

Agricultura de baixa emissão de carbono em regiões semiáridas

Experiência brasileira

Vanderlise Giongo
Francislene Angelotti

Editoras Técnicas

Embrapa

**Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária
Embrapa Semiárido
Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento**

Agricultura de baixa emissão de carbono em regiões semiáridas

Experiência brasileira

Vanderlise Giongo
Francislene Angelotti

Editoras Técnicas

Embrapa
Brasília, DF
2022

Embrapa Semiárido
Rodovia BR-428, Km 152, Zona Rural
CEP: 56302-970 Petrolina, PE
Fone: +55 (87) 3866-3600
www.embrapa.br
www.embrapa.br/fale-conosco/sac

Responsável pelo conteúdo
Embrapa Semiárido

Comitê Local de Publicações

Presidente

Nataniel Franklin de Melo

Secretária-executiva

Juliana Martins Ribeiro

Membros

Alineurea Florentino Silva

Clarice Monteiro Rocha

Daniel Nogueira Maia

Geraldo Milanez de Resende

Gislene Feitosa Brito Gama

José Maria Pinto

Magnus Dall'igna Deon

Paula Tereza de Souza e Silva

Pedro Martins Ribeiro Júnior

Rafaela Priscila Antônio

Sidinei Anunciação Silva

Responsável pela edição

Embrapa, Superintendência de Comunicação

Coordenação editorial

Carla Alessandra Timm

Nilda Maria da Cunha Sette

Supervisão editorial

Josmária Madalena Lopes

Revisão de texto

Francisca Elijani do Nascimento

Normalização bibliográfica

Márcia Maria Pereira de Souza

Projeto gráfico, diagramação e capa

Carlos Eduardo Felice Barbeiro

Fotos da capa

Magna Soelma Beserra de Moura

1ª edição

Publicação digital (2022): PDF

Todos os direitos reservados

A reprodução não autorizada desta publicação, no todo ou em parte, constitui violação dos direitos autorais (Lei n° 9.610).

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

Embrapa, Superintendência de Comunicação

Agricultura de baixa emissão de carbono em regiões semiáridas : experiência brasileira / Vanderlise Giongo, Francislene Angelotti, editoras técnicas. – Brasília, DF : Embrapa, 2022.

PDF (256 p.). : il. color.

ISBN 978-65-89957-12-6

1. Recursos naturais. 2. Agricultura sustentável. 3. Efeito estufa. 4. Políticas públicas. I. Giongo, Vanderlise. II. Angelotti, Francislene. III. Embrapa Semiárido.

CDD 551.68

Márcia Maria Pereira de Souza (CRB-1/1441)

© Embrapa, 2022

Biotecnologia para a geração de plantas tolerantes à seca em um cenário de mudanças climáticas

Carolina Vianna Morgante

Introdução

A comunidade científica e a sociedade, de modo geral, têm como desafio transformar a agricultura, conciliando segurança alimentar e nutricional, sustentabilidade de ecossistemas, crescimento econômico e igualdade social. Os caminhos para o desenvolvimento de uma agricultura mais sustentável requerem a geração constante de conhecimento e inovações e, sobretudo, a garantia de acesso a novas tecnologias a todos os envolvidos na cadeia agrícola, do pequeno ao grande produtor.

Esses desafios intensificam-se quando são consideradas as crescentes demandas por alimentos e os impactos das mudanças climáticas nos sistemas agrícolas e vice e versa. A agricultura, a silvicultura e outros usos da terra são responsáveis pela emissão antropogênica de aproximadamente 20% dos gases de efeito estufa (GEE), constituindo o setor com a maior emissão de GEE que não o dióxido de carbono (CO₂). As atividades agrícolas, por exemplo, são responsáveis por aproximadamente dois terços das emissões de óxido nitroso (NO₂), principalmente por causa da aplicação de fertilizantes minerais e adubo orgânico como o esterco (Jia, 2019). Por outro lado, a agricultura é altamente sensível aos efeitos das mudanças climáticas que levam, sobretudo, à alteração da fenologia de plantas, dispersão incontrolada de patógenos e redução da fertilidade dos solos, fatores esses que causam significativa redução da produtividade.

Modelos de simulação indicam que o aumento de temperatura pode causar perda de produtividade de grão e biomassa em milho na ordem de 4% a 7% por elevação de 1 °C, como consequência da redução do ciclo de crescimento, pela maturação precoce das flores, e diminuição da fixação de CO₂ (Bassu et al., 2014). Em soja, apesar de os modelos indicarem um aumento de produtividade em razão do aumento do CO₂ atmosférico no final do século XXI, esse efeito pode ser diminuído ou até anulado, considerando-se as previsões de aumento de temperatura e escassez de recurso hídrico (Cera et al., 2017). Outros modelos apontam para um crescimento acentuado da taxa de desenvolvimento de importantes pragas em regiões tropicais, como a broca-do-café (*Hypothenemus hampei*). Uma vez que o crescimento populacional de *H. hampei* está exponencialmente relacionado à temperatura atmosférica, um aumento na faixa de 15 °C a 27 °C pode influenciar profundamente a dinâmica populacional dessa praga (Jaramillo et al., 2009).

A vulnerabilidade dos sistemas agrícolas às mudanças climáticas é acentuada pelas atuais práticas utilizadas que priorizam o uso de fertilizantes sintéticos nitrogenados, o uso não eficiente de recursos naturais, como solo e água, e a baixa diversidade de culturas agrícolas. Nesse cenário, um dos focos das pesquisas científicas é o desenvolvimento de culturas resilientes ao clima, capazes de crescer sob uma ampla faixa de condições climáticas e apresentar rápida adaptação às mudanças ambientais, mantendo a produtividade (Dhankher; Foyer, 2018). Para esse desafio, torna-se essencial o conhecimento

sobre a distribuição da variabilidade genética, seu significado adaptativo, bem como sua interação com o ambiente (Mousavi-Derazmahalleh et al., 2019). A biotecnologia aparece como peça-chave nesse desafio, proporcionando ferramentas que intensificam e agilizam a exploração da biodiversidade e seu uso no melhoramento de plantas. Neste capítulo serão abordadas as diversas fontes de variabilidade genética úteis ao melhoramento, métodos para sua prospecção e geração de novas variantes genéticas, visando à obtenção de plantas mais tolerantes à seca, frente a um cenário de mudanças climáticas.

Fontes de variação genética na busca pela tolerância à seca

Cerca de 7 mil espécies vegetais foram cultivadas para consumo durante a história da humanidade (FAO, 2018). Muitas delas são hoje utilizadas em atividades agrícolas, seja para consumo humano e animal, seja como fontes medicinais, energéticas, ornamentais, entre outras aplicações. No entanto, atualmente, somente aproximadamente 30 culturas fornecem cerca de 95% da energia consumida na alimentação humana. Destas, apenas quatro (arroz, trigo, milho e batata) compreendem 60% do suprimento energético da alimentação humana mundial (FAO, 2018).

Uma característica comum à maioria das plantas domesticadas é a redução da diversidade genética, sobretudo de genes que influenciam fenótipos desejáveis, durante e após o processo de domesticação, uma vez que este foi iniciado com um número limitado de progenitores e, ao longo das gerações, houve uma forte seleção artificial para características alvo, como produtividade, palatabilidade e modo de dispersão das sementes. Estima-se que o milho contém apenas 57% da variabilidade observada em seu progenitor e que de 2% a 4% de seus genes sofreram seleção durante o processo de domesti-

cação e melhoramento, muitos deles envolvidos em vias de crescimento, resposta a auxina e biossíntese de aminoácidos (Wright et al., 2005). Já em trigo, análises fundamentadas em marcadores moleculares revelaram que a transição entre a forma silvestre e domesticada foi marcada por uma forte redução da diversidade de nucleotídeos e polimorfismos de sequências. A diversidade inicial foi perdida em 69% em *Triticum aestivum* L., o trigo para pão, e em 84% em *Triticum durum* Desf., o trigo duro usado na produção de massas (Haudry et al., 2007).

