

UNIVERSIDADE FEDERAL DE ALFENAS

ADRIELLE CRISTINE DOMINGOS ADÃO

**TREALOSE EXÓGENA MITIGA ESTRESSES ABIÓTICOS EM PLANTAS PELA
MELHORA DA MORFOFISIOLOGIA: UMA META-ANÁLISE**

ALFENAS/MG

2025

ADRIELLE CRISTINE DOMINGOS ADÃO

**TREALOSE EXÓGENA MITIGA ESTRESSES ABIÓTICOS EM PLANTAS PELA
MELHORA DA MORFOFISIOLOGIA: UMA META-ANÁLISE**

Dissertação apresentada como parte dos requisitos para obtenção do Título de Mestre em Ciências Ambientais pela Universidade Federal de Alfenas/UNIFAL-MG. Área de concentração: Conservação e remediação de recursos naturais.

Orientador: Thiago Côrrea de Souza

Coorientadora: Marina Wolowski Torres

ALFENAS/MG

2025

Sistema de Bibliotecas da Universidade Federal de Alfenas
Biblioteca Central

Adão, Adrielle Cristine Domingos.

Trealose exógena mitiga estresses abióticos em plantas pela melhora da morfofisiologia: uma meta-análise / Adrielle Cristine Domingos Adão. - Alfenas, MG, 2025.

58 f. : il. -

Orientador(a): Thiago Côrrea de Souza.

Dissertação (Mestrado em Ciências Ambientais) - Universidade Federal de Alfenas, Alfenas, MG, 2025.

Bibliografia.

1. Seca. 2. Estresse salino. 3. Estresse térmico. 4. Toxicidade de metais. 5. Bioestimulante. I. de Souza, Thiago Côrrea, orient. II. Título.

ADRIELLE CRISTINE DOMINGOS ADÃO

" TREALOSE EXÓGENA MITIGA ESTRESSES ABIÓTICOS EM PLANTAS PELA MELHORA DA MORFOFISIOLOGIA: UMA META-ANÁLISE. "

A Banca examinadora abaixo-assinada aprova a Dissertação apresentada como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais pela Universidade Federal de Alfenas. Área de concentração: Gestão e manejo de recursos naturais e biodiversidade .

Aprovada em: 11 de julho de 2025.

Prof. Dr. Thiago Corrêa de Souza

Instituição: Universidade Federal de Alfenas

Profa. Dra. Michele Valquiria dos Reis

Instituição: Universidade Federal de Lavras

Prof. Dr. Antônio Rodrigues da Cunha Neto

Instituição: Universidade Federal de Alfenas



Documento assinado eletronicamente por **Thiago Corrêa de Souza, Professor do Magistério Superior**, em 11/07/2025, às 10:32, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site https://sei.unifal-mg.edu.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0, informando o código verificador **1557713** e o código CRC **93481513**.

AGRADECIMENTOS

Agradeço, primeiramente a Deus, por não ter me desamparado, sempre me dando forças para superar todas as dificuldades e continuar em busca dos meus objetivos.

Ao meu orientador, Prof. Dr. Thiago Côrrea de Souza, expresso minha profunda gratidão pelo apoio constante, pela paciência, pelos ensinamentos, conselhos e pela empatia demonstrada ao longo desses dois anos de mestrado. Ao Prof. Dr. Antonio Rodrigues da Cunha Neto, por todo o suporte e por compartilhar os seus conhecimentos comigo, durante a elaboração deste trabalho. Ambos são para mim, exemplos de profissionais e seres humanos.

À minha coorientadora, Prof^ª. Dra. Marina Wolowski Torres, sou grata pelas dicas e observações valiosas na construção deste artigo. Aos membros da banca, Prof. Dr. Plínio Santos e Prof^ª. Dra. Michele Reis, pelas contribuições e sugestões que enriqueceram significativamente este estudo.

Agradeço, com todo o meu amor, à minha família — especialmente aos meus pais, José Aparecido Adão e Noemi Domingos Adão, e às minhas irmãs, Giselle Domingos e Grazielle Domingos — por serem a minha base, meu alicerce e minha maior motivação. Quero agradecer também, às minhas avós, Geni e Ana, por serem as melhores avós do mundo!

Às amigas que conquistei durante o mestrado, Duanny Caproni, Jéssica Nogueira e Samantha Ferreira, minha eterna gratidão pelo apoio, pelas palavras de carinho e por sempre dedicarem seu tempo para me ouvir, me ajudar e acompanhar minhas apresentações. Mesmo sem nos conhecermos pessoalmente, vocês foram fundamentais nesta caminhada. Às minhas amigas irmãs, Beatriz Martins e Tamiris Felis, obrigada por estarem comigo até aqui, por acreditarem em mim mesmo nos momentos em que eu mesma duvidei da minha capacidade.

Agradeço, ainda, aos meus companheiros e amigos do trabalho — Denise, Francielle, Marine, Cleonice, Manoel, Lucas, Danira e Walquíria — pela compreensão, incentivo e por sempre estenderem a mão quando eu precisei conciliar as responsabilidades profissionais com a vida acadêmica.

A todos que, de alguma forma, contribuíram para que eu chegasse até aqui, cada gesto, palavra e apoio fizeram diferença nessa etapa.

À Universidade Federal de Alfenas (UNIFAL-MG) pela oportunidade de realizar meu mestrado, por todo o conhecimento, estrutura e apoio oferecidos ao longo dessa jornada acadêmica.

O presente trabalho foi realizado com o apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

RESUMO

Os estresses abióticos representam um dos principais desafios para a agricultura mundial, especialmente diante das mudanças climáticas, que têm tornado esses eventos mais frequentes e intensos. Fatores de estresse como déficit hídrico, salinidade, temperaturas extremas (frio e calor) e contaminação por metais pesados provocam alterações significativas na morfologia, fisiologia, anatomia e bioquímica das plantas, comprometendo seu crescimento, metabolismo e produtividade. Diante desses impactos, diversas estratégias vêm sendo estudadas para mitigar os efeitos deletérios causados pelos estresses em plantas. Entre essas estratégias, destaca-se o uso de bioestimulantes, que, segundo a literatura científica disponível, englobam qualquer substância ou microrganismo utilizados em plantas com o objetivo de promover o crescimento vegetal e aumentar a tolerância ao estresse, independentemente da disponibilidade de nutrientes no solo. A trealose, um dissacarídeo não redutor naturalmente presente em alguns organismos, têm ganhado destaque como um bioestimulante promissor na agricultura. Esse composto é um açúcar e atua como osmoprotetor, estabilizando estruturas celulares, como proteínas e membranas, além de contribuir para a manutenção da homeostase, proteção antioxidante e regulação de vias metabólicas e de sinalização. A aplicação exógena da trealose tem se mostrado eficaz em diferentes espécies vegetais na mitigação dos efeitos provocados por diversos tipos de estresse abiótico, mas ainda não há um estudo amplo na literatura que faça uma análise estatística para comprovar esse efeito. Dessa forma, o presente trabalho teve como objetivo realizar uma meta-análise sobre os efeitos da aplicação exógena da trealose em plantas submetidas a estresses abióticos, incluindo déficit hídrico, salinidade, temperaturas extremas e metais pesados. Através desta meta-análise foi possível observar que a trealose exógena aumenta os teores de amido, açúcares solúveis totais, trealose endógena, pigmentos fotossintéticos e fluorescência da clorofila, melhora as atividades antioxidantes enzimáticas e não enzimáticas, aumenta as trocas gasosas foliares, status hídrico, além de diminuir os níveis de peroxidação lipídica, H_2O_2 e a permeabilidade da membrana. Além disso, a trealose melhora parâmetros de crescimento e produtividade das plantas, como peso fresco do broto, comprimento da raiz, área foliar e rendimento de grãos. Dessa forma, este estudo demonstrou que a trealose pode ser aplicada em plantas submetidas a estresses abióticos, especialmente déficit hídrico, salinidade, frio, calor e metais pesados. Para mitigar os efeitos desses estresses, recomenda-se sua aplicação, principalmente por pulverização foliar.

Palavras-chave: seca; estresse salino; estresse térmico; cromo; cádmio; tolerância ao estresse; bioestimulante.

ABSTRACT

Abiotic stresses represent one of the major challenges for global agriculture, particularly in the context of climate change, which has increased the frequency and intensity of such events. Stress factors such as water deficit, salinity, extreme temperatures (both cold and heat), and heavy metal contamination induce significant alterations in plant morphology, physiology, anatomy, and biochemistry, ultimately compromising growth, metabolism, and productivity. In light of these impacts, several strategies have been investigated to mitigate the deleterious effects of abiotic stresses on plants. Among these strategies, the use of biostimulants stands out. According to the scientific literature, biostimulants encompass any substance or microorganism applied to plants with the aim of promoting growth and enhancing stress tolerance, regardless of soil nutrient availability. Trehalose, a non-reducing disaccharide naturally occurring in some organisms, has emerged as a promising biostimulant in agriculture. This compound functions as an osmoprotectant, stabilizing cellular structures such as proteins and membranes, while also contributing to homeostasis, antioxidant protection, and the regulation of metabolic and signaling pathways. Exogenous application of trehalose has proven effective in various plant species for mitigating the effects of different types of abiotic stress; however, a comprehensive study providing statistical analysis to confirm these effects is still lacking in the literature. Therefore, the present study aimed to conduct a meta-analysis on the effects of exogenous trehalose application in plants subjected to abiotic stresses, including water deficit, salinity, extreme temperatures, and heavy metals. This meta-analysis revealed that exogenous trehalose enhances starch content, total soluble sugars, endogenous trehalose, photosynthetic pigments, and chlorophyll fluorescence; improves both enzymatic and non-enzymatic antioxidant activities; increases leaf gas exchange and water status; and reduces lipid peroxidation, H₂O₂ levels, and membrane permeability. Furthermore, trehalose positively affects growth and productivity parameters such as shoot fresh weight, root length, leaf area, and grain yield. Thus, this study demonstrated that trehalose can be effectively applied to plants under abiotic stress conditions, particularly water deficit, salinity, extreme temperatures, and heavy metal exposure. To mitigate the effects of such stresses, its application is recommended primarily through foliar spraying.

Keywords: drought; salt stress; thermal stress; chromium; cadmium; stress tolerance; biostimulant.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	10
2	REVISÃO DA LITERATURA.....	12
2.1	EFEITOS DOS ESTRESSES ABIÓTICOS NAS PLANTAS.....	12
2.2	TREALOSE.....	14
2.3	ESTRESSES ABIÓTICOS E A TREALOSE.....	16
3	ARTIGO 1 - TREALOSE EXÓGENA MITIGA ESTRESSES ABIÓTICOS EM PLANTAS PELA MELHORA DA MORFOFISIOLOGIA: UMA META-ANÁLISE.....	17
4	CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	54
	REFERÊNCIAS.....	55

1 INTRODUÇÃO

Os estresses abióticos causam alterações prejudiciais nas plantas, afetando negativamente seu crescimento, desenvolvimento e produtividade (Zhang *et al.*, 2025). Com o avanço das mudanças climáticas, esses fatores tornaram-se mais frequentes e intensos, representando um desafio crescente para a agricultura em nível global. Estima-se que aproximadamente 70% das perdas em culturas agrícolas como arroz, trigo e milho sejam atribuídas a esses estresses, que afetam as plantas em diferentes estágios do seu ciclo de desenvolvimento (Rehaman *et al.*, 2021).

Fatores abióticos adversos, como déficit hídrico, salinidade, frio, calor e contaminação por metais pesados, afetam a morfologia, reduzindo a altura, o número de folhas e a área foliar; comprometem a fisiologia, com queda no teor de clorofila, na fotossíntese e na condutância estomática; além de desencadarem desequilíbrios bioquímicos, como o acúmulo de espécies reativas de oxigênio (EROs) que acarreta na peroxidação lipídica, comprometendo o metabolismo e a sobrevivência das plantas (Hassan *et al.*, 2023; Yadav *et al.*, 2024).

Nesse contexto, diante dos prejuízos causados à produção agrícola, pesquisadores têm buscado estratégias eficazes para atenuar os efeitos desses estresses nas plantas. Uma alternativa promissora é a aplicação de bioestimulantes, que, segundo a literatura científica disponível, englobam qualquer substância ou microrganismo utilizados em plantas com o objetivo de aliviar os efeitos do estresse abiótico, melhorar a produção vegetal e otimizar a eficiência nutricional, independentemente da disponibilidade de nutrientes no solo (Du Jardin, 2015; Di Sario *et al.*, 2025).

Entre os bioestimulantes estudados, a trealose tem ganhado destaque por sua atuação multifuncional na proteção das plantas. Estudos recentes têm fornecido evidências que ressaltam sua importância como uma aliada significativa nesse contexto. Esse dissacarídeo é conhecido por desempenhar um papel relevante como osmoprotetor, contribuindo para o aumento da atividade de enzimas antioxidantes (De Novais Portugal *et al.*, 2021) e para a estabilização de proteínas e membranas em condições de desidratação. Além disso, a trealose auxilia na redução dos impactos prejudiciais causados por estresses abióticos, o que a torna uma substância de grande interesse na pesquisa e na aplicação prática em diversos campos (Hassan *et al.*, 2023; Luo *et al.*, 2021).

Portanto, este estudo consistirá em uma meta-análise que visa investigar as respostas das plantas aos estresses abióticos, incluindo déficit hídrico, salinidade, térmico (frio e calor) e presença de metais pesados, diante da aplicação exógena da trealose.

2 REVISÃO DA LITERATURA

2.1 EFEITOS DOS ESTRESSES ABIÓTICOS NAS PLANTAS

As plantas, quando expostas a estresses abióticos, desenvolvem diferentes respostas para enfrentar as adversidades e minimizar os impactos sobre seu crescimento e desenvolvimento. Em situação de déficit hídrico, um dos principais mecanismos de defesa observado é o fechamento dos estômatos, um processo que visa reduzir a perda excessiva de água. Entretanto, tal fechamento resulta não apenas na preservação hídrica, mas também na redução da taxa de fotossíntese, afetando diretamente o crescimento e desenvolvimento do vegetal (De Souza *et al.*, 2014; Seleiman *et al.*, 2021). Nesse contexto, as plantas podem ajustar seu metabolismo, modificar a estrutura foliar e adotar estratégias para otimizar a absorção e retenção de água no solo, uma vez que o déficit hídrico não reduz apenas a taxa de fotossíntese, mas também diminui a área foliar, o tamanho dos frutos/grãos e compromete a nutrição geral da planta (Wang *et al.*, 2018; Javed *et al.*, 2024). Em plantas de milho e arroz em condições de déficit hídrico, pode-se observar um aumento excessivo de EROs, que, associado ao desequilíbrio no sistema de defesa antioxidante, pode resultar em danos oxidativos. Esse acúmulo de EROs altera a estrutura das membranas celulares e provoca peroxidação lipídica, comprometendo o funcionamento do aparelho fotossintético (Rabêlo *et al.*, 2019; De Novais Portugal *et al.*, 2021; Monahan *et al.*, 2023).

O estresse salino causa acúmulo excessivo de íons sódio (Na^+) e cloreto (Cl^-) nas células das plantas, o que leva a desequilíbrios que provocam estresse osmótico e oxidativo (Islam *et al.*, 2023; Alhudaibi *et al.*, 2024; Ahmadzai *et al.*, 2025). Esse desequilíbrio danifica a membrana celular, inibe a fotossíntese, gera metabólitos tóxicos e reduz a absorção de água e de nutrientes, dificultando o desenvolvimento vegetal (Yang *et al.*, 2022; Islam *et al.*, 2023). Esse tipo de estresse inibe a germinação e o crescimento inicial em diversas culturas, reduzindo o comprimento da radícula e o peso fresco em sementes de soja, a taxa respiratória e o desenvolvimento de mudas de milho, bem como a altura, o comprimento da raiz e a área foliar em mudas de tomate (Yao *et al.*, 2023). Em mudas de trigo, o estresse salino provoca maior formação de EROs e peroxidação lipídica (Alhudaibi *et al.*, 2024). Em um experimento com tomateiros, observou-se que a salinidade reduziu a abertura estomática, a taxa fotossintética líquida (P_n), a condutância estomática (g_s) e a síntese de clorofila. A salinidade prolongada também diminuiu a atividade da Ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase

(Rubisco) e da ribulose-1,5-bisfosfato (RuBP), prejudicando reações bioquímicas associadas à troca estomática e ao transporte de elétrons na fotossíntese (Yang *et al.*, 2022).

