfere na fecundidade, é anti-opositora e atua na redução da aptidão física do inseto (FONSECA et al., 2019). Essa substância tem sido considerada como um potencial inseticida natural, por sua baixa toxicidade para mamíferos.

Os isoprenóides de ordem superior (não voláteis) têm uma variedade de papéis nas células vegetais, incluindo na defesa do estresse abiótico (VICKERS et al., 2009). Os mecanismos pelos quais eles agem são diversos, alguns são sinais hormonais que podem transmitir mensagens por toda a planta e provocar respostas sistêmicas (por exemplo, ácido abscísico), enquanto outros agem diretamente como antioxidantes (por exemplo, carotenoides e tocoferóis) (PULIDO et al., 2012). Evidências indicam que esses isoprenóides podem ser relevantes na adaptação de plantas a condições climáticas adversas, servindo

como mecanismos de proteção adicionais e/ou alternativos (PEÑUELAS e MUNNÉ-BOSCH, 2005).

Certos isoprenóides voláteis também desempenham um papel importante nas respostas ao estresse abiótico. As plantas estressadas podem manter altas emissões de isoprenóides e a emissão pode ser transitoriamente aumentada em plantas que se recuperam de estresses, principalmente em plantas estressadas pela seca (VICKERS et al., 2009). A aplicação de jasmonatos, que são moléculas de sinalização de plantas comumente aplicadas como elicitores, desencadeiam vias de resposta de defesa em estresses bióticos e abióticos, estimulando a produção de isoprenóides voláteis (RAHNAMAIE-TAJADOD et al., 2019).

COMPOSTOS FENÓLICOS

As plantas produzem uma grande variedade de produtos secundários que contêm um grupo fenol, ou seja, um grupo hidroxila funcional em um anel aromático. Os fenóis vegetais compõem um grupo quimicamente heterogêneo com aproximadamente 10.000 compostos. Alguns desses compostos são solúveis apenas em solventes orgânicos, outros são ácidos carboxílicos e glicosídeos solúveis em água e ainda existem alguns que são grandes polímeros insolúveis (DE LA ROSA et al., 2019).

O fato dos compostos fenólicos possuírem uma grande diversidade química faz com que eles desempenhem uma variedade de funções nos vegetais. Taninos, lignina, flavonóides e alguns compostos fenólicos simples servem como defesa contra herbívoros e patógenos. A lignina também fortalece mecanicamente as paredes celulares e muitos pigmentos flavonóides são atrativos importantes para

polinizadores e dispersores de sementes. Alguns outros compostos fenólicos simples afetam o crescimento de plantas vizinhas e, portanto, têm atividade alelopática (ÖZEKER, 1999).

Biossíntese

A maioria das substâncias que pertencem ao grupo dos compostos fenólicos são derivados da fenilalanina, seguindo a rota do ácido chiquímico, porém em algumas bactérias, fungos e vegetais a rota do ácido malônico é importante via de produção.

Na rota do ácido chiquímico a fenilalanina representa importante ponto de partida para a produção da maioria dos compostos fenólicos. A fenilalanina é produzida a partir da eritrose 4-fosfato (rota das pentoses fosfatadas) e ácido fosfoenolpirúvico (glicólise) (LIN et al., 2016). A molécula de amônia (NH₃) é desassociada da fenilalanina por meio da enzima fenilalanina amônia liase (PAL) originando o ácido cinâmico (Figura 2).

A enzima PAL é a mais importante e estudada no metabolismo dos fenóis, sua atividade é intensificada quando influenciada por fatores externos como baixas temperaturas, nutrientes no solo e luz. As temperaturas baixas são responsáveis por aumentar a atividade das enzimas no metabolismo dos fenóis e também para promover a síntese de compostos que geram as mudanças características das cores para vermelho-roxo nas folhas e frutos (LATTANZIO et al., 2001).

O ácido cumárico é formado a partir da hidroxilação do ácido cinâmico, ambos os ácidos e seus subseqüentes são considerados compostos fenólicos simples denominados fenilpropanóides como os ácidos caféicos e cumarinas. Estes são

componentes básicos para a formação de compostos fenólicos complexos como as antocianinas, flavonoides (flavonas e

flavonóis), isoflavonóides (isoflavonas) e taninos (TAIZ e ZEIGER, 2009).