A combinação de alelos superiores nas variedades modernas, focada na eficiência produtiva de sistemas de cultivo intensivos, restringe a capacidade dessas plantas em se adaptarem a um cenário de mudança climática. Nesse contexto, germoplasmas exóticos, representados por parentes silvestres de espécies cultivadas, variedades locais e espécies nativas de ambientes extremos, podem ser considerados fontes de alelos úteis para o melhoramento moderno, tanto para a resistência a pragas e doenças, como para características associadas à tolerância a estresses abióticos (Charmet, 2011).

Dessa forma, programas de pré-melhoramento tornam-se essenciais para a ampliação da base genética e identificação de características relevantes em materiais exóticos, de forma a possibilitar a introgressão de genes de espécies silvestres, crioulas ou de materiais não adaptados em populações de melhoramento via cruzamentos assistidos ou via transferência intra e interespecífica de genes por transformação genética (Varshney et al., 2018).

Espécies silvestres parentes de espécies cultivadas originárias de habitats secos carregam alelos gênicos que conferem adaptação ao déficit hídrico, como consequência da evolução e da seleção natural, e que podem ser úteis em programas de melhoramento. No entanto, em algumas situações, os fatores que permitem a sobrevivência em ambientes secos não são compatíveis com a tolerância à seca em um contexto agrônômico, que visa à alta produção. Outras dificuldades esbarram na incompatibilidade de cruzamento entre as espécies cultiva-

da e silvestre e a introgressão de características negativas presentes na fonte silvestre nas cultivares elite (Blum, 2011). Apesar desses desafios, existem reportados diversos exemplos de sucesso do uso de espécies silvestres no melhoramento para a tolerância ao déficit hídrico, como os relatados a seguir.

Em arroz, o retrocruzamento entre *Oryza sativa* L., a espécie cultivada, e *Oryza rufipogon* Griff, um de seus progenitores silvestres, como parentes recorrente e doador, respectivamente, permitiu o desenvolvimento de linhagens de introgressão tolerantes à seca com alta capacidade de recuperação após um período de déficit hídrico e posterior reidratação. Essa tolerância foi associada ao acúmulo de prolina e açúcares solúveis em condição de seca. Essas linhagens de introgressão são ferramentas úteis para a identificação de genes e alelos favoráveis ao melhoramento e também para o entendimento dos mecanismos de resistência à seca em arroz (Zhang et al., 2014).

O potencial de espécies silvestres em contribuir com características adaptativas para o melhor desempenho de plantas cultivadas em ambientes com restrição hídrica foi também evidenciado em trigo (*T. aestivum*), a partir da introgressão em *T. aestivum* de segmentos cromossômicos (7DL) da espécie silvestre *Agropyron elongatum* (Host). Beauv. Essas linhagens de translocação (LTs) apresentaram aumento de biomassa de raízes e parte aérea e melhor aclimação ao déficit hídrico, em comparação ao genótipo convencional de trigo usado como controle. Além disso, a mudança na arquitetura de raízes das LTs, evidenciada pelo aumento de crescimento de raízes seminais e laterais, foi associada a uma resiliência fotossintética. Com o sistema radicular mais desenvolvido, essas LTs foram capazes de aumentar o acesso à água e manter níveis mais favoráveis de trocas gasosas e assimilação de CO₂ sob déficit hídrico, em comparação às plantas controle. É possível que a translocação de segmentos cromossômicos da espécie silvestre levou à introdução de novos genes relacionados ao desenvolvimento de raízes ou à reincorporação de alelos possi-

velmente perdidos durante o melhoramento e a intensa seleção em ambientes considerados ótimos ao crescimento da cultura (Placido et al., 2013).

Outro caso interessante foi reportado em plantas de amendoim, por meio da introgressão de alelos silvestres para o aumento da tolerância à seca. Uma cultivar elite de *Arachis hypogaea* L. ($2n = 4x = 40$), adaptada a regiões semiáridas brasileiras, foi cruzada com o alotetraploide sintético obtido do cruzamento entre as espécies silvestres *Arachis duranensis* Krapov. & W.C. Greg. e *Arachis batizocoi* (Krapov. & W.C. Greg.), ambas diploides ($2n = 2x = 20$), e posteriormente retrocruzada RC1F2. Foi possível a obtenção de linhagens avançadas com maiores taxas de transpiração e fotossíntese e elevada produtividade, em condições de restrição hídrica, em comparação ao parental recorrente. Essa é uma demonstração de que é possível superar a diferença de ploidia entre as espécies silvestres e cultivada para a introgressão de alelos que conferem vantagens adaptativas (Dutra et al., 2018).

É possível também domesticar espécies silvestres, por meio do domínio de seu sistema reprodutivo, métodos de propagação e melhoramento de características de interesse agrônomo e, dessa forma, contribuir diretamente para a diversificação de sistemas agrícolas. É o caso do maracujazeiro BRS Sertão Forte, desenvolvido por pesquisadores da Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa), por meio de seleção massal, visando ao aumento de produtividade e tamanho dos frutos, em uma população de acessos silvestres do maracujazeiro-silvestre (*Passiflora cincinnata* Mast.), nativo da Caatinga, popularmente conhecido como maracujá-do-mato. A cultivar obtida apresenta maior tolerância ao déficit hídrico e maior ciclo produtivo, quando comparada a cultivares de maracujazeiro-azedo (*Passiflora edulis* Sims). É recomendada para o plantio em regiões da Caatinga e Cerrado com limitações hídricas, onde é praticada a agricultura de sequeiro, sem exigência de alto uso tecnológico (Araújo et al., 2016).

Ainda como exemplo de seleção, caracterização de material silvestre e exploração de seu potencial agrônomo, pode-se citar o caso do umbuzeiro (*Spondias tuberosa*), árvore símbolo do bioma da Caatinga, com adaptações morfológicas e ecofisiológicas marcantes para a tolerância à seca. Pesquisadores da Embrapa Semiárido, por meio de coletas em regiões de ocorrência natural da espécie, formaram uma coleção (Banco Ativo de Germoplasma) com aproximadamente 75 genótipos. Dentre esses materiais, foram selecionadas árvores com frutos gigantes. O domínio da propagação vegetativa do umbuzeiro foi possível como resultado de intensas pesquisas focadas na superação de dormência de sementes, geração de mudas por enxertia e indução floral, de forma a antecipar o início da frutificação. Já foram produzidas mais de 10 mil mudas de árvores com frutos gigantes e distribuídas em unidades de observação em regiões semiáridas (Santos et al., 2005). Essas cultivares de umbu gigante estão registradas no Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento com as denominações BRS 48, BRS 52, BRS 55 e BRS 68 (Brasil, 2019).

O uso de espécies silvestres e outros tipos de germoplasmas exóticos em programas de melhoramento é viabilizado pela existência de coleções de germoplasma para a conservação e manejo dos recursos genéticos, as quais têm um importante papel como grande provedor de variabilidade genética. A plataforma online Genesys reúne informações de bancos de germoplasma vegetal, incluindo espécies silvestres e cultivadas, de 459 instituições ao redor do mundo, totalizando o registro de cerca de 2,8 milhões de acessos, de forma a facilitar a rápida busca e o intercâmbio de materiais (Genesys, 2019). No Brasil, a Embrapa é a principal instituição responsável pela organização e manutenção dessas coleções, que são preservadas em campos experimentais, conservadas in vitro ou em bancos de sementes e de DNA. No caso de germoplasma vegetal, são conservados 123.615 acessos de 2.187 espécies (Embrapa, 2019). A Coleção de Base (Colbase), localizada na Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnolo-

gia (Cenargen), em Brasília, DF, criada em 1976, abriga 112.000 acessos de sementes de 800 espécies vegetais, sendo a maior da América Latina. Nessa coleção são também mantidos 1.500 acessos de plantas in vitro (Pádua, 2016). Apesar de existirem diversas iniciativas para a conservação da diversidade genética ao redor do mundo, a diversidade de espécies silvestre ainda tem pouca representatividade nas coleções de germoplasma (Castañeda-Álvarez et al., 2016).