Temperaturas baixas e altas afetam negativamente diversos processos fisiológicos, inibindo a germinação, o crescimento e a reprodução das plantas, além de reduzir o rendimento e a qualidade da produção (Luo *et al.*, 2021; Batool *et al.*, 2025). Sob estresse térmico, há um aumento na produção e acúmulo de EROs, cujos níveis excessivos induzem estresse oxidativo, resultando em danos às membranas celulares, degradação de proteínas e inativação enzimática, o que reduz a viabilidade da planta. Além disso, o calor altera o estado hídrico da planta, promovendo desidratação e impactando negativamente o crescimento e o desenvolvimento (Shelake *et al.*, 2024). Estudos demonstraram que, sob estresse por alta temperatura, o acúmulo excessivo de EROs causou lesões por peroxidação lipídica nas membranas de peônia herbácea. Além disso, os níveis de malondialdeído (MDA) e a condutividade relativa (REC) aumentaram significativamente com o avanço do estresse térmico. Em camélias, por sua vez, esse tipo de estresse durante o estágio reprodutivo interrompe o metabolismo de carboidratos e compromete as funções reprodutivas, prejudicando o desenvolvimento das sementes (Zhao *et al.*, 2019; Tan *et al.*, 2024; Zheng *et al.*, 2024).

Já o estresse pelo frio não apenas inibe o crescimento e o desenvolvimento das plantas, como também reduz o teor de clorofila, provoca murchamento e, em casos mais severos, pode levar à morte (Wei *et al.*, 2023). Além disso, o frio reduz a fluidez das membranas celulares, promovendo a passagem do estado líquido-cristalino para sólido-gel, o que acaba comprometendo sua integridade. Esse estresse também pode inibir a absorção e o transporte de água, levando à redução da pressão de turgor e deformação celular. A peroxidação lipídica da membrana e a perda de turgor estão entre os principais fatores que causam murcha foliar e inibição do crescimento sob baixas temperaturas (Liu *et al.*, 2022). Em plantas como morango e tomate, o estresse por frio retarda o crescimento, inibe a fotossíntese e provoca o acúmulo excessivo de EROs, o que leva a danos oxidativos em biomoléculas, como ácidos nucleicos e proteínas, comprometendo as funções celulares. O aumento de EROs desencadeia mecanismos de resposta nas plantas, incluindo o aumento significativo nas atividades de enzimas antioxidantes, como a superóxido dismutase (SOD) e a catalase (CAT), com o objetivo de eliminar o excesso de EROs (Roussos *et al.*, 2020; Kaboosi; Ghabooli; Karimi, 2023).

Entre os metais pesados, o cromo (Cr) especialmente em sua forma hexavalente (Cr(VI)) é altamente tóxico, provocando alterações fisiológicas e bioquímicas que geram

estresse oxidativo, danos celulares e inibição da fotossíntese. Também interfere na absorção e metabolismo de nutrientes. Plantas expostas ao Cr apresentam sintomas como clorose, crescimento atrofiado, desenvolvimento radicular reduzido e baixo vigor, impactando diretamente a produtividade agrícola (Ul Hassan *et al.*, 2023; Zafar *et al.*, 2024). No milho, a exposição ao estresse causado pelo Cr pode provocar um desequilíbrio nutricional, danos às membranas celulares devido ao estresse oxidativo, além de prejudicar o crescimento das raízes e a produção de biomassa (Zafar *et al.*, 2024). Em relação ao feijão, esse tipo de estresse aumenta significativamente a geração de peróxido de hidrogênio (H_2O_2), a peroxidação lipídica e o vazamento de eletrólitos. Também pode reduzir a taxa de germinação e o crescimento do coleótilo, dificultar o alongamento radicular, deformar os tecidos de xilema e floema, e, conseqüentemente, comprometer o crescimento e o rendimento das plantas ao induzir danos oxidativos (Elkelish *et al.*, 2024).

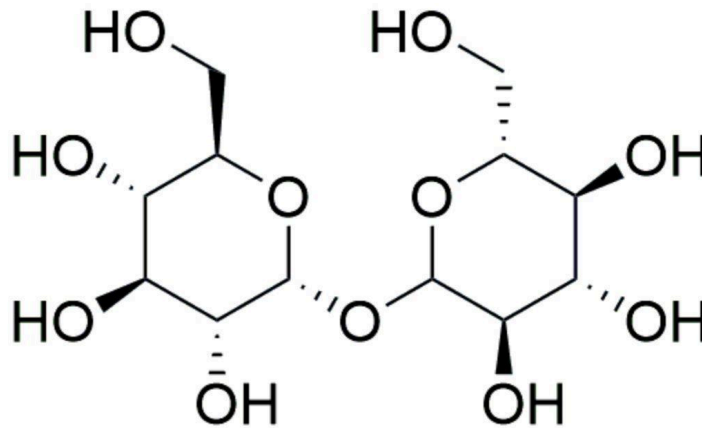
Quanto ao cádmio (Cd), este metal pesado prejudica o crescimento e o desenvolvimento vegetal, causa danos severos aos cloroplastos e compromete negativamente a respiração e a fotossíntese (Zhang; Lu, 2024). O Cd também reduz a síntese de clorofila e estimula a produção excessiva de espécies reativas de oxigênio (EROs), desencadeando peroxidação lipídica, oxidação de proteínas e danos às membranas celulares em plantas como o feijão-mungo e a soja. Além disso, o estresse por Cd causa danos oxidativos, diminui a absorção de nutrientes e compromete a produção de biomassa, afetando negativamente a transpiração e a condutância estomática, o que pode prejudicar o desenvolvimento e o rendimento das plantas (Rehman *et al.*, 2022; Oloumi *et al.*, 2025).

Visando mitigar esses efeitos, recomenda-se o uso de bioestimulantes por sua capacidade de reduzir danos, estimular o crescimento vegetal e melhorar a nutrição, mesmo em solos com baixa disponibilidade de nutrientes (Du Jardin, 2015; Di Sario *et al.*, 2025). Entre os bioestimulantes, a trealose vem sendo amplamente reconhecida por sua função como osmoprotetor, conforme demonstrado em estudos que evidenciam sua eficácia na redução dos impactos dos estresses abióticos nas plantas (Hassan *et al.*, 2023; Luo *et al.*, 2021).

2.2 TREALOSE

A trealose, um dissacarídeo não redutor, é formada por duas moléculas de glicose unidas por uma ligação α, α -1,1-glicosídica (Figura 1) (Chen; Haddad, 2004; Ibrahim, 2025), está presente em diferentes organismos, abrangendo plantas, algas, invertebrados e alguns microrganismos, como bactérias, leveduras e fungos (Zhang *et al.*, 2021).

Figura 1 - Ilustração da trealose, um dissacarídeo não redutor, formada por duas moléculas de glicose unidas por uma ligação α, α -1,1-glicosídica



. Fonte: Autora (2025).

Pesquisas recentes sobre a trealose revelaram possibilidades promissoras para a sua aplicação em diversas indústrias, incluindo setores alimentícios, médicos, farmacêuticos e de cosméticos. A trealose está sendo estudada, como uma possível aliada terapêutica na medicina para enfrentar diversas condições, incluindo doenças metabólicas e câncer, uma vez que atua como um indutor de autofagia (Hosseinpour-Moghaddam; Caraglia; Sahebkar, 2018; Hosschaitanya *et al.*, 2021; Vinciguerra; Gelb; Maynard, 2022), além disso, por ser um açúcar natural, foi observado que a trealose tem a capacidade de ajustar a estabilidade da glicose, indicando possíveis benefícios como agente terapêutico para diabetes (Hosseinpour-Moghaddam; Caraglia; Sahebkar, 2018; Chen; Gibney, 2023).

Em plantas, a trealose desempenha um papel crucial na proteção contra estresses abióticos, como o déficit hídrico, frio, calor, salinidade e toxicidade por metais pesados. Notavelmente, plantas que aparentam estar secas e mortas têm a capacidade de se recuperar após reidratação, graças à capacidade da trealose de proteger moléculas e células contra danos irreversíveis. Pesquisas recentes destacam que o trealose pode regular o metabolismo, incluindo a regulação das vias de geração de energia e, especificamente nas plantas, a regulação da fotossíntese (Iordachescu; Imai, 2008; Vanaporn; Titball, 2020).

As propriedades aplicáveis deste composto têm despertado interesse dos pesquisadores, abrindo portas para inovações e potenciais benefícios em uma variedade de contextos industriais e científicos. Essa substância, que pode ser encontrada na natureza em plantas e microrganismos, destaca-se não apenas por suas aplicações atuais, mas também por

suas possíveis contribuições para o desenvolvimento futuro no campo da agricultura (Chen *et al.*, 2022).

2.3 ESTRESSES ABIÓTICOS E A TREALOSE

A trealose pode ser sintetizada em plantas em resposta aos estresses, resultando na síntese de uma quantidade baixa desse açúcar. Contudo, em algumas espécies vegetais essa produção não é eficiente para mitigar os efeitos negativos causados pelo estresse. Pesquisas estão sendo desenvolvidas para aumentar a quantidade desse composto nas plantas, e até o momento, a abordagem que tem apresentado melhores resultados envolve a aplicação externa dessa substância. Além disso, foi constatado que por meio da aplicação foliar, a trealose é absorvida pelos tecidos foliares e raízes, sendo também transportada para outras estruturas vegetais da planta (Ali; Ashraf, 2011; Samadi *et al.*, 2019; Alharby *et al.*, 2023).

De acordo com Shao *et al.* (2022), a trealose demonstrou eficácia ao aprimorar o crescimento das plantas, atuando como uma molécula sinalizadora e agente protetor contra os danos induzidos por diversos estresses abióticos, determinando alterações moleculares, bioquímicas e fisiológicas da planta, agindo como uma reguladora de expressão de genes diante desses desafios (Hassan *et al.*, 2023).

Suas contribuições abrangem a preservação das membranas celulares, a regulação adequada dos recursos hídricos, o controle estomático eficiente, a promoção de atividades fotossintéticas, a otimização da absorção de nutrientes, o acúmulo de osmólitos para enfrentar condições adversas, a ativação de proteínas essenciais e a desintoxicação das EROs. Essa multifuncionalidade da trealose fortalece de maneira significativa o sistema antioxidante da planta, conferindo maior tolerância contra estresses oxidativos (Shao *et al.*, 2022).

3 ARTIGO 1 - TREALOSE EXÓGENA MITIGA ESTRESSES ABIÓTICOS EM PLANTAS PELA MELHORA DA MORFOFISIOLOGIA: UMA META-ANÁLISE

RESUMO

De acordo com algumas pesquisas, a trealose desempenha um papel crucial na proteção contra estresses abióticos, como o déficit hídrico, salinidade, frio, calor e excesso de metais pesados. Embora existam numerosos estudos dispersos na literatura sobre o uso de moléculas com potencial bioestimulante, como a trealose, ainda faltam análises integradas que avaliem de forma quantitativa e sistemática a consistência desses efeitos. A realização dessa meta-análise é, portanto, fundamental para validar cientificamente esses resultados e fornecer uma base robusta para o desenvolvimento de novos produtos e inovações tecnológicas no setor agrícola e ambiental. Sendo assim, o objetivo deste estudo foi avaliar, por meio de uma meta-análise, se a aplicação exógena de trealose atenua os efeitos de estresses abióticos em plantas, bem como investigar os possíveis mecanismos morfofisiológicos envolvidos nessa resposta. Para isso, foi realizada uma busca sistemática de artigos científicos na base de dados *Web of Science*, os quais foram submetidos à meta-análise. Foram calculados o tamanho do efeito global e o efeito por moderadores (estresses abióticos e tipos de aplicação). Após o resultado de 659 registros e a etapa da triagem, obteve-se um conjunto final de 52 publicações elegíveis. As aplicações exógenas da trealose encontradas são via pulverização foliar, raiz e por pré-embebição de sementes. Pela meta-análise o efeito global leva a concluir que a trealose exógena aumenta os teores de amido, açúcares solúveis, prolina, pigmentos fotossintéticos e fluorescência da clorofila, melhora as atividades enzimáticas e não enzimáticas antioxidantes, aumenta as trocas gasosas foliares, status hídrico, além de diminuir os níveis de peroxidação lipídica, H_2O_2 e a permeabilidade da membrana. Em nível agrônomo a trealose melhora crescimento, desenvolvimentos de brotos, área foliar e rendimento de grãos. As evidências reunidas nesta meta-análise indicam que a trealose pode ser aplicada de forma exógena como indutora de tolerância aos estresses abióticos em plantas. Recomenda-se sua aplicação por pulverização foliar, na raiz ou por pré-embebição de sementes, visando mitigar os efeitos de estresses como déficit hídrico, salino, frio, calor e por metais pesados.

Palavras-Chave: bioestimulantes; osmoprotetor; seca; glucopiranosídeo; estresse térmico; toxicidade de metais.

1 INTRODUÇÃO

Durante seu ciclo de vida, as plantas se deparam com mudanças em fatores ambientais (Zhang et al., 2015), que podem se tornar estresse ou fatores de estresse. Um grande grupo de fatores de estresse são os estresses abióticos como déficit hídrico (seca), salinidade, temperaturas extremas (frio e calor) e excesso de metais pesados. Os estresses abióticos afetam negativamente o crescimento, a produtividade e a qualidade das produções agrícolas (Rehaman et al., 2021; Toledo et al., 2024), causando alterações morfofisiológicas e bioquímicas nas plantas, como danos aos fotossistemas e redução da fotossíntese, a redução no crescimento (raízes/caules/folhas), redução do potencial hídrico (status hídrico), o desequilíbrio entre a produção e neutralização de espécies reativas de oxigênio (EROs) levando ao excesso de EROs que acarreta a peroxidação lipídica das membranas, degradação de proteínas, de pigmentos e DNA (Rabêlo et al., 2019; Srivastava et al., 2021; Liu et al., 2022; Napieraj et al., 2023; Alhudhaibi et al., 2024; Zheng et al., 2024).

Considerando que os estresses abióticos representam um problema para a agricultura mundial, torna-se necessária a busca por estratégias que atenuem esses estresses nas plantas. Uma alternativa promissora é a aplicação de bioestimulantes, que, segundo a literatura científica disponível, englobam qualquer substância ou microrganismo utilizados em plantas com o intuito de aliviar os efeitos dos estresses abióticos, melhorar a produção desses vegetais e otimizar a eficiência nutricional, independentemente da disponibilidade de nutrientes (Du Jardin, 2015; Mackiewicz-Walec and Olszewska, 2023; Shrivastava et al., 2023).

Estudos recentes têm fornecido evidências que enfatizam a importância do açúcar trealose como uma aliada significativa nesse contexto (Portugal et al., 2021; Raza et al., 2024). A trealose, um dissacarídeo não redutor formada por duas moléculas de glicose unidas por uma ligação α,α -1,1-glicosídica (Han et al., 2024; Wang et al., 2025). Esse açúcar está presente em diferentes organismos, abrangendo plantas, invertebrados e alguns microrganismos, como bactérias e fungos (Raza et al., 2024). Esse dissacarídeo é conhecido por desempenhar um papel relevante como um possível osmoprotetor, contribuindo para a estabilização de enzimas, proteínas e membranas em situações adversas (Hassan et al., 2023; Luo et al., 2021).

Sua síntese nas plantas constitui uma via que é composta por duas etapas (Figura 1) sendo que na primeira etapa, a trealose-6-fosfato sintase (TPS) catalisa a transferência de glicose da UDP-glicose (UDPG) para a glicose-6-fosfato (G6P), resultando na formação de

trealose-6-fosfato (T6P). Na segunda etapa, a Trealose-6-fosfato fosfatase (TPP) desfosforila o T6P, gerando a trealose livre (Acosta-Pérez et al., 2020; Raza et al., 2024).

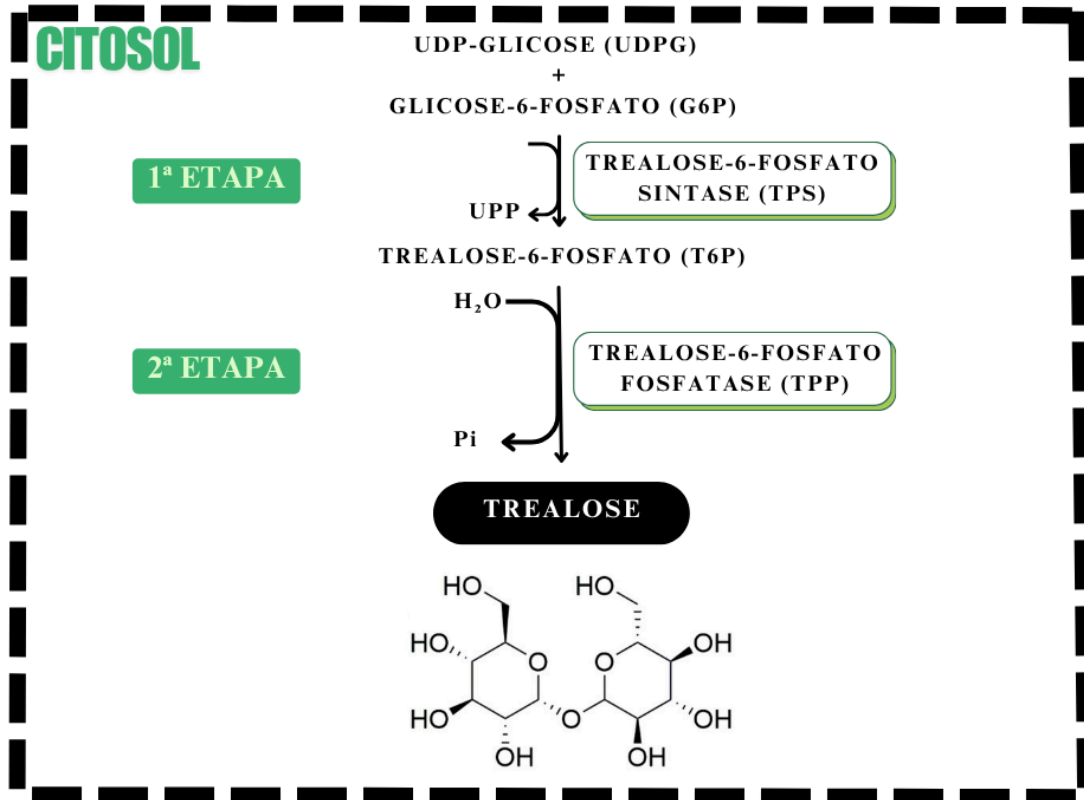


Figura 1. Ilustração da via de biossíntese da trealose em duas etapas.