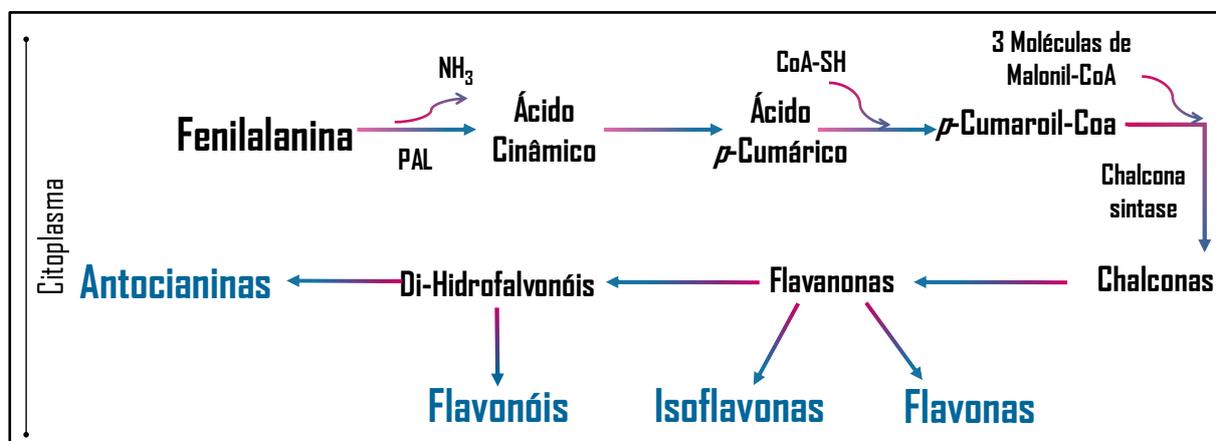


Figura 2. Fluxograma simplificado da rota de produção dos compostos fenólicos, adaptado de Taiz e Zeiger (2009).

Ação Contra Estresse Abiótico e/ou Biótico

Os fenólicos vegetais desempenham um papel fundamental como compostos de defesa quando os estresses ambientais, como elevada luminosidade, baixas temperaturas, infecção por patógenos, herbívoros e deficiência de nutrientes, podem levar a um aumento da produção de radicais livres e outras espécies oxidativas nas plantas (CHALKER-SCOTT e FUCHIGAMI, 2018). Tanto o estresse biótico quanto o abiótico estimulam os fluxos de carbono das vias metabólica primária para a secundária, induzindo assim uma mudança dos recursos disponíveis em favor da síntese de produtos secundários (LATTANZIO, 2013).

Os compostos fenólicos simples participam de interações entre planta-herbívoro, planta-fungo e planta-planta. Como exemplo destes compostos tem-se os fenilpropanóides simples tais como o ácido *trans*-cinâmico, que possuem um anel aromático básico de C6 e uma cadeia de

C3; as lactonas de fenilpropanóides denominadas cumarinas também possuem um anel aromático de C6 e uma cadeia de C3 e os derivados do ácido benzoico, um anel aromático de C6 e uma cadeia de C1, formada a partir de fenilpropanos por extração de um fragmento de dois carbonos da cadeia lateral (TAIZ e ZEIGER, 2009). Estes compostos fenólicos simples têm papéis importantes nas plantas como defesas contra insetos, herbívoros e fungos (MITHÖFER e MAFFEI, 2017).

As furanocumarinas são compostos que contêm um anel extra de furano e têm elevada fitotoxicidade. Elas são ativadas pela luz ultravioleta que podem se inserir na dupla hélice do DNA e se ligar às bases pirimídicas, citosina e timina, bloqueando a transcrição e levando à morte celular (TAIZ e ZEIGER, 2009). As furanocumarinas são especialmente abundantes em membros da família Umbelliferae como aipo, pastinaga e salsa (HOSSEINZADEH et al., 2019; NAJDA et al., 2015). Os tecidos da raiz e do pecíolo de aipo e aipo-rábano mostraram conter

furanocumarinas quando infectados com o fungo da raiz *Fusarium oxysporum* (HEATH-PAGLIUSO et al., 1992). Segundo Ames (1984), no aipo o nível desses compostos pode aumentar cerca de 100 vezes se a planta estiver estressada ou doente.

Outros compostos fenólicos simples conhecidos como substâncias alelopáticas ou aleloquímicos são liberados por algumas plantas no meio ambiente podendo afetar o crescimento de outras plantas ali presentes (GHIMIRE et al., 2019). As plantas alelopáticas liberam aleloquímicos de vários tecidos vegetais, incluindo volatilização ou lixiviação de partes aéreas, exsudação das raízes e decomposição de resíduos vegetais no solo (TREZZI et al., 2016). As condições ambientais como a radiação UV, temperatura, disponibilidade de água e nutrientes e estresse de competição podem afetar direta ou indiretamente o desempenho alelopático de uma planta (MEINERS et al., 2012; GHIMIRE et al., 2019).