Além do uso de parentais silvestres de espécies cultivadas para a identificação de alelos que conferem tolerância à seca, espécies nativas de ambientes extremos podem também ser valiosa fonte de diversidade. A compreensão dos mecanismos celulares e moleculares que fazem com que uma planta sobreviva a situações extremas de estresse pode levar ao isolamento dos fatores que condicionam essa característica e sua transferência a uma espécie cultivada. Um exemplo é o grupo formado por plantas tolerantes à dessecação (Figura 1). Essas plantas constituem recurso genético exótico para a tolerância à desidratação e chamam a atenção por terem a capacidade de tolerar e se restabelecer após a quase completa perda (95%) de água protoplasmática de seus tecidos vegetativos (Scott, 2000).

A tolerância à dessecação em plantas é um mecanismo comum em estruturas como pólen, esporos e sementes, porém, na fase vegetativa, é encontrado em um número restrito de plantas, mais frequentemente em clados menos complexos, como o de algas, líquens e briófitas. No entanto, essa característica também pode ser observada em plantas vasculares, exceto nas gimnospermas. No bioma da Caatinga, podem ser encontradas espécies tolerantes à dessecação, como a gramínea *Tripogonella spicata* (Nees) P.M.Peterson & Romasch e a pteridófito *Selaginella convoluta* (Arn.) Spring, popularmente conhecida como jericó. Entre as angiospermas, a tolerância à dessecação aparece em espécies de mono e dicotiledôneas, dispersas em pelo menos oito famílias (Oliver et al., 2000). A tolerância à dessecação nesse grupo de plan-

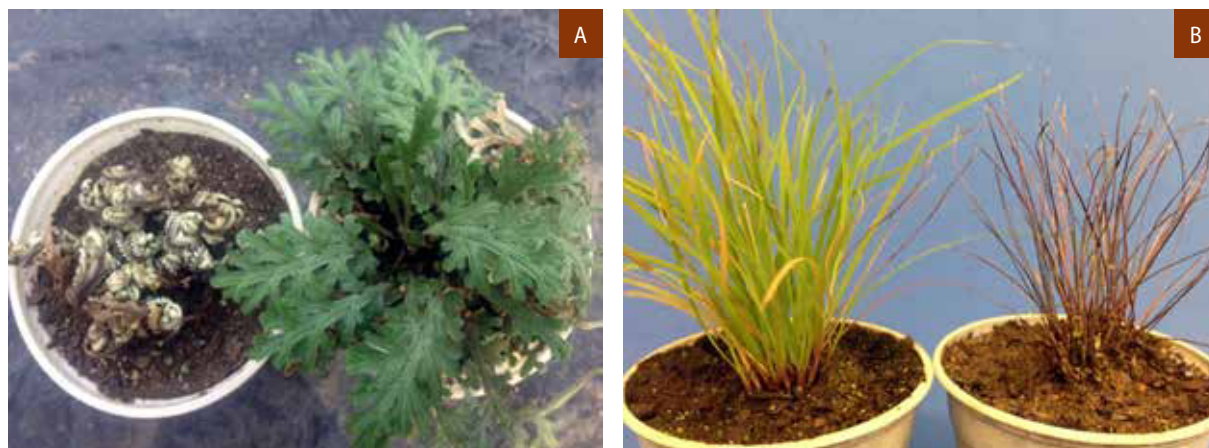


Figura 1. Plantas tolerantes à dessecação presentes no bioma da Caatinga, em estado hidratado e desidratado: *Selaginela convoluta* (A) e *Tripogonella spicata* (B).

tas não está associada à presença de estruturas morfoanatômicas, como cladódios, folhas suculentas ou túberas, apesar de estar restrita a plantas de pequeno porte. Essa tolerância é conferida por um ajuste metabólico, homólogo ao encontrado em sementes, e provavelmente originou-se por uma reprogramação da expressão dos genes envolvidos no processo (Farrant; Moore, 2011).

O potencial de plantas tolerantes à dessecação como doadoras de diversidade genética para o melhoramento foi evidenciado em trabalhos nos quais genes de plantas tolerantes à dessecação foram utilizados para a transformação genética de plantas modelos ou cultivadas, para a alteração da regulação de vias envolvidas com mecanismos celulares de sinalização e expressão gênica, de controle do estresse oxidativo e osmoproteção, visando à promoção da tolerância a estresses abióticos, conforme descrito a seguir.

Plantas transgênicas de arroz superexpressando um gene da gramínea tolerante à dessecação *Tripogon loliiformis* (F.Muell.), *TIOsm*, que codifica osmotina, proteína chave na mediação da resposta a estresses bióticos e abióticos via sinalização celular, apresentaram aumento da tolerância ao frio, seca e salinidade, em comparação a plantas não transformadas (NTs). Essa tolerância foi associada à habilidade das plantas transgênicas em manterem o cres-

cimento e desenvolvimento e conservarem maior quantidade de água foliar e integridade de membranas celulares, sob condição de estresse, o que levou a um aumento da biomassa seca e da capacidade de recuperação após alívio dos estresses, em plantas transgênicas, quando comparadas a NTs (Le et al., 2018).

Também envolvendo a regulação de mecanismos celulares, o fator de transcrição *BhbZIP60*, isolado da espécie tolerante à dessecação *Dorcoceras hygrometricum* Bunge, nativa de regiões rochosas do sudeste asiático, teve sua função confirmada na promoção da tolerância à seca na planta modelo para estudos de genética molecular, *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Quando submetidas à suspensão da rega durante duas semanas, plantas superexpressando o gene *BhbZIP60* apresentaram maior atividade do fotossistema II, maior conteúdo de água foliar e maior teor de clorofila, em comparação a plantas NTs. Em plantas transgênicas, foi também detectada a expressão aumentada de genes relacionados às vias de sinalização de estresse no retículo endoplasmático, o que evidencia o papel de *BhbZIP60* na regulação da resposta a proteínas não enoveladas. Esse é um importante mecanismo celular para manutenção da homeostase celular em situações de estresse, pela inibição da tradução de proteínas, degradação de proteínas mal enoveladas e ativação de vias para o aumento da expressão

de chaperonas, proteínas envolvidas no enovelamento de proteínas (Wang et al., 2017).

Já em relação ao aumento da osmoproteção, a superexpressão dos genes que codificam proteínas LEA (*Late Embryogenesis Abundant*) do grupo 4, isolados de *D. hygrometricum*, conferiu tolerância à seca em plantas de tabaco (*Nicotiana tabacum* L). Esses genes são principalmente expressos em sementes, e as proteínas LEA acumulam-se durante o estágio de desenvolvimento embrionário tardio. No entanto, em resposta a estresses ambientais, as plantas também acumulam essas proteínas, as quais exercem funções variadas, incluindo a proteção de estruturas celulares contra os efeitos da perda de água, a proteção de proteínas contra danos induzidos por estresses, o sequestro de íons e proteção de atividades de enzimas, além de agirem como chaperonas. Plantas transgênicas superexpressando genes LEA exibiram, sob déficit hídrico, um retardo do aparecimento do sintoma de murcha, devido a uma maior capacidade de retenção do teor de água foliar. Nessas plantas, foram também detectadas, em comparação a plantas NTs, a prevenção do decréscimo da atividade do fotossistema II e da degradação de membranas celulares, a atividade aumentada de enzimas que sequestram espécies reativas de oxigênio (EROs) e a maior estabilização de proteínas que operam na fotossíntese, como a Rubisco (Ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase oxigenase) (Liu et al., 2009).