De acordo com algumas pesquisas, a trealose desempenha um papel crucial na proteção contra estresses abióticos, como o déficit hídrico, salinidade, frio, calor e toxicidade por metais pesados, mas não há na literatura nenhuma análise estatística robusta que mostre essa significância global. Notavelmente, plantas que aparentam estar secas e mortas têm a capacidade de se recuperar após reidratação, graças à capacidade da trealose de proteger moléculas e células contra danos irreversíveis (Vanaporn and Titball, 2020).

A trealose pode ser sintetizada em plantas em resposta aos estresses, resultando na síntese de uma quantidade baixa desse açúcar. Contudo, em algumas espécies essa produção não é eficiente para mitigar os efeitos negativos causados pelo estresse. Pesquisas estão sendo desenvolvidas para aumentar a quantidade desse composto nas plantas, e até o momento, a abordagem que tem apresentado melhores resultados envolve a administração externa dessa substância, que pode ser absorvida pelos tecidos foliares, radiculares e sementes (Ali and Ashraf, 2011; Samadi et al., 2019; Alharby et al., 2023; Abdallah et al., 2016).

Comumente, a aplicação exógena da trealose é realizada através da aplicação na raiz em solução nutritiva ou diretamente no solo, pela pulverização foliar e pela pré-embebição de sementes (Luo et al., 2021; Alhudhaibi et al., 2024; Elkelish et al. 2024).

Pesquisas mostraram que a aplicação externa da trealose melhora a tolerância das plantas contra os estresses. Em estudos realizados com o milho, trigo e quiabo em condições de déficit hídrico e salino, após a aplicação foliar, na raiz e por pré-embebição de sementes dessa substância, foram observados resultados como o aumento da atividade de enzimas antioxidantes e de substâncias do ajuste osmótico (Portugal et al., 2021; Alhudhaibi et al., 2024; Wang et al., 2025). Nesse sentido os trabalhos envolvendo aplicação exógena da trealose são muito recentes, e a busca da confirmação do seu benefício é urgente a fim de favorecer futuramente novos trabalhos e até a indústria de bioestimulantes. Vale ressaltar que a trealose é passível de alteração química como já realizada em algumas vezes (Ambrósio et al., 2020), mas muito pouco para aplicação em plantas. Assim é importante estudar e comprovar sua eficiência.

Diante do exposto, o objetivo deste estudo foi verificar através de uma meta-análise se a trealose ameniza os efeitos dos estresses abióticos nas plantas. Algumas questões que tentamos responder com esse trabalho, incluem: A trealose mitiga significativamente os estresses abióticos em plantas? Quais as respostas morfofisiológicas são induzidas em plantas submetidas a estresse abiótico quando tratadas com trealose exógena?

2 MATERIAIS E MÉTODOS

A meta-análise pode ser caracterizada como um resumo quantitativo de domínios de pesquisa e envolve um conjunto de métodos estatísticos quantitativos, projetados para comparar e sintetizar os resultados de estudos específicos abordando a mesma questão de pesquisa (Arnqvist and Wooster, 1995; Koricheva and Gurevitch, 2014). Após analisarem as bases digitais disponíveis para a identificação dos estudos elegíveis, os autores optaram pelo uso da Web of Science, reconhecida por sua ampla cobertura nas áreas de Ciências Agrárias e Ambientais. Essa base se destaca pela seleção criteriosa de periódicos e pela inclusão de literatura científica de alto impacto, garantindo qualidade nos resultados da revisão (Koutsos et al., 2019).

Sendo assim, para a realização deste estudo, inicialmente foi feito uma busca avançada na base de dados *Web of Science* (Clarivate, 2024) onde foi possível fazer uma identificação

de estudos dentro do tema, “o efeito da trealose em plantas sob condições de estresse abiótico”, a pesquisa foi realizada no dia 09 de julho de 2024. Para auxiliar a busca, foram utilizadas as palavras-chave: (“trehalose”) AND (“abiotic stress” OR “salt stress” OR “salinity stress” OR “hydric stress” OR “flooding stress” OR “drought stress” OR “temperature stress” OR “cold stress” OR “cold shock stress” OR “hot stress” OR “heavy metal stress” OR “trace element stress”) NOT (“trehalose-6-phosphate”), resultando em 659 registros.

Para a etapa seguinte, os artigos foram exportados no formato “RIS” e a análise de duplicidade foi realizada no *End Note* (Clarivate, 2020), não sendo identificadas duplicatas. Em seguida, os artigos foram anexados no aplicativo Web denominado *Rayyan* (Ouzzani et al., 2016), onde foi possível realizar a triagem através do método de revisão por pares duplo-cega (Parmanne et al., 2023) e selecionar os artigos com base na leitura do título e resumo. Essa etapa inicial de filtragem resultou em 61 artigos para a próxima fase. Em uma revisão mais detalhada, verificou-se que 9 artigos não se adequaram aos critérios para a meta-análise, pois trabalhavam com fungos e cianobactérias, resultando em um conjunto final de 52 publicações consideradas apropriadas. Como critérios de inclusão para esta meta-análise, foram selecionados artigos que compararam grupos de plantas expostas a estresses abióticos (grupo controle) com grupos tratados com trealose aplicada de forma exógena para a mitigação desses estresses. Como critério de exclusão, foram removidos os artigos que apresentavam substâncias combinadas, sem mostrar o efeito da trealose de forma isolada. Neste estudo, o intervalo de tempo não foi adotado como critério de inclusão e exclusão. Os resultados encontrados na busca da revisão sistemática da literatura estão descritos no diagrama abaixo (Figura 2).

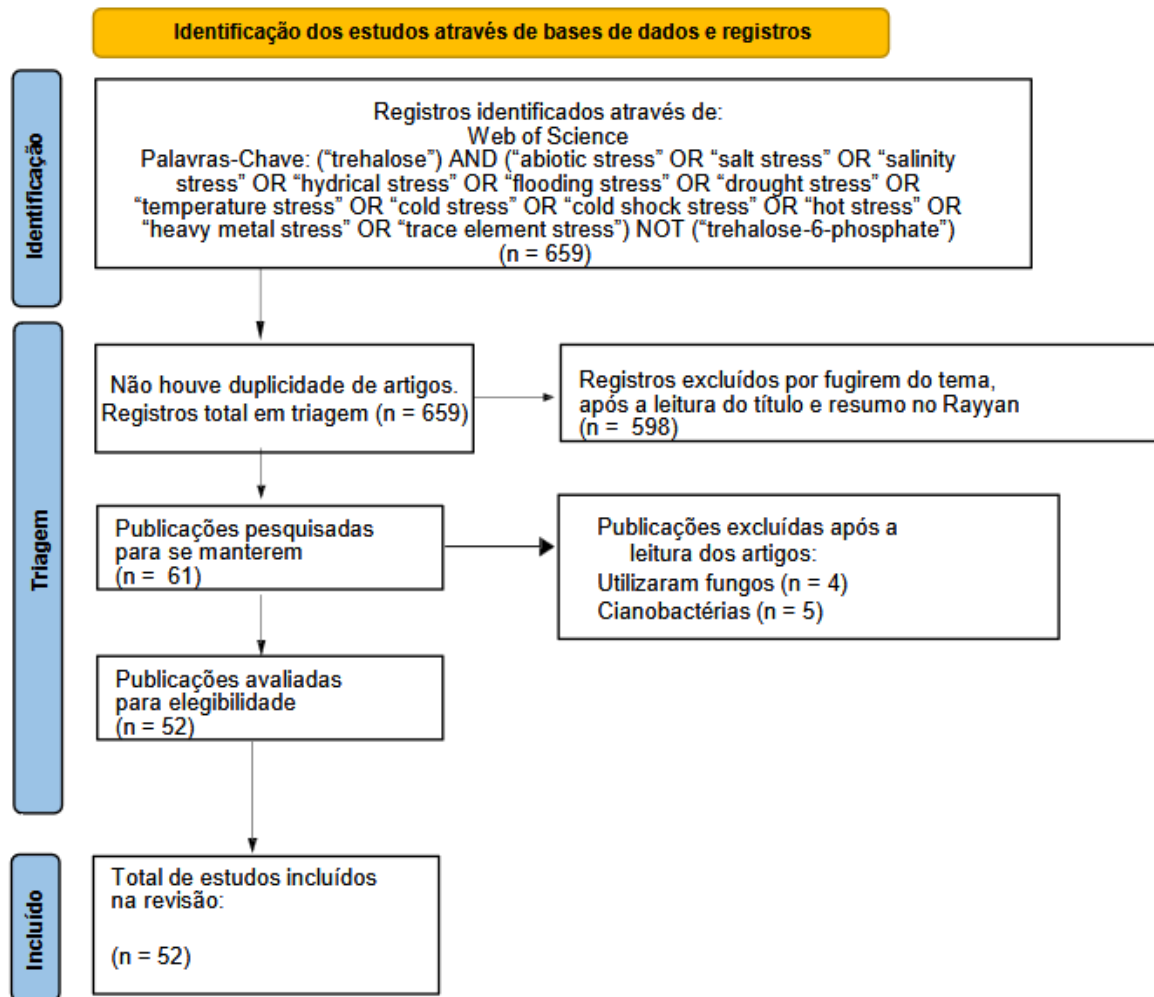


Figura 2. Diagrama de Prisma com dados da revisão sistemática da literatura.

Feito a seleção dos estudos, os dados foram registrados em planilhas no *Microsoft Excel* (Microsoft Corporation, 2019), para auxiliar na extração dos dados apresentados em gráficos, foi utilizada a ferramenta online denominada *Plotdigitizer* (Hari, 2024).

Durante esse processo, foram coletadas as informações dos estudos, incluindo título, autores, ano de publicação, espécie das plantas e a concentração de trealose aplicada (Tabela 1).

Tabela 1. Lista dos artigos que foram utilizados nesta meta-análise com informações sobre o ano de publicação, espécie vegetal estudada, concentração de trealose aplicada e o tipo de aplicação.

Número do artigo	Ano	Autores	Título	Espécie	Concentração de trealose aplicada	Tipo de aplicação
1	2024	Alhudhaibi et al.	Enhancing salt stress tolerance in wheat (<i>Triticum aestivum</i>) seedlings: insights from trehalose and mannitol	<i>Triticum aestivum</i> L.	10 mM	Pré-embebição de sementes
2	2016	Abdallah et al.	Alleviation of the adverse effects of salinity stress using trehalose in two rice varieties	<i>Oriza sativa</i> L.	25 mM	Pré-embebição de sementes
3	2023	Changxia Li et al.	Trehalose alleviates the inhibition of adventitious root formation caused by drought stress in cucumber through regulating ROS metabolism and activating trehalose and plant hormone biosynthesis	<i>Cucumis sativus</i>	1, 2, 5 e 10 mM	Raiz
4	2012	Noppawan Nounjan et al.	Exogenous proline and trehalose promote recovery of rice seedlings from salt-stress and differentially modulate antioxidant enzymes and expression of related genes	<i>Oriza sativa</i> L.	10 mM	Raiz
5	2023	Yandong Yao et al.	Crucial roles of trehalose and 5-azacytidine in alleviating salt stress in tomato: Both synergistically and independently	<i>S. Lycopersicum</i> L.	5, 10, 15 e 20 mM	Foliar
6	2022	Firdos Kosar et al.	Trehalose-Induced Regulations in Nutrient Status and Secondary Metabolites of Drought-Stressed Sunflower (<i>Helianthus annuus</i> L.) Plants	<i>Helianthus annuus</i> L.	10, 20 e 30 mM	Foliar
7	2021	Faisal Zulfiqar et al.	Foliar Application of Trehalose or 5-Aminolevulinic Acid Improves Photosynthesis and Biomass Production in Drought Stressed <i>Alpinia zerumbet</i>	<i>Alpinia zerumbet</i>	25 mM	Foliar

8	2020	Firdos Kosar et al.	Impact of exogenously applied trehalose on leaf biochemistry, achene yield and oil composition of sunflower under drought stress	<i>Helianthus annuus L.</i>	10, 20 e 30 mM	Foliar
9	2022	Yan Yang et al.	Trehalose alleviates salt tolerance by improving photosynthetic performance and maintaining mineral ion homeostasis in tomato plants	<i>Solanum lycopersicum</i>	10 mM	Foliar
10	2021	Faisal Zulfiqar et al.	Application of Trehalose and Salicylic Acid Mitigates Drought Stress in Sweet Basil and Improves Plant Growth	<i>O. basilicum L.</i>	30 mM	Foliar
11	2020	Tao Liu et al.	H ₂ O ₂ and NO are involved in trehalose-regulated oxidative stress tolerance in cold-stressed tomato plants	<i>Solanum lycopersicum cv.</i>	10 mM	Foliar
12	2012	N. Nounjan e P. Theerakulpisut	Effects of exogenous proline and trehalose on physiological responses in rice seedlings during salt-stress and after recovery	<i>Oryza sativa L.</i>	10 mM	Raiz
13	2014	Lei Yang et al.	Exogenous trehalose largely alleviates ionic unbalance, ROS burst, and PCD occurrence induced by high salinity in Arabidopsis seedlings	<i>Arabidopsis thaliana</i>	0,5, 1, e 5 mM	Raiz
14	2019	Tasnim Farha Bhuiyan et al.	Mitigation of PEG-induced drought stress in rapeseed (<i>Brassica rapa L.</i>) by exogenous application of osmolytes	<i>Brassica rapa L.</i>	0,5 mM	Raiz
15	2011	Ali, Q e Ashraf, M	Induction of Drought Tolerance in Maize (<i>Zea mays L.</i>) due to Exogenous Application of Trehalose: Growth, Photosynthesis, Water Relations and Oxidative Defence Mechanism	<i>Zea mays L.</i>	30 mM	Foliar
16	2024	Amr Elkelish et al.	Alleviating chromium-induced	<i>Vigna radiata</i>	1 e 5 mM	Foliar

			oxidative stress in <i>Vigna radiata</i> through exogenous trehalose application: insights into growth, photosynthetic efficiency, mineral nutrient uptake, and reactive oxygen species scavenging enzyme activity enhancement			
17	2023	Akhil Mohanan et al.	Trehalose accumulation enhances drought tolerance by modulating photosynthesis and ROS-antioxidant balance in drought sensitive and tolerant rice cultivars	<i>Oriza sativa</i>	50 mM	Foliar
18	2016	Muhammad Shahbaz et al.	Foliar-applied trehalose modulates growth, mineral nutrition, photosynthetic ability, and oxidative defense system of rice (<i>Oryza sativa L.</i>) under saline stress	<i>Oriza sativa L.</i>	10 e 20 mM	Foliar
19	2022	Md. Nurjamal Islam et al.	Osmolyte-induced water deficit stress mitigation during panicle initiation stage in transplanted rice (<i>Oryza sativa L.</i>)	<i>Oryza sativa L.</i>	10 mM	Foliar
20	2023	Xin Wei et al.	Metabonomics Reveals the Mechanism of Trehalose Protecting <i>Catharanthus roseus</i> Against Low-Temperature	<i>Catharanthus roseus</i>	5, 10 e 20 mM	Raiz
21	2019	Soheila Samadi et al.	Exogenous trehalose alleviates the inhibitory effects of salt stress in strawberry plants	<i>Fragaria × ananassa Duch</i>	10 e 30 mM	Raiz
22	2018	Firdos Kosar et al.	Trehalose-induced improvement in growth, photosynthetic characteristics and levels of some key osmoprotectants in sunflower (<i>Helianthus annuus L.</i>) under drought stress	<i>Helianthus annuus L.</i>	10, 20 e 30 mM	Foliar
23	2015	Nudrat Aisha Akram et al.	Trehalose pretreatment induces drought tolerance in radish (<i>Raphanus sativus L.</i>)	<i>Raphanus sativus L.</i>	25 mM	Pré-embebição de sementes