O sorgo produz uma série de aleloquímicos, sendo o sorgoleone o aleloquímico mais importante sintetizado na raiz, que pode inibir o crescimento de espécies de plantas daninhas (TIBUGARI et al., 2019). O estresse da competição pode ser um fator chave no desencadeamento da produção de fitotoxinas. A presença de outras plantas ao redor do sorgo pode exacerbar o impacto do estresse ambiental na produção de sorgoleone (DAYAN, 2006). Segundo Freitas et al. (2019), substâncias alelopáticas encontradas no sorgo reduzem o crescimento de *Ipomoea grandifolia* and *Amaranthus hybridus*. Em mudas de arroz também se verificou maior concentração de fitotoxinas (momilactona B) quando

cultivadas com *Echinochloa crus-galli* (capim-arroz), a concentração aumentou quase sete vezes quando comparada com mudas de arroz cultivadas sozinhas (KATO-NOGUCHI, 2011).

Existem também alguns compostos fenólicos mais complexos como a lignina, antocianinas, flavonoides, isoflavonóides e taninos. A lignina é a substância orgânica mais abundante nas plantas, e é um componente da parede celular de vários tipos de tecidos de suporte e condução, especialmente elementos do xilema (traqueídeos e elementos dos vasos) (TAIZ e ZEIGER, 2009). Ao se ligar à celulose e às proteínas, a lignina reduz a digestibilidade dessas substâncias. Além disso, a lignina tem funções protetoras significativas nas plantas, bloqueando o crescimento de patógenos (MOURA et al., 2010).

Os fatores ambientais podem interferir na biossíntese de lignina. Diferentes regiões da raiz do milho podem responder diferentemente à seca, já que a deposição de lignina pode ser maior em uma região específica da raiz ou em determinados momentos de estresse (YOSHIMURA et al., 2008). Foi observado também na cultura do milho submetido ao estresse hídrico, maior abundância de peroxidases catiônicas, que com o aumento dos fenilpropanóides levaram a uma redução na biossíntese de lignina nos vasos do xilema e induziu o enrijecimento da parede celular (ALVAREZ et al. 2008). As orquídeas *Phalaenopsis* mantidas por um mês a $25\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 2$ em diferentes intensidades de luz tenderam a aumentar o teor de lignina nas folhas e raízes com o aumento da intensidade luminosa, ou seja, houve aumento da biossíntese da lignina que provavelmente não apenas proporcionou rigidez à parede celular, mas

também protegeu contra o estresse de radiação (AKGÜL et al., 2007).

Além da lignina, outro polímero fenólico vegetal com propriedades defensivas é o tanino. Taninos são toxinas que reduzem significativamente o crescimento e a sobrevivência de muitos herbívoros quando adicionados a suas dietas (SOLLA et al., 2016). Nos humanos, causam uma sensação aguda, desagradável e adstringente na boca, devido à ligação de proteínas salivares (SOARES et al., 2016). Taninos vegetais também servem como defesas contra microorganismos. Plantas de *Mimosa tenuiflora* contêm altas concentrações de taninos na casca do caule que diminuem a atividade microbiana (PEREIRA et al., 2015) e em plantas de *Quercus ilex* o elevado teor de tanino gera consequências as pragas uma vez que se ligam a proteínas digestivas de insetos inativando enzimas importantes (SOLLA et al., 2016).

COMPOSTOS NITROGENADOS

Importância

No grupo dos compostos nitrogenados incluem os alcalóides, glicosídeos cianogênicos e aminoácidos não proteicos. Os alcalóides são os principais compostos nitrogenados e são encontrados em aproximadamente 20% das espécies de plantas vasculares, mais frequentes em dicotiledôneas herbáceas e em poucas monocotiledôneas e gimnospermas (PAGARE et al., 2015).