Explorando modificações no metabolismo antioxidativo, Mbinda et al. (2018) geraram plantas transgênicas de batata-doce [*Ipomoea batatas* (L.) Lam.] expressando o gene da enzima aldose redutase, isolada de *Xerophyta viscosa* Baker, uma monocotiledônea tolerante à dessecação nativa do sul da África. Essa enzima atua nas primeiras etapas do sistema de sequestro e eliminação de EROs geradas em condições de estresse. As plantas transgênicas exibiram aumento da tolerância ao déficit hídrico simulado e maior capacidade de recuperação pós-estresse, devido a um aumento da eficiência fotossintética, do conteúdo de água e de teores

de prolina sob desidratação, em comparação a plantas NTs.

Apesar da vasta biodiversidade encontrada em fontes de germoplasma exótico, que podem ser empregadas no melhoramento genético de plantas, seja por introgressão gênica ou domesticação de novas espécies, a diversificação de uso de culturas em sistemas agrícolas é a alternativa capaz de gerar respostas mais imediatas e amortizar perdas de produção, garantindo a segurança alimentar em um cenário de mudanças climáticas. A diversificação de culturas é vantajosa, uma vez que pode promover o aumento da resiliência, estimulando a habilidade de suprimir surtos de pragas e atenuar a transmissão de patógenos, contribuindo para o aumento da biodiversidade da microbiota dos solos, que tem grande importância na ciclagem de nutrientes e, conseqüentemente, na amortização dos efeitos negativos na produtividade, decorrentes de grandes variações climáticas (Lin, 2011).

Métodos moleculares para prospecção da biodiversidade visando à tolerância à seca

As estratégias das plantas para a adaptação ao estresse compreendem respostas coordenadas que regulam seu crescimento e desenvolvimento. Muitos esforços têm sido empregados na identificação e entendimento de vias celulares e moleculares relacionadas a esses processos para a identificação de genes estruturais e regulatórios com potencial envolvimento na adaptação às mudanças climáticas.

Os avanços continuados no aperfeiçoamento das tecnologias de sequenciamento de DNA, fenotipagem e de ferramentas de bioinformática para a análise de dados em grande escala aumentam, a cada dia, o poder de decifração dos componentes genéticos associados à resposta de plantas ao déficit hídrico.

Cerca de 225 plantas tiveram seu genoma completamente sequenciado. Dessas, aproximadamente 58% são cultivadas, a maioria utilizada para a alimentação humana, e 18% são progenitores silvestres de plantas cultivadas (Kew Royal Botanic Garden, 2017). Trata-se de um grande repositório de informações, muitas delas de livre acesso agrupadas em bancos de dados especializados, como o Phytozome (Goodstein et al., 2012), com possibilidades de uso diversificado, incluindo a elucidação das relações evolutivas entre as espécies vegetais, a identificação das vias metabólicas celulares e o mapeamento genético e seu uso no melhoramento assistido por marcadores moleculares. Dessa forma, ferramentas genômicas possuem o potencial de alcance de grandes ganhos de produtividade, uma vez que aceleram a taxa e precisão de melhoramento. É possível a rápida identificação de novos genes e alelos e incorporá-los de forma controlada, permitindo o acúmulo de múltiplas características superiores em um germoplasma elite (Kole et al., 2015).

A complementação dos estudos genômicos com dados de expressão gênica em larga escala é útil para o entendimento da dinâmica da interação genótipo x ambiente e permite a identificação de muitos genes responsivos ao déficit hídrico. Algumas dessas informações podem ser acessadas em bancos de dados como o Drought Stress Gene Database, onde cerca de 200 genes, de 38 espécies vegetais, envolvidos na adaptação fisiológica e molecular à seca, estão classificados em vias metabólicas nas quais atuam, permitindo uma visão ampla e sincronizada dos mecanismos fisiológicos e moleculares envolvidos na resposta ao estresse hídrico (Alter et al., 2015). O papel de micro RNAs (miRNAs) na regulação de vias relacionadas a estresses abióticos também vem sendo intensivamente explorado em diversas espécies, evidenciando o papel do controle epigenético na tolerância ao déficit hídrico. Em plantas de algodão submetidas ao déficit hídrico, foi demonstrado que um único miRNA pode regular a expressão de até 40 genes que atuam principalmente em vias relacionadas à interação planta-patógeno,

transdução de sinal hormonal e biossíntese de aminoácidos (Lu et al., 2019).

Tecnologias de sequenciamento de última geração foram empregadas, por exemplo, para a identificação de genes envolvidos na resposta à seca em espécies de *Arachis*, parentes silvestres do amendoim (*Arachis hypogaea* L.), que apresentam tolerância à seca. Por meio da análise do transcrito, foi possível a identificação de genes envolvidos na via de transdução de sinais, como fatores de transcrição da família NAC e bZIP, e genes envolvidos na proteção celular, como o que codifica uma metalotioneína, com função descrita no sequestro de EROs e desintoxicação de metais gerados em situações de estresse celular. Foi também identificada a superexpressão em situação de estresse hídrico do gene que codifica a proteína expansina-like B (EXLB), relacionada à indução do relaxamento da parede celular que ocorre tanto em processos do desenvolvimento vegetal, como na resposta adaptativa a estímulos mecânicos e ambientais (Brasileiro et al., 2015). Foi demonstrada a tendência ao aumento de expressão do gene EXLB em resposta ao déficit hídrico, em 13 genótipos, incluindo espécies silvestres e a cultivada do gênero *Arachis*. A superexpressão desse gene mostrou-se também eficiente na redução do número de galhas em raízes de soja infectadas pelo nematoide *Meloidogyne javanica* (Guimaraes et al., 2017).

Novas fontes de variabilidade para a tolerância à seca

O melhoramento genético pode ser alcançado por diferentes vias ou combinações destas, como o cruzamento entre genótipos selecionados, o melhoramento por mutação ou pela adição de novo material genético, resultando em um organismo geneticamente modificado.

A mutação é a fonte primária de toda a variação genética existente em um organismo. A existência de variabilidade em um pool gênico de

plantas cultivadas é um pré-requisito em programas de melhoramento. Essa variabilidade pode ter origem natural e ser identificada, caracterizada e introduzida em programas de melhoramento convencional. No entanto, mutações espontâneas são eventos raros e aleatórios, em termos de tempo de ocorrência e genes afetados. O avanço no desenvolvimento de ferramentas biotecnológicas, já no início do século XX, permitiu aos pesquisadores a criação de variabilidade genética útil ao melhoramento, por meio da indução artificial de mutações.

A mutagênese induzida em plantas teve seu início marcado com os trabalhos de Lewis John Stadler, que demonstrou a ação mutagênica de raios X em milho, cevada e trigo, no final dos anos 1920. Com o avanço das pesquisas, outros agentes mutagênicos foram identificados, de origem física, como a luz ultravioleta, raios gama, nêutrons e até a radiação cósmica, e de origem química, como os agentes alquilantes etilmetanosulfonato (EMS), metil-nitroso-ureia (MNU), etil-nitroso-ureia (ENU), dimetil sulfato, colchicina, entre outros que, em geral, produzem um grande número de mutações recessivas por substituição de uma única base do DNA. A primeira cultivar mutante liberada comercialmente foi de *N. tabacum*, nos anos 1930, na Índia, denominada Clorina, que consistia em uma planta aneuploide ($2n + 1$) com mutação que conferia à folha coloração verde-amarelada (Kharkwal, 2012). Desde então, muitos mutantes foram gerados, em diferentes culturas, para diversas características. Atualmente, existem 3.250 registros de variedades de plantas no banco de dados de mutantes (International Atomic Energy Agency, 2018). Nesse banco, de 1960 a 2017, foram registrados 108 mutantes tolerantes à seca, de 24 culturas, incluindo soja, milho e trigo, desenvolvidos em 20 países, o que destaca a universalidade e acessibilidade da técnica. Interessantemente, a maioria desses mutantes apresenta também outras características agronomicamente vantajosas, como aumento de produtividade, resistência a doenças, entre outras. Na Tabela 1 estão listadas

variedades mutantes de plantas registradas nos últimos dez anos.