			plants: some key physio-biochemical traits			
24	2014	Mohammad Golam Mostofa et al.	Trehalose pretreatment induces salt tolerance in rice (<i>Oryza sativa L.</i>) seedlings: oxidative damage and co-induction of antioxidant defense and glyoxalase systems	<i>Oryza sativa L.</i>	10 mM	Raiz
25	2015	Nudrat Aisha Akram et al.	Exogenous application of trehalose alters growth, physiology and nutrient composition in radish (<i>Raphanus sativus L.</i>) plants under water-deficit conditions	<i>Raphanus sativus L.</i>	25 e 50 mM	Foliar
26	2015	Sidra Shafiq et al.	Does exogenously-applied trehalose alter oxidative defense system in the edible part of radish (<i>Raphanus sativus L.</i>) under water-deficit conditions?	<i>Raphanus sativus L.</i>	25 e 50 mM	Foliar
27	2022	Abida Abid e Muhammad Shahbaz.	Influence of Exogenously Applied Trehalose on Morphological and Physiological Traits of Flax (<i>Linum usitatissimum</i>) Plant Under Water Shortage Conditions	<i>Linum usitatissimum L.</i>	10 e 20 mM	Foliar
28	2023	Shaistul Islam et al.	Salicylic acid and trehalose attenuate salt toxicity in <i>Brassica juncea L.</i> by activating the stress defense mechanism	<i>Brassica juncea L.</i>	10 mM	Foliar
29	2012	Qasim Ali et al.	Trehalose-Induced Changes in Seed Oil Composition and Antioxidant Potential of Maize Grown Under Drought Stress	<i>Zea Mays L.</i>	30 mM	Foliar
30	2018	Y Luo et al.	Exogenously-Supplied Trehalose Provides Better Protection for D1 Protein in Winter Wheat under Heat Stress	<i>Triticum aestivum L.</i>	1,5 mM	Raiz
31	2005	Hanhong Bae et al.	Exogenous trehalose alters <i>Arabidopsis</i>	<i>Arabidopsis thaliana (L.)</i>	30 mM	Raiz

			transcripts involved in cell wall modification, abiotic stress, nitrogen metabolism, and plant defense			
32	2021	Yin Luo et al.	Physiological and Transcriptomic Analyses Reveal Exogenous Trehalose Is Involved in the Responses of Wheat Roots to High Temperature Stress	<i>Triticum aestivum</i> L.	0,5 mM	Raiz
33	2021	Zimeng Liang et al.	Trehalose can alleviate decreases in grain number per spike caused by low-temperature stress at the booting stage by promoting floret fertility in wheat	<i>Triticum aestivum</i>	1, 10 e 50 mM	Foliar
34	2022	Yin Luo et al.	Transcriptomic and Metabolomic Analyses of the Effects of Exogenous Trehalose on Heat Tolerance in Wheat	<i>Triticum aestivum</i> L.	0,5 mM	Raiz
35	2024	Shizhong Zheng et al.	Physiological and Transcriptome Analyses Reveal the Protective Effect of Exogenous Trehalose in Response to Heat Stress in Tea Plant (<i>Camellia sinensis</i>)	<i>Camellia sinensis</i>	2,5, 5, e 10 mM	Foliar
36	2021	De Novais Portugal et al.	A mixture of trehalose derivatives stimulates the antioxidant system and improves photosynthetic efficiency in maize under water deficit	<i>Zea mays</i> L.	28 mM	Foliar
37	2022	Sadia Rehman et al.	Exogenously Applied Trehalose Augments Cadmium Stress Tolerance and Yield of Mung Bean (<i>Vigna radiata</i> L.) Grown in Soil and Hydroponic Systems through Reducing Cd Uptake and Enhancing Photosynthetic Efficiency and Antioxidant Defense Systems	<i>Vigna radiata</i> L.	15 e 30 mM	Foliar
38	2024	Sadia Zafar et al.	Insights into trehalose mediated physiological	<i>Zea mays</i> L.	30 mM	Foliar

			and biochemical mechanisms in <i>Zea mays L.</i> under chromium stress			
39	2020	A. S. Ambrósio et al.	A mixture of trehalose derivatives mitigates the adverse effects of water deficits in maize: an analysis of photosynthetic efficiency	<i>Zea mays L.</i>	28 mM	Foliar
40	2022	Tao Liu et al.	Abscisic acid involved in trehalose improved melon photosynthesis via regulating oxidative stress tolerance and cell morphology structure under cold stress	<i>Cucumis melo. L</i>	10 mM	Foliar
41	2019	Da-Qiu Zhao et al.	Exogenous trehalose confers high temperature stress tolerance to herbaceous peony by enhancing antioxidant systems, activating photosynthesis, and protecting cell structure	<i>Paeonia lactiflora Pall.</i>	30 mM	Foliar
42	2019	Wenqing Yu et al.	ABA signaling rather than ABA metabolism is involved in trehalose-induced drought tolerance in tomato plants	<i>Solanum lycopersicum</i>	15 mM	Foliar
43	2020	Yingying Feng e Lujuan Cai	Research on the Regulatory Mechanism of Trehalose in <i>Mentha Citrata's</i> Resistance to Drought	<i>Mentha citrata's</i>	1,46 mM	Foliar
44	2023	Esmaeel Kaboosi et al.	Combined Effect of Trehalose and <i>Serendipita indica</i> Inoculation Might Participate in <i>Solanum lycopersicum</i> Induced Cold Tolerance	<i>Solanum lycopersicum L.</i>	25 mM	Foliar
45	2014	Bowen Chang et al.	The improved resistance to high salinity induced by trehalose is associated with ionic regulation and osmotic adjustment in <i>Catharanthus roseus</i>	<i>Catharanthus roseus</i>	10, 30 e 50 mM	Raiz
46	2010	Y. LUO et al.	Exogenously-supplied trehalose protects thylakoid membranes of winter wheat from	<i>Triticum aestivum L.</i>	1,5 mM	Raiz

			heat-induced damage			
47	2018	Heba I Mohamed et al.	Mitigation the harmful effect of salt stress on physiological, biochemical and anatomical traits by foliar spray with trehalose on wheat cultivars	<i>Triticum aestivum L.</i>	10 mM	Foliar
48	2021	Tao Liu et al.	Trehalose triggers hydrogen peroxide and nitric oxide to participate in melon seedlings oxidative stress tolerance under cold stress	<i>Cucumis melo L.</i>	10 mM	Foliar
49	2019	Md. Motiar Rohman et al.	Trehalose Protects Maize Plants from Salt Stress and Phosphorus Deficiency	<i>Zea mays L.</i>	10 mM	Raiz
50	2022	Bingyan Li et al.	Combined physiological and metabolomic analysis reveals the effects of different biostimulants on maize production and reproduction	<i>Zea mays L.</i>	0,29 mM	Foliar
51	2020	Roussos, P. A. et al.	Strawberry physiological and biochemical responses to chilling and freezing stress and application of alleviating factors as countermeasures	<i>Fragaria × ananassa</i>	20 mM	Foliar
52	2023	Felisberto Amaral Soares et al.	Exogenous trehalose application in rice to mitigate saline stress at the tillering stage	<i>Oryza sativa L.</i>	0,50, 100 e 150 mM	Foliar

Os estresses abordados foram: déficit hídrico (n = 20 artigos), salinidade (n = 15 artigos), térmico (n = 9 artigos – frio; n = 5 artigos – calor), metais pesados (n = 2 artigos – cromo; n = 1 artigo – cádmio), enquanto os métodos de aplicação abordados incluíram: aplicação foliar (n = 34 artigos), aplicação na raiz (n = 15 artigos) e pré-embebição das sementes (n = 3 artigos). Sendo que neste estudo, a aplicação via raiz envolveu tanto o tratamento por meio da solução nutritiva quanto em sistema de irrigação dos solos.

Após a definição dos moderadores tipo de estresse abiótico e método de aplicação, os parâmetros avaliados foram divididos em seis categorias:

- 1) Parâmetros das Enzimas Antioxidantes: ascorbato peroxidase (APX), catalase (CAT), superóxido dismutase (SOD) e peroxidase (POD).
- 2) Teores de Macro e Micromoléculas: aminoácidos, prolina, açúcar solúvel total, trealose, carboidratos (amido), proteínas, fenóis, tocoferóis, ácido ascórbico e glicina-betaína.
- 3) Teores de pigmentos fotossintéticos e fluorescência da clorofila *a*: i-teores de clorofila A, clorofila B, clorofila total, carotenóides; e eficiência do fotossistema II (Fv/Fm) e quenching fotoquímico (qP).
- 4) Status hídrico das plantas e trocas gasosas foliares: taxa fotossintética, condutância estomática, transpiração, concentração intercelular de CO₂, conteúdo relativo de água (RWC) e eficiência do uso de água (WUE).
- 5) Parâmetros da Integridade da membrana lipídica e teor de EROS: peroxidação lipídica, teor de H₂O₂ e permeabilidade da membrana.
- 6) Parâmetros de Crescimento e produtividade: tamanho do broto, peso fresco do broto, peso seco do broto, comprimento da raiz, peso fresco da raiz, altura da planta, área foliar, número de perfilhos, peso de 100 grãos, rendimento de grãos e número de folhas.

Para examinar o tamanho do efeito do tratamento com trealose, utilizou-se a metodologia de Diferença de Médias Padronizada (*d*) obtida da seguinte equação:

$$d = (X1 - X2) / \text{Swithin}$$

Onde X1 é a média do tratamento (trealose), X2 é a média do controle (estresse abiótico), Swithin é o parâmetro de desvio padrão, que considera os valores do desvio padrão e do número de repetições no controle e tratamento.

Essa metodologia é usada, principalmente em casos em que as unidades de medida são diferentes de estudo para estudo. A diferença de médias padronizada pode ser estimada pela divisão da diferença das médias dos estudos pelo seu desvio padrão, e assim os trabalhos podem ser comparados entre si. Essa estimativa é conhecida por *d* de Cohen (Rubinstein and Keynan, 2014).

Após a realização do teste de heterogeneidade, o modelo de efeito aleatório com o método de Dersimonian e Laird foi usado para calcular o tamanho do efeito global (Dersimonian and Laird, 1986). O modelo de efeitos aleatórios é usado quando são combinados vários estudos que têm o mesmo objetivo, mas que não foram conduzidos da mesma forma. Assim, é possível comparar os resultados com outros grupos, o que torna a análise mais abrangente (Rodrigues and Ziegelmann, 2010).

Foram utilizados os parâmetros que apresentaram o número mínimo de casos ($n = 10$) e a quantidade mínima de artigos ($n = 3$) para assegurar a robustez dos dados, sendo o restante dos parâmetros excluídos.

Valores positivos de d indicam que o tratamento utilizando a trealose foi benéfico, contribuindo na mitigação dos estresses abióticos, enquanto valores negativos indicam o oposto. Exceto para peroxidação lipídica, peróxido de hidrogênio e permeabilidade da membrana, em que valores negativos de d indicam que os tratamentos contribuíram para a promoção da tolerância ao estresse, enquanto valores positivos sugerem efeito contrário. Valores mínimo e máximo foram obtidos para cada caso para indicar se o estudo foi significativo.

A meta-análise foi conduzida no software Launch Open Meta Analyst, com nível de significância de 5% (Wallace et al., 2009; Da Cunha Neto et al., 2020).

3 RESULTADOS

Considerando os critérios de inclusão e exclusão, foram selecionados 52 artigos, publicados entre 2005 e 2024, que investigaram os efeitos da aplicação exógena de trealose, em concentrações variando de 0,29 a 150 mM (Tabela 1), em plantas submetidas a diferentes tipos de estresses abióticos, como estresse hídrico, salino, térmico e por metais pesados.

Avaliando o efeito global, é evidente que a trealose resulta em significativos valores positivos para a maioria dos parâmetros avaliados com exceção do peso de 100 grãos, quenching não fotoquímico, peroxidação lipídica, permeabilidade de membrana e teor de H_2O_2 (Figura 3). O tamanho do efeito global e os moderadores, serão apresentados separadamente a seguir.

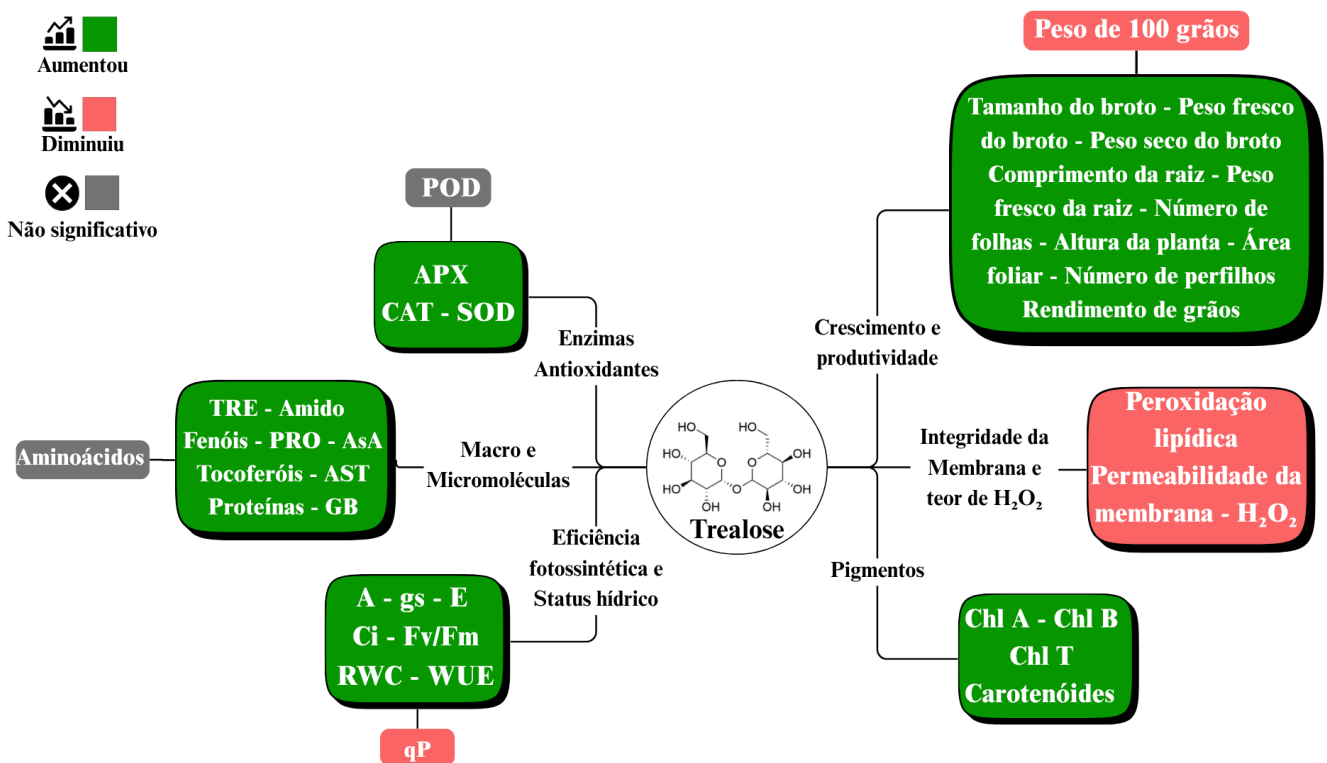


Figura 3. Esquema mostrando os efeitos resumidos do tamanho do efeito global de todos os parâmetros analisados. POD - Peroxidase; APX - Ascorbato peroxidase; CAT - Catalase; SOD - Superóxido dismutase; TRE - Trealose; PRO - Prolina; AsA - Ácido ascórbico; AST - Açúcar solúvel total; GB - Glicina-betaína; A - Taxa fotossintética; gs - Condutância estomática; Ci - Concentração intercelular de CO₂; Fv/Fm - eficiência do fotossistema II; RWC - Teor relativo de água; WUE - Eficiência do uso da água; qP - Quenching fotoquímico; Chl A - Clorofila A; Chl B - Clorofila B; Chl T - Clorofila Total; H₂O₂ - Peróxido de hidrogênio.

3.1 A trealose exógena melhora as atividades enzimáticas antioxidantes

A trealose exógena melhorou as atividades enzimáticas antioxidantes (APX, CAT, SOD e POD), aumentando a atividade de APX através da aplicação na raiz e em condições de estresse térmico (frio) e de metais pesados. Observou-se também um aumento nas concentrações de CAT, através da aplicação foliar e por pré-embebição das sementes, e sob os estresses de déficit hídrico, frio e por metais pesados. Na atividade da SOD, foi possível avaliar os resultados dos moderadores aplicação foliar e os estresses déficit hídrico e salino, em todos os casos os resultados foram positivos, indicando que a trealose foi benéfica. Além disso, foi constatado um aumento nos níveis de POD sob condições de déficit hídrico. Estes

mesmos resultados positivos podem ser observados no efeito global das enzimas, com exceção da POD, que não apresentou valores significativos (Tabela 2).

Tabela 2. Tamanho do efeito global e efeitos por moderadores para parâmetros das enzimas antioxidantes nas plantas expostas a estresses abióticos com aplicação da trealose.