Os alcalóides comumente são utilizados em atividades farmacológicas em mamíferos. O primeiro medicamento utilizado de um alcaloide foi a morfina em 1805, extraído da espécie *Papaver somniferum*. A cafeína (*Coffea* spp.), nicotina (*Nicotiana* spp.), codeína (*Papaver*

Um outro grupo de fenóis vegetais extremamente importantes são os flavonoides. Eles são compostos fenólicos que incluem um grande número de substâncias coloridas. O grupo mais comum dos flavonoides pigmentados consiste das antocianinas que tem importância como atrativo para polinizadores e dispersores de sementes. A síntese de flavonoides é intensificada em situações que favoreçam o estresse oxidativo, tanto abiótico quanto biótico (KUMAR e PANDEY, 2013). Antes da produção de espécies reativas do oxigênio (ROS) os flavonóides possuem a capacidade de absorver a energia de comprimentos de onda mais energéticos (UV-B e UV-A) inibindo sua produção (AGATI et al., 2012). Os corantes absorvem o excesso de radiação que chega à planta, minimizando o risco de danos oxidativos e, assim aumentando a resistência ao estresse luminoso (TROJAK e SKOWRON, 2017).

somniferum) e muitos outros são exemplos de alcalóides que são bastantes conhecidos atualmente (ROBERTS et al., 2010).

Biossíntese

A biossíntese dos metabólitos secundários é dependente dos metabólitos primários como os carboidratos, proteínas e óleos que estão diretamente ligados ao crescimento, desenvolvimento e reprodução. A produção desses metabólitos está relacionada com a classe a que pertencem. Os compostos nitrogenados são derivados do ciclo do ácido tricarbóxico e do ácido chiquímico. Na rota do ácido tricarbóxico forma-se aminoácidos alifáticos que dão origem aos produtos secundários nitrogenados. Na rota do ácido chiquímico são formados os aminoácidos

aromáticos que, por fim também originam os compostos nitrogenados (Figura 3).

Os alcalóides são os grupos mais numerosos e estudados dos compostos nitrogenados, formados de diferentes estruturas e compostos por aminoácidos como a tirosina, fenilalanina, triptofano/triptamina, ornitina/arginina e histidina, mais adiante o ácido mevalônico e o acetato são importantes pontos de partida após o metabolismo primário (HERBERT, 1981).

A biossíntese dos alcaloides envolve reações simples e repetitivas, que contém compostos como a morfina, codeína e colchicina, são formados por duas moléculas de aminoácidos aromáticos e a tirosina, o primeiro passo importante é a

formação da norcoclaurina através da condensação da dopamina com 4-hidroxifenilacetaldeído, posteriormente, a (S)-reticulina é formada da norcoclaurina por uma série de carboxilações e metilações (ROBERTS et al., 2010).

A (S)-reticulina pode seguir uma rota para formação de alcalóides de berberina ou a formação da codeína e subsequente a morfina, no qual é formado a (R)-reticulina por uma isomeração, em seguida é condensada em salutaridina e logo após é catalisada para a formação da tebaína. Vários estudos com C^{14} marcado mostram o seguimento para a produção da codeína e morfina a partir de vários intermediários da tebaína (LOEFER e ZENK, 1990).

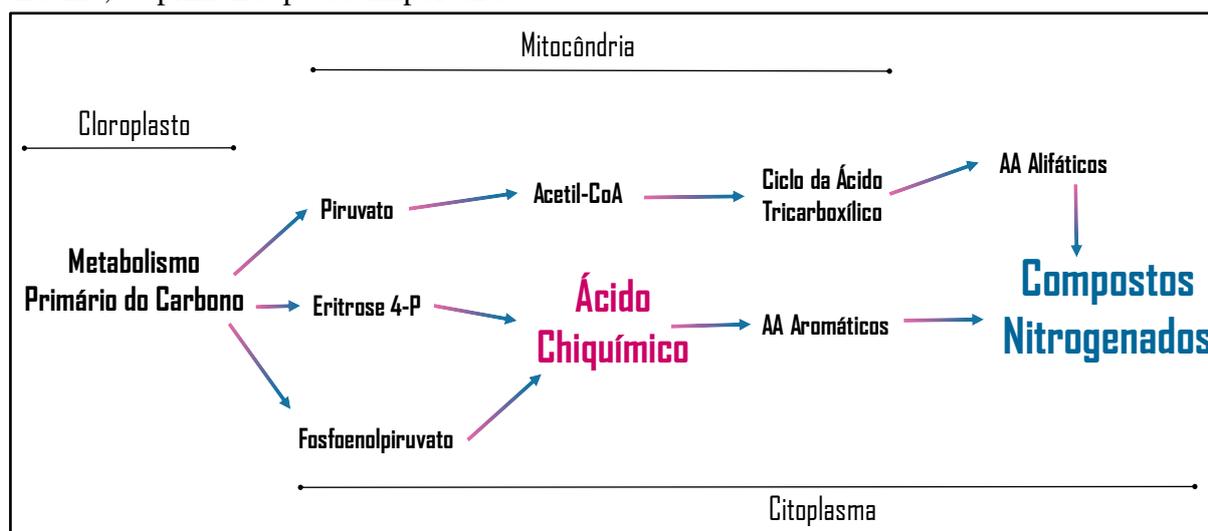


Figura 3. Rota de biossíntese de compostos nitrogenados simplificado, adaptado de Anulika et al. (2016).