Apesar de o método de mutagênese induzida ter seu sucesso comprovado ao longo dos anos e não possuir restrições regulatórias para a liberação de seus produtos no mercado consumidor, ainda enfrenta limitações como: a dificuldade em se identificar os poucos indivíduos com novos fenótipos em uma grande população submetida ao agente mutagênico; a redundância genética encontrada na maioria das plantas, em virtude de duplicações gênicas e poliploidia, que faz com que muitas mutações não apresentem efeitos detectáveis (Parry et al., 2009); e a incerteza da natureza das mutações que geram o novo fenótipo, sobretudo em espécies que não possuem genoma sequenciado.

A emergência e o avanço da genética molecular contribuíram para o entendimento de detalhes sobre a função gênica e o modo de ação e herdabilidade de mutações que condicionam características desejáveis. A tecnologia do DNA recombinante permitiu a combinação artificial de moléculas de DNA e a manipulação e clonagem gênicas, destacando-se como valiosa ferramenta para a alteração genética direcionada em diversos organismos. A transformação genética de plantas tem sido adotada como o método para o estudo de funções gênicas e também amplamente empregada para o uso biotecnológico, no melhoramento de plantas agrícolas via engenharia genética. Desde a produção da primeira planta transgênica ou geneticamente modificada (GM), um tabaco resistente a antibiótico (Bevan et al., 1983), e a primeira liberação comercial de uma planta transgênica, a do tomateiro Flavr Savr, com maior tempo de prateleira (Kramer; Redenbaugh, 1994), os métodos para obtenção de plantas transgênicas foram aperfeiçoados. Plantas GM tiveram suas aplicações diversificadas; seus riscos à saúde e ao meio ambiente vêm sendo constantemente monitorados; e a legislação para regulamentação de sua liberação e uso vem sendo alinhada aos progressos da biotecnologia, sendo específica para cada nação optante pelo uso de organismos GMs.

Atualmente, as culturas transgênicas, ou culturas biotecnológicas, são adotadas em 26 países e ocupam uma área de aproximadamente 190 milhões de hectares, com tendência a um crescimento anual médio de 3% (International Service for the Acquisition of Agri-Biotech Applications, 2019). A tecnologia está disponível comercialmente para 31 culturas, incluindo espécies arbóreas, oleaginosas, leguminosas, grãos, frutíferas, olerícolas e ornamentais; no entanto há predominância no uso de culturas como a soja, milho e algodão, que compreendem 50%, 33% e 12% da área mundial plantada com culturas biotecnológicas, respectivamente. A lista de novas características introduzidas é extensa e diversa, incluindo resistência a insetos e doenças, tolerância a herbicidas, alteração do crescimento e produtividade, modificação da qualidade do produto, controle do sistema de polinização e tolerância a estresses abióticos. Para essa última característica, todos os eventos disponíveis conferem tolerância à seca, em três culturas diferentes, milho, soja e cana-de-açúcar, com transgenes de origem bacteriana e vegetal (Tabela 2).

O milho transgênico MON87460, aprovado para consumo em 18 países, incluindo o Brasil, e em países da União Europeia, foi transformado para a superexpressão do gene *BscspB*, que codifica a proteína de choque frio B de *Bacillus subtilis*, que age como uma chaperona na proteção de moléculas de RNA. Em testes conduzidos a campo, plantas transgênicas apresentaram produtividade em torno de 6% superior à do controle convencional (plantas não transformadas), sob condições limitantes de água, sendo que não foram observadas diferenças significativas entre os valores de produtividade dos dois genótipos sob irrigação plena. A superioridade do milho MON87460, em comparação ao controle, foi relacionada à sua maior capacidade de aclimação em ambiente de déficit hídrico, associada a uma redução transiente do crescimento foliar, diminuição do uso de água e consequente aumento da eficiência de uso de água, o que levou a um aumento do crescimento das espigas e grãos (Nemali et al., 2015).

Outra planta transgênica liberada comercialmente apresentando tolerância à seca é o evento de soja Verdeca HB4, com superexpressão do fator de transcrição *Hahb-4* isolado de girassol. Plantas superexpressando o gene *Hahb-4* apresentaram maior taxa de sobrevivência e tiveram o crescimento menos afetado sob déficit hídrico severo, em comparação a plantas não transformadas (Dezar et al., 2005). Esse fator de transcrição é um componente da via de sinalização de etileno e induz o retardo da senescência e aumento da tolerância à desidratação. Sua superexpressão reduz a sensibilidade de plantas ao etileno exógeno, tem efeito repressor na expressão de genes da via de síntese e sinalização deste fito-hormônio e induz a expressão de genes envolvidos na osmoproteção (Manavella et al., 2006). Até o momento, esse evento está aprovado para plantio no Brasil, nos Estados Unidos da América e na Argentina.

A modulação da expressão do gene *BetA*, que codifica a enzima colina desidrogenase, envolvida na osmoproteção, também foi alvo da engenharia genética para o desenvolvimento de plantas tolerantes ao déficit hídrico. Plantas que superexpressam esse gene acumulam acentuadamente glicina betaína e, sob déficit hídrico, apresentam um melhor ajuste osmótico em folhas e raízes e menor inibição da fotossíntese, associada a valores superiores de condutância estomática e maior turgidez foliar, em comparação a plantas não transformadas. Também demonstraram menor peroxidação de lipídios e maior integridade de membranas celulares em condição de estresse (Quan et al., 2004; Lv et al., 2007). Apesar de os efeitos positivos da superexpressão de *BetA* na promoção da tolerância à seca terem sido demonstrados em plantas economicamente importantes, como milho e algodão, a tecnologia para comercialização está disponível apenas para cana-de-açúcar, com aprovação de uso somente na Indonésia.

Os avanços recentes no desenvolvimento de ferramentas genômicas permitiram o surgimento da engenharia genética de precisão, via tecnologias de edição genômica, com as quais é possível a manipulação específica de sequências

Tabela 1. Variedades de plantas obtidas por mutagenese induzida nos últimos 10 anos.

Nome da variedade	País desenvolvedor	Ano de registro	Nome comum (nome científico)	Método de obtenção	Novas qualidades
Bnadhah-19	Bangladesh	2017	Arroz (<i>Oryza sativa</i>)	Irradiação com feixes de ions de carbono	Tolerância à seca, grãos longos e finos com cor amarela dourada
DT2010	Vietnã	2017	Soja (<i>Glycine max</i>)	Cruzamento de duas variedades mutantes-induzidas	Precocidade, alta produtividade, resistência à ferrugem e tolerância à seca
DT2012	Vietnã	2017	Soja (<i>G. max</i>)	Cruzamento de duas variedades mutantes-induzidas	Alta produtividade, resistência à ferrugem e tolerância à seca
Rc346	Filipinas	2013	Arroz (<i>O. sativa</i>)	Irradiação com raios gama	Tolerância à seca
Hangmai901	China	2011	Trigo (<i>Triticum aestivum</i>)	Mutagenese espacial e a técnica de duplo haploide	Tolerância à seca e alto peso de grãos
Rc272	Filipinas	2011	Arroz (<i>O. sativa</i>)	Irradiação com raios gama	Tolerância à seca e salinidade
DT2008	Vietnã	2010	Soja (<i>G. max</i>)	Irradiação com raios gama	Alta produtividade, resistência a míldio e tolerância à seca
Longfumai 19	China	2010	Trigo (<i>T. aestivum</i>)	Mutagenese espacial	Tolerância à seca, alta produtividade e boa adaptabilidade
Huayu 32	China	2009	Amendoim (<i>Arachis hypogaea</i>)	Hibridização com mutante obtido via irradiação com raios gama	Alta produtividade, boa qualidade, tolerância mediana à seca e tolerância à inundação
Fermer	Bulgária	2009	Trigo (<i>T. aestivum</i>)	Irradiação com raios gama	Alta produtividade, boa qualidade, tolerância à seca e ao frio e resistência à ferrugem
Longfumai 17	China	2007	Trigo (<i>T. aestivum</i>)	Irradiação com raios gama	Boa qualidade de grãos, alta produtividade e tolerância à seca
MAGINE	Cuba	2007	Tomate (<i>Lycopersicon esculentum</i>)	Irradiação com raios gama	Boa qualidade e tolerância à seca
Maybel	Cuba	2007	Tomate (<i>L. esculentum</i>)	Irradiação com raios gama	Alta performance em condição de seca
Shaamong 138	China	2007	Trigo (<i>T. aestivum</i>)	Não informado	Tolerância à seca, alta produtividade e boa adaptabilidade
TAS-82	Índia	2007	Girassol (<i>Helianthus annuus</i>)	Não informado	Tolerância à seca e resistência a fungo
Albisoara	República da Moldávia	2007	Soja (<i>G. max</i>)	Hibridização com variedade mutante-induzida	Tolerância à seca, alto conteúdo de proteínas e alta produtividade
Amelina	República da Moldávia	2007	Soja (<i>G. max</i>)	Hibridização com variedade mutante-induzida	Tolerância à seca, alto conteúdo de proteínas e alta produtividade