Parâmetro	Efeito global				Efeito por moderadores				
	Tamanho do efeito	Valor mínimo	Valor máximo	I ²	Moderador	Tamanho do efeito	Valor mínimo	Valor máximo	I ²
Ascorbato peroxidase (APX)	6.076	2.360	9.792	100%	aplicação na raiz	0.012	0.002	0.022	96.74%
					estresse térmico - frio	7.981	1.440	14.521	100%
					metais pesados	0.812	0.549	1.075	98.08%
Catalase (CAT)	1.226	1.010	1.441	99.95%	aplicação foliar	0.757	0.483	1.030	99.96%
					pré-embebição das sementes	10.208	6.562	13.854	99.33%
					déficit hídrico	0.457	0.367	0.547	97.08%
					estresse térmico - frio	5.478	4.286	6.671	99.99%
					metais pesados	0.240	0.164	0.317	97.75%
Superóxido dismutase (SOD)	1.439	1.285	1.593	99.99%	aplicação foliar	4.907	3.606	6.208	99.99%
					déficit hídrico	3.216	2.225	4.206	98.5%
					estresse salino	0.623	0.352	0.895	99.19%
Peroxidase (POD)	3.911 ^{ns}	-0.138	7.960	100%	déficit hídrico	12.078	9.189	14.968	97.47%

*ns - dados não significativos.

3.2 A trealose exógena melhora os teores de macro e micromoléculas nas plantas

Em relação aos parâmetros de macro e micromoléculas, o efeito global foi significativo, apresentando valores positivos em prolina, açúcar solúvel total, trealose, amido, proteínas, fenóis, tocoferóis, ácido ascórbico e glicina-betaína. O parâmetro teor de aminoácidos não apresentou valores significativos no efeito global (Tabela 3).

Para os moderadores, os resultados demonstraram que a aplicação foliar da trealose foi benéfica em aminoácidos, proteínas e fenóis. Quanto à glicina-betaína e os açúcares solúveis totais, esses foram alterados pela aplicação foliar em plantas e sob estresses de déficit hídrico e salino. Os açúcares solúveis totais apresentaram valores positivos em déficit hídrico e salino, enquanto a glicina-betaína exibiu valores negativos em estresse salino e positivos em déficit hídrico. Constatou-se também um aumento no nível de prolina, após a avaliação dos moderadores aplicação foliar e déficit hídrico. Os níveis de trealose endógena e do amido

também aumentaram, em ambos, foram avaliados os moderadores aplicação foliar e estresse salino. Observou-se o mesmo efeito positivo para ácido ascórbico, através da análise dos moderadores aplicação foliar e déficit hídrico. Em tocoferóis, foi possível mensurar apenas déficit hídrico, o qual também apresentou resultados significativos e positivos (Tabela 3).

Tabela 3. Tamanho do efeito global e efeitos por moderadores para parâmetros de macro e micromoléculas de plantas expostas a estresses abióticos com aplicação da trealose.

Parâmetro	Efeito global				Efeito por moderadores				
	Tamanho do efeito	Valor mínimo	Valor máximo	I ²	Moderador	Tamanho do efeito	Valor mínimo	Valor máximo	I ²
Aminoácidos	0.239 ^{ns}	-0.054	0.531	53.36%	aplicação foliar	0.239	0.031	0.446	33.22%
Prolina	1.265	0.995	1.535	99.91%	aplicação foliar	2.177	1.820	2.535	99.92%
					déficit hídrico	1.952	1.140	2.764	98.34%
Açúcares solúveis totais	5.134	4.021	6.247	99.99%	aplicação foliar	2.942	1.719	4.165	100%
					déficit hídrico	11.935	6.512	17.358	97.49%
					estresse salino	8.775	7.318	10.231	100%
Trealose	2.217	1.959	2.475	99.66%	aplicação foliar	0.940	0.760	1.119	99.4%
					estresse salino	25.247	22.931	27.563	99.69%
Amido	3.518	2.747	4.289	96.18%	aplicação foliar	2.208	1.621	2.795	93.47%
					estresse salino	20.957	12.633	29.282	94.94%
Proteínas	3.291	1.274	5.309	100%	aplicação foliar	3.286	1.005	5.567	100%
Fenóis	0.916	0.188	1.645	99.97%	aplicação foliar	1.076	0.286	1.866	99.97%
Tocoferóis	30.522	3.068	57.977	96.28%	déficit hídrico	30.522	3.068	57.977	96.28%
Ácido ascórbico	1.136	0.829	1.444	97.09%	aplicação foliar	1.357	1.045	1.669	97.34%
					déficit hídrico	0.990	0.678	1.301	96.58%
Glicina-betaína	0.902	0.470	1.333	97.28%	aplicação foliar	1.147	0.697	1.598	97.6%
					déficit hídrico	9.514	7.280	11.747	96.69%
					estresse salino	-1.298	-1.870	-0.726	97.7%

*ns - dados não significativos.

3.3 A trealose exógena melhora a eficiência máxima dos fotossistemas e o conteúdo de clorofila nas folhas

Em clorofila total, clorofila a e b, carotenóides e eficiência do fotossistema II (Fv/Fm) os valores do efeito global foram positivos. Somente o parâmetro quenching fotoquímico (qP) apresentou valores negativos (Tabela 4).

Com a aplicação foliar da trealose, os níveis de clorofila total, clorofila A e B e carotenóides foram significativamente aumentados em comparação ao controle. Clorofila A e B, também apresentaram resultados positivos sob os estresses de déficit hídrico e salino, em clorofila total foi possível analisar somente sob estresse salino. Em Fv/Fm e qP, avaliou-se apenas o moderador: aplicação foliar, e os resultados de Fv/Fm foram positivos, já em qP foram negativos (Tabela 4).

Tabela 4. Tamanho do efeito global e efeitos por moderadores para parâmetros de teores de pigmentos fotossintéticos e fluorescência da clorofila *a*, das plantas expostas a estresses abióticos com aplicação da trealose.

Parâmetro	Efeito global				Efeito por moderadores				
	Tamanho do efeito	Valor mínimo	Valor máximo	I ²	Moderador	Tamanho do efeito	Valor mínimo	Valor máximo	I ²
Clorofila A	0.538	0.449	0.627	98.43%	aplicação foliar	0.385	0.295	0.475	98.35%
					déficit hídrico	0.175	0.080	0.270	98.03%
					estresse salino	1.222	0.867	1.578	99.01%
Clorofila B	0.307	0.261	0.352	98.25%	aplicação foliar	0.205	0.170	0.240	96.66%
					déficit hídrico	0.058	0.036	0.081	84.61%
					estresse salino	0.808	0.465	1.151	98.4%
Clorofila total	0.756	0.648	0.864	98.98%	aplicação foliar	0.762	0.638	0.886	99.08%
					estresse salino	1.338	0.995	1.681	99.04%
Carotenóides	0.158	0.103	0.213	98.76%	aplicação foliar	0.073	0.018	0.129	98.87%
Fv/Fm	0.054	0.026	0.082	97.83%	aplicação foliar	0.054	0.023	0.085	98.07%
qP	-0.084	-0.145	-0.024	99.26%	aplicação foliar	-0.084	-0.145	-0.024	99.26%

Foram representados apenas os dados significativos.

3.4 A trealose exógena beneficia os parâmetros de status hídrico e troca gasosas foliares das plantas

Para os parâmetros taxa fotossintética, condutância estomática, transpiração, concentração intercelular de CO₂, teor relativo de água (RWC) e eficiência do uso da água (WUE), o efeito global foi significativo e benéfico (Tabela 5).

Na avaliação por moderadores, em taxa fotossintética, condutância estomática e transpiração, os moderadores: aplicação foliar, déficit hídrico e salino apresentaram resultados positivos, o mesmo foi observado para aplicação foliar e déficit hídrico em concentração intercelular de CO₂. Os resultados de RWC demonstraram que o uso da trealose apresentou efeitos positivos, sendo avaliados os moderadores: aplicação foliar, aplicação na raiz, estresse hídrico e estresse salino. No parâmetro WUE foi possível verificar apenas o moderador déficit hídrico, o qual apresentou também, valores positivos (Tabela 5).

Tabela 5. Tamanho do efeito global e efeitos por moderadores para parâmetros de status hídrico e trocas gasosas foliares, de plantas expostas a estresses abióticos com aplicação da trealose.

Parâmetro	Efeito global				Efeito por moderadores				
	Tamanho do efeito	Valor mínimo	Valor máximo	I ²	Moderador	Tamanho do efeito	Valor mínimo	Valor máximo	I ²
Taxa fotossintética	1.558	1.377	1.740	99.12%	aplicação foliar	1.112	0.956	1.267	98.7%
					déficit hídrico	0.956	0.752	1.160	98.84%
					estresse salino	1.927	1.242	2.613	99.12%
Condutância estomática	20.117	7.491	32.744	100%	aplicação foliar	18.191	5.057	31.325	100%
					déficit hídrico	25.753	0.804	50.702	100%
					estresse salino	0.322	0.147	0.496	98.53%
Transpiração	0.236	0.195	0.277	97.41%	aplicação foliar	0.236	0.195	0.277	97.41%
					déficit hídrico	0.281	0.187	0.376	97.36%
					estresse salino	0.212	0.166	0.259	97.48%
Concentração intercelular de CO ₂	0.491	0.007	0.975	98.21%	aplicação foliar	0.504	0.019	0.988	98.3%
					déficit hídrico	0.474	0.149	0.799	97.78%
RWC	6.918	5.689	8.147	99.85%	aplicação foliar	3.765	2.737	4.793	99.63%
					aplicação na raiz	14.812	8.542	21.081	99.86%
					déficit hídrico	8.242	5.804	10.680	91.64%
					estresse salino	6.305	4.031	8.580	99.91%
WUE	2.019	0.711	3.326	92.05%	déficit hídrico	2.019	0.711	3.326	92.05%

Foram representados apenas os dados significativos.

3.5 A trealose exógena diminui os níveis de H₂O₂, peroxidação lipídica e reduz a permeabilidade da membrana

O efeito global de teor de EROs, peroxidação lipídica e permeabilidade da membrana foi significativo, indicando que a trealose diminuiu os níveis de H₂O₂ (única molécula de EROs possível de avaliar) e peroxidação lipídica, além de reduzir a permeabilidade da membrana (Tabela 6).

Nos resultados analisados por moderadores, a mesma tendência foi observada. Todos os resultados foram significativos, sendo que, em peroxidação lipídica foram avaliados os moderadores aplicação foliar e aplicação na raiz, além dos estresses déficit hídrico, térmico (calor) e salino. Em H₂O₂, avaliou-se a aplicação foliar e na raiz, e os estresses déficit hídrico e salino. Na permeabilidade da membrana, foram mensurados somente os moderadores aplicação foliar e déficit hídrico (Tabela 6).

Tabela 6. Tamanho do efeito global e efeitos por moderadores para parâmetros relacionados à integridade da membrana lipídica e teor de EROs de plantas expostas a estresses abióticos com aplicação da trealose.

Parâmetro	Efeito global				Efeito por moderadores				
	Tamanho do efeito	Valor mínimo	Valor máximo	I ²	Moderador	Tamanho do efeito	Valor mínimo	Valor máximo	I ²
Peroxidação lipídica	-1.329	-1.487	-1.171	99.49%	aplicação foliar	-1.503	-1.787	-1.219	99.53%
					aplicação na raiz	-0.368	-0.448	-0.288	96.59%
					déficit hídrico	-0.882	-1.389	-0.376	99.61%
					estresse térmico - calor	-1.781	-2.954	-0.608	94.78%
					estresse salino	-2.759	-4.020	-1.497	97.45%
Peróxido de hidrogênio (H ₂ O ₂)	-2.219	-2.921	-1.518	99.99%	aplicação foliar	-1.755	-2.525	-0.986	99.99%
					aplicação na raiz	-3.600	-4.890	-2.310	97.24%
					déficit hídrico	-0.955	-1.520	-0.391	99.49%
					estresse salino	-0.287	-0.365	-0.208	98.67%
Permeabilidade da membrana	-7.031	-9.994	-4.068	78.65%	aplicação foliar	-7.031	-9.994	-4.068	78.65%
					déficit hídrico	-7.031	-9.994	-4.068	78.65%

Foram representados apenas os dados significativos.

3.6 A trealose exógena melhora o crescimento e produtividade das plantas

Nos parâmetros relacionados ao crescimento e produtividade, o efeito global foi benéfico, em tamanho do broto, peso fresco do broto, peso seco do broto, comprimento da raiz, peso fresco da raiz, altura da planta, área foliar, número de perfilhos, rendimento de grãos e número de folhas. Contudo, os resultados obtidos para o efeito global do peso de 100 grãos foram negativos (Tabela 7).

Ao analisar os resultados por moderadores, foram avaliados os parâmetros: tamanho do broto, peso fresco do broto e peso seco do broto, considerando os moderadores aplicação foliar, déficit hídrico, estresse salino e estresse por metais pesados, todos os parâmetros avaliados apresentaram resultados positivos, indicando que a trealose foi benéfica. Os mesmos resultados positivos foram obtidos no comprimento da raiz, com a avaliação dos moderadores aplicação foliar, déficit hídrico e estresse salino. Em peso fresco da raiz, altura da planta, número de perfilhos e número de folhas, foi possível avaliar apenas pela aplicação foliar, que igualmente revelou efeitos positivos. Registros semelhantes foram observados em área foliar, com a mensuração apenas de estresse salino. O uso da trealose também melhorou o rendimento dos grãos, foram analisados os moderadores aplicação foliar e estresse salino, todos apresentaram valores positivos. Entretanto, a trealose não apresentou eficiência na melhoria dos resultados referentes ao peso de 100 grãos, nos moderadores aplicação foliar e estresse salino (Tabela 7).

Tabela 7. Tamanho do efeito global e efeitos por moderadores para parâmetros de crescimento e produtividade de plantas expostas a estresses abióticos com aplicação da trealose.

Parâmetro	Efeito global				Efeito por moderadores				
	Tamanho do efeito	Valor mínimo	Valor máximo	I ²	Moderador	Tamanho do efeito	Valor mínimo	Valor máximo	I ²
Tamanho do broto	4.792	4.158	5.427	98.97%	aplicação foliar	4.562	3.912	5.211	98.65%
					déficit hídrico	2.077	0.182	3.972	94.15%
					estresse salino	6.538	5.193	7.883	98.52%
					metais pesados	4.156	3.249	5.063	99.44%
Peso fresco do broto	1.102	0.946	1.259	98.63%	aplicação foliar	1.437	1.192	1.682	98.31%
					déficit hídrico	1.865	1.243	2.488	97.59%
					estresse salino	0.648	0.493	0.804	97.64%
					metais pesados	1.375	0.872	1.878	99.32%

Peso seco do broto	0.184	0.147	0.220	97.42%	aplicação foliar	0.196	0.149	0.244	97.35%
					déficit hídrico	0.118	0.050	0.186	92.44%
					estresse salino	0.211	0.143	0.280	97.9%
					metais pesados	0.223	0.155	0.291	98.4%
Comprimento da raiz	4.719	3.459	5.979	99.89%	aplicação foliar	4.757	3.459	6.056	99.9%
					déficit hídrico	1.218	0.185	2.251	97.93%
					estresse salino	17.729	13.451	22.007	99.94%
Peso fresco da raiz	0.251	0.196	0.306	98.42%	aplicação foliar	0.269	0.208	0.329	98.6%
Altura da planta	5.791	2.791	9.122	99.97%	aplicação foliar	6.476	2.575	10.378	99.97%
Área foliar	19.346	7.176	31.516	99.87%	estresse salino	20.425	7.265	33.585	99.87%
Número de perfilhos	0.325	0.003	0.647	94.81%	aplicação foliar	0.325	0.003	0.647	94.81%
Peso de 100 grãos	-0.701	-0.852	-0.550	99.51%	aplicação foliar	-0.701	-0.852	-0.550	99.51%
					estresse salino	-1.491	-1.683	-1.299	99.69%
Rendimento de grãos	1.081	0.280	1.882	99.78%	aplicação foliar	1.081	0.280	1.882	99.78%
					estresse salino	1.174	0.205	2.142	99.85%
Número de folhas	1.056	0.017	2.095	97.73%	aplicação foliar	1.056	0.017	2.095	97.73%

Foram representados apenas os dados significativos.

4 DISCUSSÃO

Os estresses abióticos comprometem o estado fisiológico de um organismo vegetal, resultando na alteração do seu metabolismo, crescimento e desenvolvimento (Abdallah et al., 2016; Das et al., 2025). Em situações estressantes, as plantas respondem reduzindo a capacidade fotossintética, a biomassa e ocorre aumento da produção das Espécies Reativas de Oxigênio (EROs) (Deng *et al.*, 2017). As EROs em pequenas quantidades, atuam como moléculas de sinalização oxidativa em processos fisiológicos sob estresse, entretanto o acúmulo de EROs quando não controlado, resulta em um estresse oxidativo com danos severos nas células (Gill and Tuteja, 2010; De Souza et al., 2018; Hasanuzzaman et al., 2020). E dessa forma, a regulação celular do excesso de EROs é fundamental para a sobrevivência das plantas.