Ação Contra Estresse Abiótico e/ou Biótico

As barreiras mecânicas representam a primeira linha de defesa dos vegetais ao ataque dos insetos e patógenos e os compostos químicos, como os metabólitos secundários, são a segunda via de proteção. Essas substâncias podem ser armazenadas em folhas, caules, raízes e flores em estruturas como os vacúolos, canais

resiníferos, laticíferos ou tricomas glandulares, pois podem intoxicar a própria planta e quando ocorre um ataque de herbivoria ou de patógenos são liberadas por ativação local sem prejudicar o vegetal (TAIZ et al., 2017).

No grupo dos alcalóides a maioria desses compostos aumentam de produção em condições adversas, porém em deficiência de elementos como o nitrogênio

e potássio a redução na produção desses metabólitos é comumente verificada (YANG et al., 2018). Os alcalóides nas sementes representam importantes fontes de nitrogênio durante a germinação, além de possuir propriedade de defensivo químico natural (ISAH, 2019). A nicotina, é um exemplo de alcalóide extraído de algumas espécies do gênero *Nicotiana* (Solanaceae), age no sistema nervoso dos insetos, competindo com o neurotransmissor acetilcolina, com efeito de contato, ingestão e repelência. A partir do estudo da estrutura química da nicotina, foi possível sintetizar os inseticidas neonicotinoides, um dos grupos recentes de inseticidas, amplamente utilizados na agricultura para controle de insetos sugadores (DEDERER et al., 2011).

Em diversas espécies um número significativo de alcalóides são produzidos e tornam-se ativos na defesa vegetal a danos celulares causados por estresse salino (SYTAR et al., 2018). A produção de alcalóides sob estresse luminoso está relacionada com o tipo de espécie, estágio de crescimento e estado fisiológico do tecido (GHOSH et al., 2018). Em condições de estresse hídrico, vários relatos demonstram o aumento da produção de metabólitos secundários, incluindo os alcalóides, acompanhado pela redução do crescimento (NIINEMETS, 2015).

Incluídos nos compostos nitrogenados também estão os glicosídeos cianogênicos e os glucosinolatos, os quais são decompostos e liberam ácido cianídrico (HCN) quando a planta sofre algum tipo de lesão. Em condições normais as enzimas responsáveis pela formação do HCN derivado do glicosídeo estão compartimentalizadas em lugares distintos e no caso de danos mecânicos por herbivoria os compostos são misturados, ocorrendo uma série de reações necessárias

para liberação do veneno gasoso (TAIZ e ZEIGER, 2009). O sorgo é uma espécie que integra um grupo que abrange mais de 3000 plantas capazes de produzir glicosídeo cianogênico (dhurrin) e atuar na defesa a herbívoros, a liberação do HCN provoca inibição de metaloenzimas (Citocromo C Oxidase) na cadeia de transporte de elétrons das mitocôndrias levando a morte (NIELSEN et al., 2016).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

O estudo de metabólitos secundários apresenta muitas aplicações práticas. Pela importância das atividades biológicas contra herbívoros e microorganismos muitas dessas substâncias são pesquisadas e os produtos comercialmente utilizados como inseticidas, fungicidas e medicamentos ou até mesmo como fragrâncias e aromatizantes. Por esses motivos os metabólitos secundários podem ser pesquisados mais a fundo e serem utilizados numa agricultura biorracional como alternativa para redução no uso de pesticidas de alto custos e prejudiciais aos seres humanos e meio ambiente.

REFERÊNCIAS

- AGATI, G.; AZZARELLO, S.; POLLASTRI, S.; TATTINI, M. Flavonoids as Antioxidants in plants: Location and Functional Significance. **Plant Science**, v. 196, p. 67-76, 2012.
- AHARONI, A.; JONGSMA, M. A.; BOUWMEESTER, H. J. Volatile science? Metabolic engineering of terpenoids in plants. **Trends in Plant Science**, v. 10, n. 12, p. 594-602, 2005.
- AKGÜL, M.; ÇÖPÜR, Y.; TEMİZ, S. A comparison of kraft and kraft-sodium borohydrate brutia pine pulps. **Building and Environment**, v. 42, n. 7, p. 2586-2590, 2007.