Fonte: International Atomic Energy Agency (2018).

Tabela 2. Eventos de plantas transgênicas com características de tolerância à seca liberados comercialmente.

Cultura/ nome evento	Gene/produto	Fonte do gene	Função	Desenvolvedor
Milho (<i>Zea mays</i>)/ MON87460	<i>BscspB</i> / proteína de choque frio B	<i>Bacillus subtilis</i>	Mantém funcionamento celular sob déficit hídrico pela preservação da qualidade do RNA e tradução	Monsanto/Basf
Soja (<i>Glycine max</i>)/ IND-00410-5	<i>Hahb-4</i> / fator de transcrição	<i>Helianthus annuus</i>	Controle da transcrição de genes em condição de desidratação	Verdeca
Cana-de-açúcar (<i>Saccharum sp.</i>)/ NX1T, NX4T, NX6T	<i>BetA</i> /colina desidrogenase	<i>Escherichia coli</i> <i>Rhizobium meliloti</i>	Catalisa a produção do osmoprotetor glicina betaina	PT Pertamina (Persero)

Fonte: International Service for the Acquisition of Agri-biotech Applications (2019).

de DNA de um indivíduo, tanto quanto ao tipo de mutação a ser introduzida, como ao seu local de inserção no genoma. Com esses métodos, a mutagenese induzida passa a não ser mais um fenômeno aleatório. Dentre os disponíveis, merece destaque a tecnologia CRISPR (*Clustered Regularly Interspaced Short Palindromic Repeats*), pela sua relativa simplicidade, eficiência e baixo custo. Esse método é baseado no sistema de defesa de procariotos no qual uma nucleasse bacteriana é direcionada a uma sequência específica no genoma, guiada por uma molécula de RNA com aproximadamente 20 pb. A enzima é capaz de clivar a dupla fita de DNA em uma região pré-determinada do genoma da planta, e o seu sistema de reparo propicia a união de extremidades não homólogas, levando a inserção ou deleção de bases e consequente perda da função gênica pela introdução de mutações de alteração ou perda de sentido e tradução de uma proteína truncada ou incompleta. Outra forma de reparo é por homologia direta, por meio do qual é possível realizar inserções ou substituições de sequências de DNA sítio-dirigidas. O método CRISPR pode ser considerado revolucionário pela sua universalidade, pela agilidade em se gerar indivíduos com o geno-

ma editado de forma precisa e também por ser possível produzir mutantes homocigotos para múltiplos genes alvos em uma única geração (Jinek et al., 2012; Belhaj et al., 2015).

Apesar de a tecnologia CRISPR ser relativamente recente, já há casos descritos de seu uso na geração de plantas mais tolerantes ao déficit hídrico. Shi et al. (2017) utilizaram essa tecnologia para o controle da expressão em milho do gene *ZmARGOS8*, um regulador negativo da via de resposta a etileno. A proteína ARGOS8 interage com receptores da via de sinalização, modulando a percepção de etileno em estágios iniciais da via de transdução de sinal. Neste trabalho, o nível de expressão de *ZmARGOS8* foi aumentado por meio da inserção da região promotora de outro gene do milho ou pela substituição de sua região promotora nativa. Estudos em condição de campo mostraram que, em comparação ao genótipo não editado, essas variantes *ZmARGOS8* apresentaram aumento de produtividade de grão sob déficit hídrico na fase de floração, demonstrando a aplicação da tecnologia CRISPR na geração de novas variantes alélicas úteis ao melhoramento genético visando à tolerância a estresses abióticos.

A tecnologia CRISPR apresenta grande potencial para o acelerar o desenvolvimento de culturas biotecnológicas e facilitar o processo de regulamentação e seu uso comercial, uma vez que a indução de pequenas modificações no genoma da planta, como mutações pontuais, pode não ser considerada transgenia. No Brasil, já há caso de aprovação para uso comercial de uma variedade de milho ceroso da empresa Corteva com elevado teor de amilopectina, obtido pela inativação de um gene responsável pela amilose (*Wx1*) (Chilcoat et al., 2017).

Considerações finais

Os recursos genéticos vegetais compõem as bases da segurança alimentar e incluem uma grande diversidade de espécies silvestres, variedades tradicionais ou crioulas e as cultivares modernas, incluindo as biotecnológicas. Esses recursos são diretamente utilizados para a alimentação humana ou animal, produção de fibras, energia, vestimentas e abrigos. A conservação e o uso sustentável desses recursos tornam-se essenciais para se assegurar a produção agrícola e encarar os crescentes desafios gerados pelas mudanças climáticas.

O melhoramento para o aumento da produtividade de culturas em condições subótimas ou de estresses abióticos intensificados, como a seca, seguirá a tendência de uso de múltiplas abordagens, necessitando a integração de técnicas de melhoramento clássico, de biotecnologia e de manejo de culturas. Outro ponto crucial será a necessidade de diversificação de culturas agrícolas.

As modernas ferramentas genômicas permitiram, com intenso potencial, a identificação de reguladores chave do estado hídrico das plantas e o rápido desenvolvimento de diversas abordagens para a aquisição de plantas mais tolerantes à seca. No entanto, apesar de a contribuição positiva da biotecnologia na geração de novas cultivares tolerantes à seca ser consenso, algumas dificuldades ainda precisam ser superadas como:

- O fato de os processos metabólicos que contribuem para a tolerância à seca em plantas não estarem totalmente elucidados, o que ainda exige intensa pesquisa nessa área do conhecimento.
- As particularidades da grande variedade de espécies vegetais, o que faz com que, em algumas situações, a tecnologia desenvolvida para uma espécie não seja transponível com igual eficiência para outra, necessitando contínuos estudos e inovações.
- O elevado custo para o desenvolvimento e liberação de uma cultura biotecnológica no mercado, o que faz com que instituições públicas de pesquisa e ensino brasileiras, que dominam as mais modernas ferramentas biotecnológicas, se tornem pouco competitivas na geração dessas tecnologias, que é dominada pelas grandes empresas privadas do setor. O elevado custo de liberação de culturas biotecnológicas também inviabiliza o emprego da tecnologia para culturas com pouco potencial econômico.
- O acesso dificultado às mais recentes tecnologias aos pequenos produtores, geralmente presentes em áreas marginais, mais suscetíveis aos efeitos das mudanças climáticas.