Esse acúmulo de EROs ocorre em plantas sob estresse térmico, hídrico e salino por causa da redução da assimilação de CO₂, como por exemplo pela inibição das enzimas de Calvin. Isso acarreta em um acúmulo de energia (ATP e NADPH) e caso a planta esteja recebendo radiação, pode ocorrer um excesso de fótons na antena dos fotossistemas

(principalmente no fotossistema II). Assim, sob estresse abiótico, quando as clorofilas recebem grande quantidade de radiação e os pigmentos fotoprotetores (carotenóides e xantofilas) não dão conta de dissipar a energia na forma de calor, ocorre uma dissipação desta energia para o oxigênio, o que acarreta na formação de EROs e gera o estresse oxidativo (Souza et al., 2018; Zulfiqar et al., 2021; Shin et al., 2021; Li et al., 2024).

Os estresse abióticos por excesso dos metais pesados cromo e cádmio também leva a uma superprodução de EROs nos cloroplastos (fotossistema II) e mitocôndrias (cadeia transportadora de elétrons nas cristas mitocondriais), provocando o estresse oxidativo (Srivastava et al., 2021; Haider et al., 2021). Ademais, esses metais ainda podem provocar fechamento estomático o que diminui a atividade de assimilação de carbono no ciclo de Calvin, levando ao mesmo efeito de produção de EROs na antena dos fotossistemas como já discutido anteriormente (Ali et al., 2023; Haider et al., 2021).

Em todos esses estresses abióticos discutidos até aqui, se as plantas não conseguirem eliminar essas EROs, ocorrerão grandes quantidades durante o estresse e elas podem atacar as membranas lipídicas (peroxidação lipídica), DNA, proteínas/enzimas e clorofila (senescência foliar), ou ainda este excesso de energia pode levar a uma fotoinibição (Gill and Tuteja, 2010).

Considerando os impactos dos estresses abióticos e o conseqüente acúmulo de EROs, torna-se necessária a busca por meios ou substâncias que atenuem esses danos e auxiliem na remoção das EROs. Nesse contexto, a trealose destaca-se como uma substância que contribui significativamente, atuando na eliminação direta e indireta das EROs e na prevenção de danos oxidativos em plantas sob estresse, pois foi evidenciado nesta meta-análise sua ação no aumento da atividade antioxidante e diminuição na degradação de membranas (Peroxidação lipídica) (Shao et al., 2022; Raza et al., 2024).

Cabe ressaltar que a remoção das EROs pode acontecer por ação não enzimática e enzimática. O primeiro grupo compreende moléculas de pequeno peso molecular como fenóis, glutatona, ácido ascórbico e tocoferóis. O segundo grupo é um sistema enzimático antioxidante que forma o ciclo Foyer-Halliwell-Asada. Esse ciclo é constituído pelas enzimas superóxido dismutase (SOD), catalase (CAT), peroxidase (POD), ascorbato peroxidase (APX), glutatona redutase (GR), monodeidro ascorbato redutase (MDHAR) e deidroascorbato redutase (DHAR) (Rohman et al., 2019).

Nesta meta-análise, foi possível avaliar as enzimas antioxidantes (APX; CAT; SOD e POD), e observou-se que a aplicação exógena da trealose aumentou significativamente a atividade das enzimas, quando as plantas foram submetidas a algum tipo de estresse, como

déficit hídrico, salino, térmico e de metais pesados (Figura 4). A enzima glutationa redutase (GR) não apresentou valores significativos e foi mensurada com menor frequência nos artigos, em comparação com as demais enzimas. Da mesma forma, as enzimas monodeidroascorbato redutase (MDHAR) e deidroascorbato redutase (DHAR) não apresentaram um número de casos suficiente para análise robusta. Isso demonstra que atualmente os dados da literatura ainda não nos dão capacidade de analisar e concluir de forma significativa sobre o efeito da trealose exógena em todo o ciclo Foyer-Halliwell-Asada.

Convém destacar que a trealose é um açúcar osmoprotetor, que mantém a integridade celular, estabilizando enzimas, membranas lipídicas e proteínas o que pode explicar maior atividade enzimática e menor dano nas membranas pelo efeito protetor desse açúcar (Shao et al., 2022; Raza et al., 2024).

Ainda não foi desvendado o mecanismo da ação da trealose no aumento da atividade do sistema antioxidante, mas a trealose desempenha um papel direto na rede de transdução de sinalização das enzimas antioxidantes e/ou melhora indiretamente os acúmulos de osmólitos antioxidantes que resultam nas atividades sequestradoras de EROs (Rehman et al., 2022; Yang et al., 2022; Gill and Tuteja, 2010). Alguns autores hipotetizam que a trealose atua na expressão de genes de enzimas antioxidantes pelo seu aumento interno nos tecidos, já que a presença EROs devido o estresse pode ativar a enzima trealose fosfato sintase (TPS) o que aumenta o teor de trealose endógeno (Krasensky et al. 2014; Yang et al., 2022).

Em situações de estresse as plantas respondem produzindo e acumulando osmoprotetores, como prolina, açúcar solúvel e trealose, mecanismos que contribuem para a defesa da planta (Wang et al., 2025). Nesta meta-análise foi revelado que a trealose exógena aumentou os níveis de macro e micromoléculas como amido, prolina, trealose, proteínas, glicina-betaína, ácido ascórbico, tocoferóis e fenóis (Figura 4). Esses resultados sugerem que o uso da trealose exógena pode melhorar o equilíbrio osmótico entre o meio interno e externo da célula, levando a tolerância ao estresse através do aumento da trealose endógena e dos demais osmorreguladores (açúcares solúveis, prolina, glicina-betaína) (Wang et al., 2025). Esses últimos mantêm as células hidratadas em condições de estresse abiótico alterando o potencial osmótico celular a fim de reter água em seu interior (Iturriaga et al., 2009; Hassan et al., 2023; Alhudhaibi et al., 2024).

Sob condições de déficit hídrico, observa-se, por exemplo, um aumento da trealose endógena, pois a pulverização de trealose exógena ou de seus derivados induzem expressão de genes TPS (Trealose-6-fosfato sintase) que codificam enzimas responsáveis pela biossíntese da trealose (Figura 1) (Fernandez et al., 2010; Mu et al., 2016; Ambrósio et al.,

2020). Antioxidantes não enzimáticos aumentados pela trealose exógena, incluindo ácido ascórbico, tocoferóis e fenóis, são conhecidos por eliminar as EROs sob condições de estresse o que demonstra mais uma vez o papel da trealose como indutor do sistema antioxidante (Shafiq et al., 2015; Raza et al., 2024).

Além disso, a trealose pulverizada nas folhas pode influenciar o metabolismo do carbono nas plantas. Ela aumenta teores de amido em plantas sob estresse salino (Figura 4). Esse aumento pode ser explicado pela ação da trealose na expressão gênica (ApL3) que codifica partes da enzima Adenosine Diphosphate (ADP)-glucose pyrophosphorylase (Wingler et al., 2000; Iordachescu and Imai, 2008). Ainda os açúcares solúveis totais são modulados pela trealose em estresse de seca e salino, pois o aumento desses açúcares são fontes de esqueleto de carbono para novas moléculas osmorreguladoras e antioxidantes (Portugal, et al., 2021; Sami et al., 2016). Também foi constatado no estudo de Abdallah et al. (2016) que a aplicação externa da trealose por pré-embebição de sementes, induziu o acúmulo contínuo de açúcares solúveis no arroz em condições salinas, aumentou os níveis endógenos de trealose, correlacionando com maiores níveis de carboidratos e maior capacidade de fotossíntese sob condições estressadas e não estressadas.

Em relação às estruturas envolvidas na fotossíntese, o fotossistema II (PSII) é um aparato de pigmentos localizado nas membranas tilacóides dos cloroplastos, sendo sensíveis a alterações ambientais (Feng and Cai, 2020). No presente estudo, a aplicação foliar da trealose aumentou os níveis de clorofila e carotenóides, incluindo clorofila A, B e total em plantas sob estresse salino e hídrico (Figura 4) como o arroz (Soares et al., 2023) e manjerição (Zulfiqar et al., 2021). Em estresse salino a trealose preserva cloroplastos e seus pigmentos pela conservação de bombas iônicas que impedem o excesso de sal entrar na organela (John et al., 2017). Já em estresse hídrico a trealose pode proteger os pigmentos devido ao aumento das enzimas antioxidantes nos cloroplastos ou devido à própria proteção da membrana do tilacóide sob desidratação. Os pigmentos fotossintéticos estão inseridos em membranas e a trealose pode se associar com os grupos polares dos fosfolipídios substituindo a água que está em déficit e mantendo a membrana em sua forma ativa (fluido-cristalino) (Crowe et al., 1984; Iturriaga et al., 2009; Abdallah et al., 2016). Altas temperaturas também danificam a forma ativa das membranas fosfolipídicas (fluido-cristalino) e Zhao et al. (2019) verificaram, em folhas de pênia herbácea tratadas com a trealose sob esse estresse, mais cloroplastos intactos do que as plantas não tratadas com trealose, reforçando esse papel protetor de membrana da trealose.

Diante de toda essa proteção do aparato fotossintético a trealose exógena então evita fotoinibição que pode ser confirmada pelo seu efeito de aumentar a eficiência máxima dos fotossistemas II (Fv/Fm) (Zhao et al., 2019). Quanto aos carotenóides, destaca-se o papel fundamental que desempenham como neutralizador de radicais livres, o seu aumento pode diminuir os danos causados pelas EROs, melhorando os níveis de clorofila nas plantas sob estresse abiótico (Zulfiqar et al., 2021; Soares et al., 2023).

Os resultados obtidos em relação aos parâmetros de trocas gasosas e do status hídrico das plantas foram positivos (Figura 4). Evidências científicas apontam que o estresse salino, hídrico, altas temperaturas e metais pesados reduzem a capacidade da planta de armazenar água, o que, devido à diminuição do teor relativo de água (RWC) das folhas, desencadeia uma diminuição da condutância estomática e da assimilação de CO₂ (Chang et al., 2014; dos Santos et al., 2022). Ocorrem maior condutância estomática, taxa fotossintética e demais parâmetros de trocas gasosas foliares em plantas que receberam trealose, pois esse açúcar restaura a taxa de RWC (Chang et al., 2014; Zulfiqar et al., 2021; Ambrósio et al., 2020). A fotossíntese também pode ser maior em folhas pulverizadas com trealose, pois essa pode preservar pigmentos como já discutido, mas também pode melhorar características anatômicas que favorecem a taxa fotossintética como a densidade estomática (Ambrósio et al., 2020).

Na presente pesquisa, a aplicação da trealose também reduziu significativamente os níveis de peroxidação lipídica alinhado ao teor de H₂O₂ e a permeabilidade da membrana (Figura 4). Tais resultados reforçam que a trealose tem a capacidade de eliminar EROs como H₂O₂, reduzindo a lesão por peroxidação lipídica da membrana (Zhao et al., 2019). Nesse mesmo sentido, no estudo de Akram et al. (2015) a aplicação exógena da trealose revelou-se eficaz na proteção de membranas de plantas de rabanete, visto que a trealose resultou na redução da permeabilidade relativa da membrana nas plantas em condições de déficit hídrico.

As análises realizadas neste estudo apontaram que a aplicação foliar da trealose teve um efeito positivo nos parâmetros de crescimento e produtividade das plantas em condições de estresse hídrico, salino e por metais pesados (Figura 4). De acordo com Kosar et al. (2022), a pulverização foliar da trealose, causou uma promoção do crescimento em duas cultivares de girassol em condições de estresse hídrico. Sob condições de estresse salino, a trealose aplicada via foliar também melhorou os parâmetros de crescimento do arroz (Shahbaz et al., 2017). Da mesma forma, a aplicação exógena da trealose aumentou os parâmetros altura do broto, peso fresco do broto e peso seco do broto de *Vigna radiata*, mesmo submetido ao estresse oxidativo induzido por cromo. Tais achados indicam que o aumento do crescimento das plantas tratadas com trealose, pode ser atribuído a alguns fatores como o aumento da

eficiência fotossintética, regulação dos sistemas antioxidantes e de processos osmoprotetores, aspectos que facilitam as plantas a manter o funcionamento metabólico e o crescimento mesmo em condições de estresse (Elkelish et al., 2024).

Um ponto importante a ser discutido é a capacidade de substâncias exógenas aplicadas em plantas (bioestimulantes) levarem a uma mudança morfológica e fisiológica, mas também beneficiar a produtividade. Em estudos de trealose exógena, esse açúcar já vem demonstrando significativos efeitos positivos na produção como maiores quantidades de peso fresco do broto, tamanho do broto, peso seco do broto, comprimento da raiz, peso fresco da raiz e área foliar o que é importante para plantas ornamentais e hortícolas. A trealose exógena aplicada nas folhas também aumentou parâmetros como rendimento de grãos, em cereais como trigo e arroz sob estresse salino. Interessante notar que a trealose apesar de aumentar o rendimento de grãos, não aumenta o peso de 100 grãos o que pode indicar um efeito benéfico do açúcar no aumento do número de grãos e não no peso de seus grãos. Isso pode estar ligado ao efeito de hidratação da trealose que poderia manter em melhores condições de fertilização que acarreta em maior número de grãos. Esse conjunto de fatores demonstra potencial do açúcar trealose em efeitos que beneficiam realmente a agricultura mundial.

Apesar dos grandes benefícios desse açúcar apontados nesse trabalho, fica evidente que a maioria das pesquisas com resultados significativos de aplicação exógena da trealose envolve pulverizações foliares (Figura 4) e pouco ainda se explorou os benefícios por tratamento de sementes ou aplicação via solo. Outro aspecto observado refere-se à quantidade reduzida de espécies vegetais estudadas, sendo *Oryza sativa L.* e *Triticum aestivum L.* as mais investigadas. Um universo de caminhos poderia surgir em análises envolvendo estudos com outros tipos de espécies vegetais e diferentes formas de aplicações. Por exemplo, a trealose também pode beneficiar microrganismos no solo (Vílchez et al., 2016) ou alterar a condição física do solo (condutividade elétrica) (Lee et al., 2025) o que também levaria benefícios indiretos para as plantas.

A literatura já relata que a trealose é capaz de induzir a expressão de diversos genes associados às vias do etileno e do metil-jasmonato, fitormônios envolvidos na resposta a estresses abióticos (Bae et al., 2005). No entanto, o espectro de estresses abióticos é amplo, e, até o momento, a maioria dos estudos com comprovação de efeitos morfofisiológicos concentra-se em condições de déficit hídrico e salinidade (Figura 4), o que indica um potencial tecnológico ainda subexplorado da trealose frente a outros tipos de estresse.

5 CONCLUSÃO

As evidências reunidas nesta meta-análise indicam que a trealose pode ser aplicada nas plantas como indutora de tolerância aos estresses abióticos como estresse de déficit hídrico, salino, frio, calor e de metais pesados. Quando fornecida de forma exógena, via pulverização foliar, raiz ou por pré-embebição de sementes, a trealose aumenta a atividade de antioxidantes enzimáticos e não enzimáticos, ajudando na desintoxicação/eliminação de excesso de EROs. Além disso, a trealose protege os pigmentos fotossintéticos, aumenta as trocas gasosas foliares, status hídrico e parâmetros de crescimento e produtividade como peso fresco do broto, comprimento da raiz, área foliar e rendimento de grãos.