- ALVAREZ, S.; MARSH, E. L.; SCHROEDER, S. G.; SCHACHTMAN, D. P. Metabolomic and proteomic changes in the xylem sap of maize under drought. **Plant Cell Environ.** v. 31, n.3, p. 325-340, 2008.
- AMES, B. N. Dietary carcinogens and anticarcinogens. **Journal of Toxicology: Clinical Toxicology**, v. 22, n. 3, p. 291-301, 1984.
- ANULIKA, N. P. *et al.* The Chemistry of Natural Product: Plant Secondary Metabolites. **International Journal of Technology Enhancements and Emerging Engineering Research**, v. 4, n. 8, p. 1-8, 2016.
- BLEEKER, P. M. *et al.* Improved herbivore resistance in cultivated tomato with the sesquiterpene biosynthetic pathway from a wild relative. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 109, n. 49, p. 20124–20129, 2012.
- BROCK, N. L.; DICKSCHAT, J. S. Biosynthesis of Terpenoids. **Natural Products**, p. 2693–2732, 2013.
- CHALKER-SCOTT, L.; FUCHIGAMI, L. H. The role of phenolic compounds in plant stress responses. In: *Low temperature stress physiology in crops*. CRC Press, 2018. p. 67-80.
- DAYAN, F. E. Factors modulating the levels of the allelochemical sorgoleone in *Sorghum bicolor*. **Planta**, v. 224, n. 2, p. 339–346, 2006.
- DEDERER, H.; WERR, M.; IIG, T. Differential sensitivity of *Ctenocephalides felis* and *Drosophila melanogaster* nicotinic acetylcholine receptor $\alpha 1$ and $\alpha 2$ subunits in recombinant hybrid receptors to nicotinoids and neonicotinoid insecticides. **Insect Biochemistry and Molecular Biology**, v. 41, n. 1, p. 51-61, 2011.
- DE LA ROSA, L. A.; MORENO-ESCAMILLA, J. O.; RODRIGO-GARCÍA, J.; ALVAREZ-PARRILLA, E. **Phenolic Compounds**. Postharvest Physiology and Biochemistry of Fruits and Vegetables, 1 ed. Elsevier, 2019. 510 p.
- FREITAS, M. L.; RICARDO, L. L.; ZONETTI, P. D. C.; DE CARVALHO, T. F.; ANDREOLA, R.; GONÇALVES-ZULIANI, A. M., MANNIGEL, A. R.; OLIVEIRA, J. R.; FELIPE, S. F.; GASPAROTTO, F.; SCHMIDT FILHO, E.; BIDO, G. S. Control of invasive plants by the phytotoxicity effect of *Sorghum bicolor* [L.] Moench. **Journal of Agricultural Science (Toronto)**, v. 11, n. 10, p. 313-321, 2019.
- FONSECA, R. S. *et al.* Efeitos da torta de neem no controle alternativo de nematoides gastrintestinais em ovinos: Revisão. **Pubvet**, v. 13, n. 4, p. 1-12, 2019.
- GARCÍA, A. Á.; CARRIL, E. P-U. Metabolismo secundario de plantas. **Reduca (biología)**, v. 2, n. 3, p. 119-145, 2009.
- GHIMIRE, B. K *et al.* Allelopathic Potential of Phenolic Compounds in Secale Cereale Cultivars and Its Relationship with Seeding Density. **Applied Sciences**, v. 9, n. 15, p. 01-17, 2019.
- GHOSH, S. *et al.* Speed Breeding in Growth Chambers and Glasshouses for Crop Breeding and Model Plant Research, **Nature Protocols**, v. 13, n. 12, p. 2944-2963, 2018.
- HEATH-PAGLIUSO, S. *et al.* Stimulation of furanocoumarin accumulation in celery and celeriac tissues by *Fusarium oxysporum* f. sp. *Apii*. **Phytochemistry**, v. 31, n. 8, p. 2683-2688, 1992.
- HENRY, L. K. *et al.* Contribution of isopentenyl phosphate to plant terpenoid metabolism. **Nature Plants**, v. 4, p. 721–729, 2018.
- HERBERT, R. B. **The Biosynthesis of Secondary Metabolites**. Department of Organic Chemistry, University of Leeds, Chapman and Hall Ltd, London, 1981. 222 p.