Referências

- ALTER, S.; BADER, K. C.; SPANNAGL, M.; WANG, Y.; BAUER, E.; SCHÖN, C. C.; MAYER, K. F. DroughtDB: an expert-curated compilation of plant drought stress genes and their homologs in nine species. **Database**, v. 2015, 46, p. 1-7, May 2015. DOI: [10.1093/database/bav046](https://doi.org/10.1093/database/bav046).
- ARAÚJO, F. P. de ; MELO, N. F. de; FALEIRO, F. G. **Cultivar de maracujazeiro silvestre (*Passiflora cincinnata* Mast.) para a Caatinga e para o Cerrado BRS Sertão Forte**. Petrolina: Embrapa Semiárido, 2016. 2 p. Disponível em: <https://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/infoteca/bitstream/doc/1046334/1/Folder12016.pdf>. Acesso em: 16 set. 2019.
- BASSU, S.; BRISSON, N.; DURAND, J. L.; BOOTE, K.; LIZASO, J.; JONES, J. W.; ROSENZWEIG, C.; RUANE, A. C.; ADAM, M.; BARON, C.; BASSO, B.; BIERNATH, C.; BOOGAARD, H.; CONIUN, S.; CORBEELS, M.; DERYNG, D. How do various maize crop models vary in their responses to climate change factors? **Global Change Biology**, v. 20, n. 7, p. 2301-2320, 2014. DOI: [10.1111/gcb.1252](https://doi.org/10.1111/gcb.1252).

- BELHAJ, K.; CHAPARRO-GARCIA, A.; KAMOUN, S.; PATRON, N. J.; NEKRASOV, V. Editing plant genomes with CRISPR/Cas9. **Current Opinion in Biotechnology**, v. 32, p. 76-84, Apr. 2015. DOI: [10.1016/j.copbio.2014.11.007](https://doi.org/10.1016/j.copbio.2014.11.007).
- BEVAN, M. W.; FLAVELL, R. B.; CHILTON, M. D. A chimaeric antibiotic resistance gene as a selectable marker for plant cell transformation. **Nature**, v. 304, p. 184-187, 1983. DOI: [10.1038/304184a0](https://doi.org/10.1038/304184a0).
- BLUM, A. Genetic resources for drought resistance. In: BLUM, A. **Plant breeding for water-limited environments**. New York: Springer, 2011. p. 217-234.
- BRASIL. Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. **CultivarWeb**: Registro Nacional de Cultivares – RNC. Brasília, DF, 2019. Disponível em: http://sistemas.agricultura.gov.br/snpc/cultivarweb/cultivares_registradas.php. Acesso em: 22 ago. 2019.
- BRASILEIRO, A. C. M.; MORGANTE, C. V.; ARAUJO, A. C. G.; SORAYA C. M.; LEAL-BERTIOLI, S. C. M.; SILVA, A. K.; MARTINS, A. C. Q.; VINSON, C. C.; SANTOS, C. M. R.; BONFIM, O.; TOGAWA, R. C.; SARAIVA, M. A. P.; BERTIOLI, D. J.; GUIMARAES, P. M. Transcriptome profiling of wild *Arachis* from water-limited environments uncovers drought tolerance candidate genes. **Plant Molecular Biology Reporter**, v. 33, n. 6, p. 1876-1892, Apr. 2015. DOI: [10.1007/s11105-015-0882-x](https://doi.org/10.1007/s11105-015-0882-x).
- CASTAÑEDA-ÁLVAREZ, N. P.; KHOURY, C. K.; ACHICANOY, H. A.; BERNAU, V.; DEMPEWOLF, H.; EASTWOOD, R. J.; GUARINO, L.; HARKER, R. H.; JARVIS, A.; MAXTED, N.; MÜLLER, J. V.; RAMIREZ-VILLEGAS, J.; SOSA, C. C.; STRUIK, P. C.; VINCENT, H.; TOLL, J. Global conservation priorities for crop wild relatives. **Nature Plants**, v. 2, Mar. 2016. DOI : [10.1038/nplants.2016.22](https://doi.org/10.1038/nplants.2016.22).
- CERA, J. C.; STRECK, N. A.; FENSTERSEIFER, C. A. J.; FERRAZ, S. E. T.; BEXAIRA, K. P.; SILVEIRA, W. B.; CARDOSO, A. P. Soybean yield in future climate scenarios for the state of Rio Grande do Sul, Brazil. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 52, n. 6, p. 380-392, 2017. DOI: [10.1590/s0100-204x2017000600002](https://doi.org/10.1590/s0100-204x2017000600002).
- CHARMET, G. Wheat domestication: lessons for the future. **Comptes Rendus Biologies**, v. 334, n. 3, p. 212-220, Mar. 2011. DOI: [10.1016/j.crv.2010.12.013](https://doi.org/10.1016/j.crv.2010.12.013).
- CHILCOAT, D.; LIU, Z.-B.; SANDER, J. Use of CRISPR/Cas9 for crop improvement in maize and soybean. **Progress in Molecular Biology and Translational Science**, v. 149, p. 27-46, 2017. DOI: [10.1016/bs.pmbts.2017.04.005](https://doi.org/10.1016/bs.pmbts.2017.04.005).
- DEZAR, C. A.; GAGO, G. M.; GONZÁLEZ, D. H.; CHAN, R. L. *Hahb-4*, a sunflower homeobox-leucine zipper gene, is a developmental regulator and confers drought tolerance to *Arabidopsis thaliana* plants. **Transgenic Research**, v. 14, n. 4, p. 429, Mar. 2005. DOI: [10.1007/s11248-005-5076-0](https://doi.org/10.1007/s11248-005-5076-0).
- DHANKHER, O. P.; FOEYR, C. H. Climate resilient crops for improving global food security and safety. **Plant, Cell & Environment**, v. 41, n. 5, p. 877-884, Apr. 2018. DOI: [10.1111/pce.13207](https://doi.org/10.1111/pce.13207).
- DUTRA, W. F.; GUERRA, Y. L.; RAMOS, J. P. C.; FERNANDES, P. D.; SILVA, C. R. C.; BERTIOLI, D. J.; LEAL-BERTIOLI, S. C. M.; SANTOS, R. C. Introgression of wild alleles into the tetraploid peanut crop to improve water use efficiency, earliness and yield. **Plos One**, v. 13, n. 6, e0198776, 2018. DOI: [10.1371/journal.pone.0198776](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0198776).
- EMBRAPA. **Alelo**. Disponível em: <http://alelobag.cenargen.embrapa.br>. Acesso em: 20 ago. 2019.
- FAO. **Biodiversity**. Disponível em: <http://www.fao.org/biodiversity/components/plants/en>. Acesso em: 3 set. 2018.
- FARRANT, J. M.; MOORE, J. P. Programming desiccation-tolerance: from plants to seeds to resurrection plants. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 14, n. 3, p. 340-345, June 2011. DOI: [10.1016/j.pbi.2011.03.018](https://doi.org/10.1016/j.pbi.2011.03.018).
- GENESYS. **Genesys is an online platform where you can find information about Plant Genetic Resources for Food and Agriculture (PGRFA) conserved in genebanks worldwide**. Disponível em: <https://www.genesys-pgr.org>. Acesso em: 20 ago. 2019.
- GOODSTEIN, D. M.; SHU, S.; HOWSON, R.; NEUPANE, R.; HAYES, R. D.; FAZO, J.; MITROS, T.; DIRKS, W.; HELLSTEN, U.; PUTNAM, N.; ROKHSAR, D. S. Phytozome: a comparative platform for green plant genomics. **Nucleic Acids Research**, v. 40, p. 1178-1186, Jan. 2012. DOI: [10.1093/nar/gkr944](https://doi.org/10.1093/nar/gkr944).
- GUIMARAES, L. A.; MOTA, A. P. Z.; ARAUJO, A. C. G.; FIGUEIREDO, L. F. A.; PEREIRA, B. M.; SARAIVA, M. A. P.; SILVA, R. B.; DANCHIN, E. G. J.; GUIMARAES, P. M.; BRASILEIRO, A. C. M. Genome-wide analysis of expansin superfamily in wild *Arachis* discloses a stress-responsive expansin-like B gene. **Plant Molecular Biology**, v. 94, n. 1-2, p. 79-96, 2017. DOI: [10.1007/s11103-017-0594-8](https://doi.org/10.1007/s11103-017-0594-8).
- HAUDRY, A.; CENCI, A.; RAVEL, C.; BATAILLON, T.; BRUNEL, D.; PONCET, C.; HOCHU, I.; POIRIER, S.; SANTONI, S.; GLÉMIN, S.; DAVID, J. Grinding up wheat: A massive loss of nucleotide diversity since domestication. **Molecular Biology and Evolution**, v. 24, n. 7, p. 1506-1517, July 2007. DOI: [10.1093/molbev/msm077](https://doi.org/10.1093/molbev/msm077).
- INTERNATIONAL ATOMIC ENERGY AGENCY. **Mutant variety database**. Disponível em: <https://mvd.iaea.org/#Search>. Acesso em: 27 jul. 2018.
- INTERNATIONAL SERVICE FOR THE ACQUISITION OF AGRI-BIOTECH APPLICATIONS. **Brief 54**: Global Status of Commercialized Biotech/GM Crops: 2018. Disponível em: <http://www.isaaa.org/resources/publications/briefs/54/default.asp>. Acesso em: 10 jul. 2019.
- JARAMILLO, J.; CHABI-OLAYE, A.; KAMONJO, C.; JARAMILLO, A.; VEGA, F. E.; POEHLING, H.-M.; BORGEMEISTER, C. Thermal tolerance of the coffee berry borer *Hypothenemus hampei*: Predictions of climate change impact on a tropical insect pest. **Plos One**, v. 4, n. 8, e6487, Ago. 2009. DOI: [10.1371/journal.pone.0006487](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0006487).