Desta forma, recomenda-se o uso da trealose na mitigação do estresse abiótico por meio de aplicação foliar, na raiz e por pré-embebição de sementes. Destaca-se que a aplicação foliar foi o método mais significativo nesta meta-análise. Os estresses hídrico e salino, por sua vez, apresentaram as maiores taxas de moderadores, sendo também os mais abordados na literatura. Este estudo ressalta a importância da trealose na mitigação de estresses abióticos nas plantas, enfatizando o seu papel como um composto-chave no aumento da tolerância vegetal.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abdallah, M.M.S., Abdelgawad, Z.A., El-Bassiouny, H.M.S., 2016. Alleviation of the adverse effects of salinity stress using trehalose in two rice varieties. *South African Journal of Botany* 103, 275–282. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2015.09.019>
- Acosta-Pérez, P., Camacho-Zamora, B.D., Espinoza-Sánchez, E.A., Gutiérrez-Soto, G., Zavala-García, F., Abraham-Juárez, M.J., Sinagawa-García, S.R., 2020. Characterization of Trehalose-6-phosphate Synthase and Trehalose-6-phosphate Phosphatase Genes and Analysis of its Differential Expression in Maize (*Zea mays*) Seedlings under Drought Stress. *Plants* 9, 315. <https://doi.org/10.3390/plants9030315>
- Akram, N.A., Noreen, S., Noreen, T., Ashraf, M., 2015. Exogenous application of trehalose alters growth, physiology and nutrient composition in radish (*Raphanus sativus* L.) plants under water-deficit conditions. *Brazilian Journal of Botany* 38, 431–439. <https://doi.org/10.1007/s40415-015-0149-7>
- Alharby, H.F., Al-Zahrani, H.S., Hakeem, K.R., Ali, S., 2023. Exogenous application of trehalose minimizes cadmium toxicity and alleviates oxidative stress in wheat under cadmium stress. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry* 47, 364–377. <https://doi.org/10.55730/1300-011X.3093>
- Alhudhaibi, A.M., Ibrahim, M.A.R., Abd-Elaziz, S.M.S., Farag, H.R.M., Elsayed, S.M., Ibrahim, H.A., Hossain, A.S., Alharbi, B.M., Haouala, F., Elkelish, A., Srour, H.A.M., 2024. Enhancing salt stress tolerance in wheat (*Triticum aestivum*) seedlings: insights from trehalose and mannitol. *BMC Plant Biol* 24, 472. <https://doi.org/10.1186/s12870-024-04964-2>
- Ali, Q., Ashraf, M., 2011. Induction of Drought Tolerance in Maize (*Zea mays* L.) due to Exogenous Application of Trehalose: Growth, Photosynthesis, Water Relations and Oxidative Defence Mechanism. *J Agron Crop Sci* 197, 258–271. <https://doi.org/10.1111/j.1439-037X.2010.00463.x>
- Ali, S., Mir, R.A., Tyagi, A., Manzar, N., Kashyap, A.S., Mushtaq, M., Raina, A., Park, S., Sharma, S., Mir, Z.A., Lone, S.A., Bhat, A.A., Baba, U., Mahmoudi, H., Bae, H., 2023. Chromium Toxicity in Plants: Signaling, Mitigation, and Future Perspectives. *Plants* 12, 1502. <https://doi.org/10.3390/plants12071502>
- Ambrósio, A.S., Portugal, J.A.N., Souza, K.R.D., Silva, L.C., Dias, D.F., Mantovani, J.R., Magalhães, P.C., Souza, T.B., Souza, T.C., 2020. A mixture of trehalose derivatives mitigates the adverse effects of water deficits in maize: an analysis of photosynthetic efficiency. *Photosynthetica* 58, 808–818. <https://doi.org/10.32615/ps.2020.031>
- Arnqvist, G., Wooster, D., 1995. Meta-analysis: synthesizing research findings in ecology and evolution. *Trends Ecol Evol* 10, 236–240. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)89073-4](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)89073-4)
- Bae, Hanhong, Herman, E., Bailey, B., Bae, Hyeun-Jong, Sicher, R., 2005. Exogenous trehalose alters *Arabidopsis* transcripts involved in cell wall modification, abiotic stress,

- nitrogen metabolism, and plant defense. *Physiol Plant* 125, 114–126.
<https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2005.00537.x>
- Chang, B., Yang, L., Cong, W., Zu, Y., Tang, Z., 2014. The improved resistance to high salinity induced by trehalose is associated with ionic regulation and osmotic adjustment in *Catharanthus roseus*. *Plant Physiology and Biochemistry* 77, 140–148.
<https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2014.02.001>
- Clarivate, 2020. EndNote: reference management software, version 20 [software]. Philadelphia: Clarivate Analytics.
- Clarivate, 2024. Web of Science. Filadélfia: Clarivate Analytics. Available at: <https://www.webofscience.com> [Accessed 9 Jul. 2024].
- Crowe, J.H., Crowe, L.M., Chapman, D., 1984. Preservation of Membranes in Anhydrobiotic Organisms: The Role of Trehalose. *Science* (1979) 223, 701–703.
<https://doi.org/10.1126/science.223.4637.701>
- Cunha Neto, A.R. da, Ambrósio, A. dos S., Wolowski, M., Westin, T.B., Govêa, K.P., Carvalho, M., Barbosa, S., 2020. Negative effects on Photosynthesis and Chloroplast Pigments exposed to lead and aluminum: A Meta-Analysis. *Cerne* 26, 232–237.
<https://doi.org/10.1590/01047760202026022711>
- Das, S., Shil, S., Rime, J., Alice, A.K., Yumkhaibam, T., Mounika, V., Singh, A.P., Kundu, M., Lalmangaihzuali, H., Hazarika, T.K., Singh, A.K., Singh, S., 2025. Phytohormonal signaling in plant resilience: advances and strategies for enhancing abiotic stress tolerance. *Plant Growth Regul* 105, 329–360.
<https://doi.org/10.1007/s10725-025-01279-6>
- de Novais Portugal, J.A., Ambrósio, A. dos S., de Souza, K.R.D., Dias, D.F., dos Santos Filho, P.R., de Souza, T.B., dos Santos, M.H., Doriguetto, A.C., Magalhães, P.C., de Souza, T.C., 2021. A mixture of trehalose derivatives stimulates the antioxidant system and improves photosynthetic efficiency in maize under water deficit. *Acta Physiol Plant* 43, 83. <https://doi.org/10.1007/s11738-021-03255-9>
- Deng, B., Yang, K., Zhang, Y., Li, Z., 2017. Can antioxidant's reactive oxygen species (ROS) scavenging capacity contribute to aged seed recovery? Contrasting effect of melatonin, ascorbate and glutathione on germination ability of aged maize seeds. *Free Radic Res* 51, 765–771. <https://doi.org/10.1080/10715762.2017.1375099>
- DerSimonian, R., Laird, N., 1986. Meta-analysis in clinical trials. *Control Clin Trials* 7, 177–188. [https://doi.org/10.1016/0197-2456\(86\)90046-2](https://doi.org/10.1016/0197-2456(86)90046-2)
- dos Santos, T.B., Ribas, A.F., de Souza, S.G.H., Budzinski, I.G.F., Domingues, D.S., 2022. Physiological Responses to Drought, Salinity, and Heat Stress in Plants: A Review. *Stresses* 2, 113–135. <https://doi.org/10.3390/stresses2010009>
- du Jardin, P., 2015. Plant biostimulants: Definition, concept, main categories and regulation. *Sci Hortic* 196, 3–14. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2015.09.021>

- Elkelish, A., Alhudaibi, A.M., Hossain, A.S., Haouala, F., Alharbi, B.M., El-Banna, M.F., Rizk, A., Badji, A., AlJwaizea, N.I., Sayed, A.A.S., 2024. Alleviating chromium-induced oxidative stress in *Vigna radiata* through exogenous trehalose application: insights into growth, photosynthetic efficiency, mineral nutrient uptake, and reactive oxygen species scavenging enzyme activity enhancement. *BMC Plant Biol* 24, 460. <https://doi.org/10.1186/s12870-024-05152-y>
- Feng, Y., Cai, L., 2020. Research on the Regulatory Mechanism of Trehalose in *Mentha Citrata*'s Resistance to Drought. *IOP Conf Ser Earth Environ Sci* 615, 012101. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/615/1/012101>
- Fernandez, O., Béthencourt, L., Quero, A., Sangwan, R.S., Clément, C., 2010. Trehalose and plant stress responses: friend or foe? *Trends Plant Sci* 15, 409–417. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.04.004>
- Gill, S.S., Tuteja, N., 2010. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry* 48, 909–930. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.08.016>
- Haider, F.U., Liqun, C., Coulter, J.A., Cheema, S.A., Wu, J., Zhang, R., Wenjun, M., Farooq, M., 2021. Cadmium toxicity in plants: Impacts and remediation strategies. *Ecotoxicol Environ Saf* 211, 111887. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2020.111887>
- Han, Y., Liang, A., Xu, D., Zhang, Y., Shi, J., Li, M., Liu, T., Qi, H., 2024. Versatile roles of trehalose in plant growth and development and responses to abiotic stress. *Vegetable Research* 4, 0–0. <https://doi.org/10.48130/vegres-0024-0007>
- Hari, A., n.d. PlotDigitizer, version 4.5. Available at: <https://plotdigitizer.com> (Accessed 1 Aug. 2024).
- Hasanuzzaman, M., Bhuyan, M.H.M., Zulfiqar, F., Raza, A., Mohsin, S., Mahmud, J., Fujita, M., Fotopoulos, V., 2020. Reactive Oxygen Species and Antioxidant Defense in Plants under Abiotic Stress: Revisiting the Crucial Role of a Universal Defense Regulator. *Antioxidants* 9, 681. <https://doi.org/10.3390/antiox9080681>
- Hassan, M.U., Nawaz, M., Shah, A.N., Raza, A., Barbanti, L., Skalicky, M., Hashem, M., Brestic, M., Pandey, S., Alamri, S., Mostafa, Y.S., Sabagh, A.E.L., Qari, S.H., 2023. Trehalose: A Key Player in Plant Growth Regulation and Tolerance to Abiotic Stresses. *J Plant Growth Regul* 42, 4935–4957. <https://doi.org/10.1007/s00344-022-10851-7>
- Iordachescu, M., Imai, R., 2008. Trehalose Biosynthesis in Response to Abiotic Stresses. *J Integr Plant Biol* 50, 1223–1229. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2008.00736.x>
- Iturriaga, G., Suárez, R., Nova-Franco, B., 2009. Trehalose Metabolism: From Osmoprotection to Signaling. *Int J Mol Sci* 10, 3793–3810. <https://doi.org/10.3390/ijms10093793>
- John, R., Raja, V., Ahmad, M., Jan, N., Majeed, U., Ahmad, S., Yaqoob, U., Kaul, T., 2017. Trehalose: Metabolism and Role in Stress Signaling in Plants, in: *Stress Signaling in*

Plants: Genomics and Proteomics Perspective, Volume 2. Springer International Publishing, Cham, pp. 261–275. https://doi.org/10.1007/978-3-319-42183-4_11

- Koricheva, J., Gurevitch, J., 2014. Uses and misuses of meta-analysis in plant ecology. *Journal of Ecology* 102, 828–844. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12224>
- Kosar, F., Alshallash, K.S., Akram, N.A., Sadiq, M., Ashraf, M., Alkhalifah, D.H.M., Abdel Latef, A.A.H., Elkelish, A., 2022. Trehalose-Induced Regulations in Nutrient Status and Secondary Metabolites of Drought-Stressed Sunflower (*Helianthus annuus* L.) *Plants*. *Plants* 11, 2780. <https://doi.org/10.3390/plants11202780>
- Krasensky, J., Broyart, C., Rabanal, F.A., Jonak, C., 2014. The Redox-Sensitive Chloroplast Trehalose-6-Phosphate Phosphatase AtTPPD Regulates Salt Stress Tolerance. *Antioxid Redox Signal* 21, 1289–1304. <https://doi.org/10.1089/ars.2013.5693>
- Koutsos, T.M., Menexes, G.C., Dordas, C.A., 2019. An efficient framework for conducting systematic literature reviews in agricultural sciences. *Science of The Total Environment* 682, 106–117. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.04.354>
- Lee, J.H., Yi, S.Y., Kang, S.-Y., 2025. Effects of an Exogenous Trehalose Treatment on Ever-bearing Strawberry Cultivation during the High-Temperature Season. *Horticultural Science and Technology* 43, 1–13. <https://doi.org/10.7235/HORT.20250034>
- Li, X., Zhang, W., Niu, D., Liu, X., 2024. Effects of abiotic stress on chlorophyll metabolism. *Plant Science* 342, 112030. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2024.112030>
- Liu, H., Xiao, C., Qiu, T., Deng, J., Cheng, H., Cong, X., Cheng, S., Rao, S., Zhang, Y., 2022. Selenium Regulates Antioxidant, Photosynthesis, and Cell Permeability in Plants under Various Abiotic Stresses: A Review. *Plants* 12, 44. <https://doi.org/10.3390/plants12010044>
- Luo, Y., Xie, Y., Li, W., Wei, M., Dai, T., Li, Z., Wang, B., 2021. Physiological and Transcriptomic Analyses Reveal Exogenous Trehalose Is Involved in the Responses of Wheat Roots to High Temperature Stress. *Plants* 10, 2644. <https://doi.org/10.3390/plants10122644>
- Mackiewicz-Walec, E., Olszewska, M., 2023. Biostimulants in the Production of Forage Grasses and Turfgrasses. *Agriculture* 13, 1796. <https://doi.org/10.3390/agriculture13091796>
- Microsoft Corporation, 2019. Microsoft Excel 2019 [software]. Redmond: Microsoft.
- Mu, M., Lu, X. K., Wang, J.J., Wang, D.L., Yin, Z.-J., Wang, S., Fan, W.L., Ye, W. W., 2016. Genome-wide Identification and analysis of the stress-resistance function of the TPS (Trehalose-6-Phosphate Synthase) gene family in cotton. *BMC Genet* 17, 54. <https://doi.org/10.1186/s12863-016-0360-y>
- Napieraj, N., Janicka, M., Reda, M., 2023. Interactions of Polyamines and Phytohormones in Plant Response to Abiotic Stress. *Plants* 12, 1159. <https://doi.org/10.3390/plants12051159>

- Ouzzani, M., Hammady, H., Fedorowicz, Z., Elmagarmid, A., 2016. Rayyan—a web and mobile app for systematic reviews. *Syst Rev* 5, 210. <https://doi.org/10.1186/s13643-016-0384-4>
- Parmanne, P., Laajava, J., Järvinen, N., Harju, T., Marttunen, M., Saloheimo, P., 2023. Peer reviewers' willingness to review, their recommendations and quality of reviews after the Finnish Medical Journal switched from single-blind to double-blind peer review. *Res Integr Peer Rev* 8, 14. <https://doi.org/10.1186/s41073-023-00140-6>
- Rabêlo, V.M., Magalhães, P.C., Bressanin, L.A., Carvalho, D.T., Reis, C.O. dos, Karam, D., Doriguetto, A.C., Santos, M.H. dos, Santos Filho, P.R. dos S., Souza, T.C. de, 2019. The foliar application of a mixture of semisynthetic chitosan derivatives induces tolerance to water deficit in maize, improving the antioxidant system and increasing photosynthesis and grain yield. *Sci Rep* 9, 8164. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-44649-7>
- Raza, A., Bhardwaj, S., Atikur Rahman, M., García-Caparrós, P., Habib, M., Saeed, F., Charagh, S., Foyer, C.H., Siddique, K.H.M., Varshney, R.K., 2024. Trehalose: A sugar molecule involved in temperature stress management in plants. *Crop J* 12, 1–16. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2023.09.010>
- Rehaman, A., Mishra, A.K., Ferdose, A., Per, T.S., Hanief, M., Jan, A.T., Asgher, M., 2021. Melatonin in Plant Defense against Abiotic Stress. *Forests* 12, 1404. <https://doi.org/10.3390/f12101404>
- Rehman, S., Chattha, M.U., Khan, I., Mahmood, A., Hassan, M.U., Al-Huqail, A.A., Salem, M.Z.M., Ali, H.M., Hano, C., El-Esawi, M.A., 2022. Exogenously Applied Trehalose Augments Cadmium Stress Tolerance and Yield of Mung Bean (*Vigna radiata* L.) Grown in Soil and Hydroponic Systems through Reducing Cd Uptake and Enhancing Photosynthetic Efficiency and Antioxidant Defense Systems. *Plants* 11, 822. <https://doi.org/10.3390/plants11060822>
- Rodrigues, C.L. Ziegelmann, P.K., 2010. Meta-análise: um guia prático. *Revista HCPA*, 30(4), pp.435–447.
- Rohman, Md.M., Islam, Md.R., Monsur, M.B., Amiruzzaman, M., Fujita, M., Hasanuzzaman, M., 2019. Trehalose Protects Maize Plants from Salt Stress and Phosphorus Deficiency. *Plants* 8, 568. <https://doi.org/10.3390/plants8120568>
- Rubinstein, E., Keynan, Y., 2014. Vancomycin Revisited “60 Years Later. *Front Public Health* 2. <https://doi.org/10.3389/fpubh.2014.00217>
- Samadi, S., Habibi, G., Vaziri, A., 2019. Exogenous trehalose alleviates the inhibitory effects of salt stress in strawberry plants. *Acta Physiol Plant* 41, 112. <https://doi.org/10.1007/s11738-019-2905-y>
- Sami, F., Yusuf, M., Faizan, M., Faraz, A., Hayat, S., 2016. Role of sugars under abiotic stress. *Plant Physiology and Biochemistry* 109, 54–61. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2016.09.005>