- HOSSEINZADEH, Z.; RAMAZANI, A.; RAZZAGHI-ASL, N. Plants of the Genus *Heracleum* as a Source of Coumarin and Furanocoumarin. **Journal of Chemical Reviews**, v. 1, n. 2. p. 78-98, 2019.
- ISAH, T. Stress and Defense Responses in Plant Secondary Metabolites Production. **Biological Research**, v. 52, n. 39, p. 52-39, 2019.
- KATO-NOGUCHI H. Barnyard grass-induced rice allelopathy and momilactone B. **Journal of Plant Physiology**, v. 168, n. 10, p. 1016-1020, 2011.
- KHAN S. A.; VERMA P.; PARASHARAMI V. A.; RAHMAN L.U. In Vitro Manipulations for Value Addition in Potent Herbal Insecticidal Activities of *Chrysanthemum cinerariaefolium*. In: Kumar N. (eds) *Biotechnological Approaches for Medicinal and Aromatic Plants*. Springer, Singapore, 2018. p. 395-416.
- KORTBEEK, R. W. J.; VAN DER GRAGT, M.; BLEEKER, P. M. Endogenous plant metabolites against insects. **European Journal of Plant Pathology**, v. 154, n. 1, p. 67-90, 2019.
- KOUL, O.; WALIA, S.; DHALIWAL, G. S. Essential oils as green pesticides: potential and constraints. **Biopesticides International**, v. 4, n. 1, p. 63-84, 2008.
- KUMAR, S.; PANDEY, A. K. Chemistry and Biological Activities of Flavonoids: An Overview. **The Scientific World Journal**, v. 2013, p. 10-16, 2013.
- LATTANZIO V. Phenolic Compounds: Introduction. In: RAMAWAT K.; MÉRILLON, J. M. (eds) *Natural Products: Phytochemistry, Botany and Metabolism of Alkaloids, Phenolics and Terpenes*, 2013, p. 1543-1580.
- LATTANZIO, V. *et al.* Low Temperature Metabolism of Apple Phenolics and Quiescence of *Phlyctaena vagabonda*. **Journal of Agriculture and Food Chemistry**, v. 49, n. 12, p. 5817-5821, 2001.
- LIN, D. *et al.* An Overview of Plant Phenolic Compounds and Their Importance in Human Nutrition and Management of Type 2 Diabetes. **Molecules**, v. 21, n. 10, p.1-19, 2016.
- LOEFER, S.; ZENK, M. H. The Hydroxylation Step in the Biosynthetic Pathway Leading from Alkaloid Biosynthesis. **Phytochemistry**, v. 29, n. 11, p. 499-503, 1990.
- MEINERS, S. J. *et al.* Developing an ecological context for allelopathy. **Plant Ecology**, v. 213, n. 8, p. 1221-1227, 2012.
- MITHÖFER, A.; MAFFEI, M. E. General Mechanisms of Plant Defense and Plant Toxins. In: GOPALAKRISHNAKONE P., CARLINI C., LIGABUE-BRAUN R. (eds) *Plant Toxins. Toxinology*. Springer, Dordrecht, p. 3-24, 2017.
- MOURA, J. C. M. S. *et al.* Abiotic and biotic stresses and changes in the lignin content and composition in plants. **Journal of integrative plant biology**, v. 52, n. 4, p. 360-376, 2010.
- NAJDA, A. *et al.* Identification and Profile of Furanocoumarins from the Ribbed Celery (*Apium Graveolens* L Var. Dulce Mill./Pers.). **Food Science and Technology Research**, v. 21, n. 1, p. 67-75, 2015.
- NIELSEN, L. J. *et al.* Dhurrin Metabolism in the Developing Grain of *Sorghum bicolor* (L.) Moench Investigated by Metabolite Profiling and Novel Clustering Analyses of Time-Resolved Transcriptomic Data. **BMC Genomics**, v. 27, n. 1021, p. 1-24, 2016.
- NIINEMETS, U. Uncovering the Hidden Facets of Drought Stress: Secondary Metabolites Make the Difference. **Tree Physiology**, v. 36, n. 2, p. 129-132, 2015.
- OZEKER, E. Phenolic compounds and their importance. **Anadolu Journal of Aegean Agricultural Research Institute**, v. 9, p. 114-124, 1999.

- PAGARE, S. *et al.* Secondary Metabolites of Plants and Their Role: Overview. **Current Trends in Biotechnology and Pharmacy**, v. 9, n. 3, p. 293-304, 2015.
- PEÑUELAS, J.; MUNNÉ-BOSCH, S. Isoprenoids: an evolutionary pool for photoprotection. **Trends in plant science**, v. 10, n. 4, p. 166-169, 2005.
- PEREIRA, A. V.; SANTANA, G. M.; GÓIS, M. B.; SANT'ANA, D. G. Tannins obtained from medicinal plants extracts against pathogens: antimicrobial potential. The Battle Against Microbial Pathogens: Basic Science, Technological Advances and Educational Programs, Formatex Research Center, p. 228-235, 2015.
- PULIDO, P.; PERELLO, C.; RODRIGUEZ-CONCEPCION, M. New insights into plant isoprenoid metabolism. **Molecular plant**, v. 5, n. 5, p. 964-967, 2012.
- RAHNAMAIE-TAJADOD, R.; GOH, H. H.; NOOR, N. M. Methyl Jasmonate-Induced Compositional Changes of Volatile Organic Compounds in Polygonum minus Leaves. **Journal of plant physiology**, v. 240, p. 01-10, 2019.
- RASKIN, I. *et al.* Plants and Human Health in the Twenty-First Century. **Trends Biotechnology**, v. 20, n. 12, p. 522-531, 2002.
- ROBERTS, M.; STRACK, D.; WINK, M. Biosynthesis of Alkaloids and Betalains. **Annual Plant Review**, v. 40, p. 20-91, 2010.
- ROSEN, R. *et al.* Persistent, circulative transmission of begomoviruses by whitefly vectors. **Current Opinion in Virology**, v. 15, p. 1-8, 2015.
- SHARIFI-RAD, J. *et al.* Biological activities of essential oils: From plant chemoeology to traditional healing systems. **Molecules**, v. 22, n. 1, p. 02-55, 2017.
- SINGH, P.; PANDEY, A. K. Prospective of essential oils of the genus Mentha as biopesticides: A review. **Frontiers in plant science**, v. 9, p. 1-14, 2018.
- SOARES, S. *et al.* Contribution of human oral cells to astringency by binding salivary protein/tannin complexes. **Journal of agricultural and food chemistry**, v. 64, n. 41, p. 7823-7828, 2016.
- SOLLA, A. *et al.* Genetic determination of tannins and herbivore resistance in *Quercus ilex*. **Tree genetics & genomes**, v. 12, n. 6, 117, 2016.
- SOUZA, B. H. S.; COSTA, E. N.; RIBEIRO, Z. A.; FORIM, M. R.; JUNIOR, A. L. B. Repelência e deterrência alimentar de vaquinhas por óleos de nim e cinamomo aplicados em folhas de feijoeiro. **Revista Caatinga**, v. 27, n. 2, p. 76-86, 2014.
- SYTAR, O.; BARKI, S.; ZIVCAK, M.; BRESTIC, M. The Involvement of Different Secondary Metabolites in Salinity Tolerance of Crops. **Salinity Responses and tolerance in Plants**, v. 2, p. 21-48, 2018.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia Vegetal 4ª Ed.** Artmed, Porto Alegre, RS, 2009.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E.; MOLLER, I. M.; MURPHY, A. **Fisiologia e Desenvolvimento Vegetal.** 6ª Ed., Porto Alegre, Artmed, 2017.
- TIBUGARI, H. *et al.* Allelopathic effect of stressing sorghum on weed growth. **Cogent Biology**, v. 5, n. 1, p. 01-10, 2019.
- TROJAK, M.; SKOWRON, E. Role of anthocyanins in high-light stress response. **World Scientific News**, v. 81, n. 2, p. 150-168, 2017.
- TREZZI, M. M. *et al.* Allelopathy: driving mechanisms governing its activity in agriculture. **Journal of Plant Interactions**, v. 11, n. 1, p. 53-60, 2016.
- VICKERS, E. C.; GERSHENZON, J.; LERDAU, M. T.; LORETO, F. A unified mechanism of action for volatile isoprenoids in plant abiotic stress. **Nature Chemical Biology**, v. 5, p. 283-291, 2009.
- VIEGAS JÚNIOR, C. Terpenos com atividade inseticida: uma alternativa para

- o controle químico de insetos. **Química Nova**, v. 26, n. 3, p. 390-400, 2003.
- YANG, L. *et al.* Response of Plant of Plant Secondary Metabolites to Environmental Factors. **Molecules**, v. 23, n. 4, p. 1-26, 2018.
- YOSHIMURA, K. *et al.* Programmed proteome response for drought avoidance/tolerance in the root of a C₃ xerophyte (wild watermelon) under water deficits. **Plant and Cell Physiology**, v. 49, n. 2, p. 226–241, 2008.