- Shafiq, S., Akram, N.A., Ashraf, M., 2015. Does exogenously-applied trehalose alter oxidative defense system in the edible part of radish (*Raphanus sativus* L.) under water-deficit conditions? *Sci Hort* 185, 68–75. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2015.01.010>
- Shahbaz, M., Abid, A., Masood, A., Waraich, E.A., 2017. Foliar-applied trehalose modulates growth, mineral nutrition, photosynthetic ability, and oxidative defense system of rice (*Oryza sativa* L.) under saline stress. *J Plant Nutr* 40, 584–599. <https://doi.org/10.1080/01904167.2016.1263319>
- Shao, J., Wu, W., Rasul, F., Munir, H., Huang, K., Awan, M.I., Albishi, T.S., Arshad, M., Hu, Q., Huang, G., Hassan, M.U., Aamer, M., Qari, S.H., 2022. Trehalose induced drought tolerance in plants: physiological and molecular responses. *Not Bot Horti Agrobot Cluj Napoca* 50, 12584. <https://doi.org/10.15835/nbha50112584>
- Shin, Y.K., Bhandari, S.R., Lee, J.G., 2021. Monitoring of Salinity, Temperature, and Drought Stress in Grafted Watermelon Seedlings Using Chlorophyll Fluorescence. *Front Plant Sci* 12. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.786309>
- Shrivastava, V., Edayilam, N., Singla Just, B., Castaño-Sanchez, O., Díaz-Guerra, L., Meers, E., 2024. Evaluation of agronomic efficiency and stress resistance on Swiss chard via use of biostimulants. *Sci Hort* 330, 113053. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2024.113053>
- Soares, F.A., Chiangmai, P.N., Duangkaew, P., Pootaeng-on, Y., Nurhidayati, 2023. Exogenous trehalose application in rice to mitigate saline stress at the tillering stage. *Pesqui Agropecu Trop* 53. <https://doi.org/10.1590/1983-40632023v5375695>
- Souza T.C., Souza K.R.D., Magalhães P.C., 2018. Respostas morfofisiológicas do milho e sorgo sob déficit hídrico. In: *Soluções integradas para os sistemas de produção de milho e sorgo no Brasil: livro de palestras*, pp. 576–621. Associação Brasileira de Milho e Sorgo, Sete Lagoas
- Srivastava, D., Tiwari, M., Dutta, P., Singh, P., Chawda, K., Kumari, M., Chakrabarty, D., 2021. Chromium Stress in Plants: Toxicity, Tolerance and Phytoremediation. *Sustainability* 13, 4629. <https://doi.org/10.3390/su13094629>
- Toledo, C.C., Da Silva, A.C.C., Del Peloso, M.C., Leite, M.A., Bressanin, L.A.A., Esteves, G., Magalhães, P.C., De Souza, T.C., Dos Santos-Filho, P.R., 2024. Putrescine priming effects on chlorophyll fluorescence, antioxidant enzyme activity, and primary metabolite accumulation in maize seedlings under water deficit. *Biol Plant* 68, 22–30. <https://doi.org/10.32615/bp.2023.035>
- Vanaporn, M., Titball, R.W., 2020. Trehalose and bacterial virulence. *Virulence* 11, 1192–1202. <https://doi.org/10.1080/21505594.2020.1809326>
- Vílchez, J.I., García-Fontana, C., Román-Naranjo, D., González-López, J., Manzanera, M., 2016. Plant Drought Tolerance Enhancement by Trehalose Production of Desiccation-Tolerant Microorganisms. *Front Microbiol* 7. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01577>

- Wallace, B.C., Schmid, C.H., Lau, J., Trikalinos, T.A., 2009. OpenMeta[Analyst]: software for meta-analysis. Center for Evidence-Based Medicine, Brown University. Available at: <http://www.cebm.brown.edu/openmeta> (Accessed 4 Nov. 2025).
- Wang, Fei, Jiang, Z., Wang, H., Liang, F., Wang, Y., Zhang, J., Liu, Z., Luo, L., Chen, X., Wang, Feibing, 2025. Exogenous trehalose alleviates the inhibitory effects of salt and drought stresses in okra plants. *Hortic Environ Biotechnol* 66, 25–38. <https://doi.org/10.1007/s13580-025-00680-4>
- Wingler, A., Lea, P.J., Quick, W.P., Leegood, R.C., 2000. Photorespiration: metabolic pathways and their role in stress protection. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 355, 1517–1529. <https://doi.org/10.1098/rstb.2000.0712>
- Yang, Y., Yao, Y., Li, J., Zhang, J., Zhang, X., Hu, L., Ding, D., Bakpa, E.P., Xie, J., 2022. Trehalose Alleviated Salt Stress in Tomato by Regulating ROS Metabolism, Photosynthesis, Osmolyte Synthesis, and Trehalose Metabolic Pathways. *Front Plant Sci* 13. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.772948>
- Zhang, N., Sun, Q., Zhang, H., Cao, Y., Weeda, S., Ren, S., Guo, Y.D., 2015. Roles of melatonin in abiotic stress resistance in plants. *J Exp Bot* 66, 647–656. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru336>
- Zhao, D.-Q., Li, T.-T., Hao, Z.J., Cheng, M.L., Tao, J., 2019. Exogenous trehalose confers high temperature stress tolerance to herbaceous peony by enhancing antioxidant systems, activating photosynthesis, and protecting cell structure. *Cell Stress Chaperones* 24, 247–257. <https://doi.org/10.1007/s12192-018-00961-1>
- Zheng, S., Liu, C., Zhou, Z., Xu, L., Lai, Z., 2024. Physiological and Transcriptome Analyses Reveal the Protective Effect of Exogenous Trehalose in Response to Heat Stress in Tea Plant (*Camellia sinensis*). *Plants* 13, 1339. <https://doi.org/10.3390/plants13101339>
- Zulfiqar, F., Chen, J., Finnegan, P.M., Younis, A., Nafees, M., Zorrig, W., Hamed, K. Ben, 2021. Application of Trehalose and Salicylic Acid Mitigates Drought Stress in Sweet Basil and Improves Plant Growth. *Plants* 10, 1078. <https://doi.org/10.3390/plants10061078>

3 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Diante da crescente incidência e intensidade dos estresses abióticos, desencadeadas pelas mudanças climáticas, torna-se evidente a necessidade de estratégias eficazes para mitigar os danos causados ao desenvolvimento vegetal e à produtividade agrícola. Os prejuízos provocados por fatores como déficit hídrico, salinidade, calor, frio e metais pesados comprometem não apenas a morfologia e a fisiologia das plantas, mas também seus processos bioquímicos essenciais, impactando negativamente seu ciclo de vida. Nesse cenário, a busca por alternativas sustentáveis tem se intensificado, destacando o uso de bioestimulantes como ferramenta promissora na agricultura atual.

Entre os compostos, a trealose tem se mostrado eficaz na proteção das plantas contra diversos estresses, atuando de forma multifuncional, desde a estabilização de estruturas celulares até a regulação da expressão gênica. Sua aplicação exógena tem apresentado resultados positivos na atenuação dos efeitos do estresse, promovendo a recuperação fisiológica e bioquímica das plantas. Assim, compreender o papel da trealose em plantas submetidas ao estresse abiótico, torna-se essencial para o desenvolvimento agrícola mais resiliente a essas condições.

Dessa forma, essa revisão visa compreender a importância da trealose como aliada significativa na mitigação de estresses abióticos, além de embasar a realização de uma meta-análise que investigará os efeitos da aplicação exógena dessa substância em diferentes espécies vegetais em condições estressantes.

REFERÊNCIAS

- AHMADZAI, Ahmad Shah *et al.* Mechanisms of anthocyanin-mediated salt stress alleviation and cellular homeostasis in plants. **Plant Growth Regulation**, v. 105, p. 655-673, 20 Mar. 2025.
- ALHARBY, Hesham F. *et al.* Exogenous application of trehalose minimizes cadmium toxicity and alleviates oxidative stress in wheat under cadmium stress. **Turkish Journal of Agriculture and Forestry**, v. 47, n. 3, p. 364–377, 1 Jan. 2023.
- ALHUDHAIBI, Abdulrahman M. *et al.* Enhancing salt stress tolerance in wheat (*Triticum aestivum*) seedlings: insights from trehalose and mannitol. **BMC Plant Biology**, v. 24, n. 1, p. 472, 30 May. 2024.
- ALI, Q.; ASHRAF, M. Induction of drought tolerance in maize (*Zea mays L.*) due to exogenous application of trehalose: growth, photosynthesis, water relations and oxidative defence mechanism. **Journal of Agronomy and Crop Science**, v. 197, n. 4, p. 258–271, Aug. 2011.
- BATOOL, Iram *et al.* Morphological, physiological, and molecular responses to heat stress in *Brassicaceae*. **Plants**, v. 14, n. 2, p. 152, 7 Jan. 2025.
- CHEN, Anqi *et al.* Trehalose and its applications in the food industry. **Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety**, v. 21, n. 6, p. 5004–5037, 6 Nov. 2022.
- CHEN, Anqi; GIBNEY, Patrick A. Dietary trehalose as a bioactive nutrient. **Nutrients**, v. 15, n. 6, p. 1393, 14 Mar. 2023.
- CHEN, Qiaofang; HADDAD, Gabriel G. Role of trehalose phosphate synthase and trehalose during hypoxia: from flies to mammals. **Journal of Experimental Biology**, v. 207, n. 18, p. 3125–3129, 15 Aug. 2004.
- DE NOVAIS PORTUGAL, Joice Aparecida *et al.* A mixture of trehalose derivatives stimulates the antioxidant system and improves photosynthetic efficiency in maize under water deficit. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 43, n. 5, p. 83, 4 May 2021.
- DE SOUZA, Thiago Correa *et al.* ABA application to maize hybrids contrasting for drought tolerance: changes in water parameters and in antioxidant enzyme activity. **Plant Growth Regulation**, Dordrecht, v. 73, p. 205-217, 2014.
- DI SARIO, Luciana *et al.* Plant biostimulants to enhance abiotic stress resilience in crops. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 26, n. 3, p. 1129, 2025.
- DU JARDIN, Patrick. Plant biostimulants: definition, concept, main categories and regulation. **Scientia Horticulturae**, v. 196, p. 3–14, Nov. 2015.
- ELKELISH, Amr *et al.* Alleviating chromium-induced oxidative stress in *Vigna radiata* through exogenous trehalose application: insights into growth, photosynthetic efficiency,

- mineral nutrient uptake, and reactive oxygen species scavenging enzyme activity enhancement. **BMC Plant Biology**, v. 24, n. 1, p. 460, 2024.
- HASSAN, Muhammad Umair *et al.* Trehalose: a key player in plant growth regulation and tolerance to abiotic stresses. **Journal of Plant Growth Regulation**, v. 42, n. 8, p. 4935–4957, 13 Aug. 2023.
- HOSSCHAITANYA, Nyshadham *et al.* Molecular mechanisms of action of trehalose in cancer: a comprehensive review. **Life Sciences**, v. 269, p. 118968, Mar. 2021.
- HOSSEINPOUR-MOGHADDAM, Kiana; CARAGLIA, Michele; SAHEBKAR, Amirhossein. Autophagy induction by trehalose: molecular mechanisms and therapeutic impacts. **Journal of Cellular Physiology**, v. 233, n. 9, p. 6524–6543, 16 Sept. 2018.
- IBRAHIM, Ehab A. Trehalose and its role in plant adaptation to salinity stress. **Plant Science**, p. 112533, 2025.
- IODACHESCU, Mihaela; IMAI, Ryozi. Trehalose biosynthesis in response to abiotic stresses. **Journal of Integrative Plant Biology**, v. 50, n. 10, p. 1223–1229, 10 Oct. 2008.
- ISLAM, Shaistul *et al.* Salicylic acid and trehalose attenuate salt toxicity in *Brassica juncea* L. by activating the stress defense mechanism. **Environmental Pollution**, v. 326, p. 121467, 2023.
- JAVED, M. *et al.* Photosynthetic acclamatory response of *Panicum antidotale* Retz. populations to root zone desiccation stress. **Brazilian Journal of Biology**, v. 84, 2024.
- KABOOSI, Esmaeel; GHABOOLI, Mehdi; KARIMI, Rouhollah. Combined effect of trehalose and *Serendipita indica* inoculation might participate in *Solanum lycopersicum* induced cold tolerance. **Current Microbiology**, v. 80, n. 7, p. 224, 24 May 2023.
- LIU, Tao *et al.* Abscisic acid involved in trehalose improved melon photosynthesis via regulating oxidative stress tolerance and cell morphology structure under cold stress. **Environmental and Experimental Botany**, v. 202, p. 105042, Oct. 2022.
- LUO, Yin *et al.* Physiological and transcriptomic analyses reveal exogenous trehalose is involved in the responses of wheat roots to high temperature stress. **Plants**, v. 10, n. 12, p. 2644, 1 Dec. 2021.
- MOHANAN, Akhil *et al.* Trehalose accumulation enhances drought tolerance by modulating photosynthesis and ROS-antioxidant balance in drought sensitive and tolerant rice cultivars. **Physiology and Molecular Biology of Plants**, v. 29, n. 12, p. 2035-2049, 2023.
- OLOUMI, Hakimeh; MALEKI, Mahmood. Melatonin modulates the phytochelatin synthase and glutathione synthase gene expression and the antioxidant performance of soybean plants under cadmium stress. **International Journal of Agronomy**, v. 2025, n. 1, p. 4586748, 2025.
- RABÊLO, Valquíria Mikaela *et al.* The foliar application of a mixture of semisynthetic chitosan derivatives induces tolerance to water deficit in maize, improving the antioxidant

system and increasing photosynthesis and grain yield. **Scientific reports**, v. 9, n. 1, p. 8164, 2019.

REHAMAN, Abdul *et al.* Melatonin in plant defense against abiotic stress. **Forests**, v. 12, n. 10, p. 1404, 2021.

REHMAN, Sadia *et al.* Exogenously applied trehalose augments cadmium stress tolerance and yield of mung bean (*Vigna radiata L.*) grown in soil and hydroponic systems through reducing cd uptake and enhancing photosynthetic efficiency and antioxidant defense systems. **Plants**, v. 11, n. 6, p. 822, 2022.

ROUSSOS, P. A. *et al.* Strawberry physiological and biochemical responses to chilling and freezing stress and application of alleviating factors as countermeasures. **Journal of Berry Research**, v. 10, n. 3, p. 437-457, 2020.

SAMADI, Soheila; HABIBI, Ghader; VAZIRI, Atousa. Exogenous trehalose alleviates the inhibitory effects of salt stress in strawberry plants. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 41, n. 7, p. 112, 27 July 2019.

SELEIMAN, Mahmoud F. *et al.* Drought stress impacts on plants and different approaches to alleviate its adverse effects. **Plants**, v. 10, n. 2, p. 259, 28 Jan. 2021.

SHAO, Jinhua *et al.* Trehalose induced drought tolerance in plants: physiological and molecular responses. **Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca**, v. 50, n. 1, p. 12584, 9 Feb. 2022.

SHELAKE, Rahul Mahadev *et al.* Heat stress and plant–biotic interactions: advances and perspectives. **Plants**, v. 13, n. 15, p. 2022, 2024.

TAN, Yue *et al.* Transcriptome profiling of two *Camellia japonica* cultivars with different heat tolerance reveals heat stress response mechanisms. **Plants**, v. 13, n. 21, p. 3089, 2024.

ULHASSAN, Zaid *et al.* Seed priming with nano-silica effectively ameliorates chromium toxicity in *Brassica napus*. **Journal of Hazardous Materials**, v. 458, p. 131906, 2023.

VANAPORN, Muthita; TITBALL, Richard W. Trehalose and bacterial virulence. **Virulence**, v. 11, n. 1, p. 1192–1202, 31 Dec. 2020.

VINCIGUERRA, Daniele; GELB, Madeline B.; MAYNARD, Heather D. Synthesis and application of trehalose materials. **JACS Au**, v. 2, n. 7, p. 1561–1587, 25 July 2022.

WANG, Wensen *et al.* Effects of drought stress on photosynthesis and chlorophyll fluorescence images of soybean (*Glycine max*) seedlings. **International Journal of Agricultural and Biological Engineering**, v. 11, n. 2, p. 196–201, 2018.

WEI, Xin *et al.* Metabonomics reveals the mechanism of trehalose protecting *Catharanthus roseus* against low-temperature. **Journal of Plant Growth Regulation**, v. 42, n. 6, p. 3730-3742, 2023.

- YADAV, Priya *et al.* Harnessing jasmonate, salicylate, and microbe synergy for abiotic stress resilience in crop plants. **Journal of Plant Growth Regulation**, p. 1-22, 2024.
- YANG, Yan *et al.* Trehalose alleviates salt tolerance by improving photosynthetic performance and maintaining mineral ion homeostasis in tomato plants. **Frontiers in Plant Science**, v. 13, p. 974507, 2022.
- YAO, Yandong *et al.* Crucial roles of trehalose and 5-azacytidine in alleviating salt stress in tomato: both synergistically and independently. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 203, p. 108075, 2023.
- ZAFAR, Sadia *et al.* Insights into trehalose mediated physiological and biochemical mechanisms in *Zea mays L.* under chromium stress. **BMC Plant Biology**, v. 24, n. 1, p. 783, 2024.
- ZHANG, Shuhui *et al.* Peach PpSnRK1 α interacts with bZIP11 and maintains trehalose balance in plants. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 160, p. 377–385, Mar. 2021.
- ZHANG, Heng *et al.* Tackling abiotic stress in plants: recent insights and trends. **Stress Biology**, v. 5, n. 1, p. 1-7, 2025.
- ZHANG, Hewan; LU, Lingli. Transcription factors involved in plant responses to cadmium-induced oxidative stress. **Frontiers in Plant Science**, v. 15, p. 1397289, 2024.
- ZHAO, Da-Qiu *et al.* Exogenous trehalose confers high temperature stress tolerance to herbaceous peony by enhancing antioxidant systems, activating photosynthesis, and protecting cell structure. **Cell Stress and Chaperones**, v. 24, n. 1, p. 247-257, 2019.
- ZHENG, Shizhong *et al.* Physiological and transcriptome analyses reveal the protective effect of exogenous trehalose in response to heat stress in tea plant (*Camellia sinensis*). **Plants**, v. 13, n. 10, p. 1339, 2024.