- JIA, G.; SHEVLIKOVA, E. Land-climate interactions. In: INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE. **Climate change land**: special report. Cambridge University Press, 2019. cap. 2, p. 132-247. Disponível em: https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/sites/4/2020/05/Chapter_2_FINAL.pdf Acesso em: 15 ago. 2019.
- JINEK, M.; CHYLINSKI, K.; FONFARA, I.; HAUER, M.; DOUDNA, J. A.; CHARPENTIER, E. A programmable dual-RNA-guided DNA endonuclease in adaptive bacterial immunity. **Science**, v. 337, n. 6096, p. 816-821, Aug. 2012. DOI: [10.1126/science.1225829](https://doi.org/10.1126/science.1225829).
- KEW ROYAL BOTANIC GARDEN. **Plant Genomics 2017**. Disponível em: <https://stateoftheworldsplants.org/2017/plant-genomics.html>. Acesso em: 21 set. 2018.
- KHARKWAL, M. C. A brief history of plant mutagenesis. In: SHU, Q. Y.; FORSTER, B. P.; NAKAGAWA, H. (ed.). **Plant mutation breeding and biotechnology**. Oxfordshire: CAB International: FAO, 2012. p. 21-30.
- KOLE, C.; MUTHAMILARASAN, M.; HENRY, R.; EDWARDS, D.; SHARMA, R.; ABBERTON, M.; BATLEY, J.; BENTLEY, A.; BLAKENEY, M.; BRYANT, J.; CAI, H.; CAKIR, M.; CSEKE, L. J.; COCKRAM, J.; OLIVEIRA, A. C. de; PACE, C.; DEMPEWOLF, H.; ELLISON, S.; GEPTS, P.; GREENLAND, A.; HALL, A.; HORI, K.; HUGHES, S.; HUMPHREYS, M. W.; IORIZZO, M.; ISMAIL, A. M.; MARSHALL, A.; MAYES, S.; NGUYEN, H. T.; OGBONNAYA, F. C.; ORTIZ, R.; PATERSON, A. H.; SIMON, P. W.; TOHME, J.; TUBEROSA, R.; VALLIYODAN, B.; VARSHNEY, R. K.; WULLSCHLEGER, S. D.; YANO, M.; PRASAD, M. Application of genomics-assisted breeding for generation of climate resilient crops: progress and prospects. **Frontiers in Plant Science**, v. 6, p. 563, Ago. 2015. DOI: [10.3389/fpls.2015.00563](https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00563).
- KRAMER, M. G.; REDENBAUGH, K. Commercialization of a tomato with an antisense polygalacturonase gene: The FLAVR SAVR™ tomato story. **Euphytica**, v. 79, p. 293-297, 1994. DOI: [10.1007/BF00022530](https://doi.org/10.1007/BF00022530).
- LE, T. T. T.; WILLIAMS, B.; MUNDREE, S. G. An osmotin from the resurrection plant *Tripogon loliiformis* (*TIOsm*) confers tolerance to multiple abiotic stresses in transgenic rice. **Physiologia Plantarum**, v. 162, n. 1, p. 13-34, jan. 2018. DOI: [10.1111/ppl.12585](https://doi.org/10.1111/ppl.12585).
- LIN, B. B. Resilience in agriculture through crop diversification: Adaptive management for environmental change. **BioScience**, v. 61, n. 3, p. 183-193, Mar. 2011. DOI: [10.1525/bio.2011.61.3.4](https://doi.org/10.1525/bio.2011.61.3.4).
- LIU, X.; WANG, Z.; WANG, L.; WU, R.; PHILLIPS, J.; DENG, X. LEA 4 group genes from the resurrection plant *Boea hygrometrica* confer dehydration tolerance in transgenic tobacco. **Plant Science**, v. 176, n. 1, p. 90-98, Jan. 2009. DOI: [10.1016/j.plantsci.2008.09.012](https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2008.09.012).
- LU, X.; YIN, Z.; WANG, J.; CHEN, X.; WANG, D.; WANG, S.; GUO, L.; FAN, W.; CHEN, C.; WANG, X.; CUI, R.; ZHANG, B.; HAN, M.; YANG, X.; YE, W. Identification and function analysis of drought-specific small RNAs in *Gossypium hirsutum* L. **Plant Science**, v. 280, p. 187-196, Mar. 2019. DOI: [10.1016/j.plantsci.2018.11.015](https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2018.11.015).
- LV, S.; YANG, A.; ZHANG, K.; WANG, L.; ZHANG, J. Increase of glycine betaine synthesis improves drought tolerance in cotton. **Molecular Breeding**, v. 20, n. 3, p. 233-248, Oct. 2007. DOI: [10.1007/s11032-007-9086-x](https://doi.org/10.1007/s11032-007-9086-x).
- MANAVELLA, P. A.; ARCE, A. L.; DEZAR, C. A.; BITTON, F.; RENOU, J.-P.; CRESPI, M.; CHAN, R. L. Cross-talk between ethylene and drought signalling pathways is mediated by the sunflower *Hahb-4* transcription factor. **The Plant Journal**, v. 48, n. 1, p. 125-137, Oct. 2006. DOI: [10.1111/j.1365-3113X.2006.02865.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-3113X.2006.02865.x).
- MBINDA, W.; OMBORI, O.; DIXELIUS, C.; ODUOR, R. *Xerophyta viscosa* aldose reductase, *XvAld1*, enhances drought tolerance in transgenic sweetpotato. **Molecular Biotechnology**, v. 60, n. 3, p. 203-214, 2018. DOI: [10.1007/s12033-018-0063-x](https://doi.org/10.1007/s12033-018-0063-x).
- MOUSAVI-DERAZMAHALLEH, M.; BAYER, P. E.; HANE, J. K.; VALLIYODAN, B.; NGUYEN, H. T.; NELSON, M. N.; ERSKINE, W.; VARSHNEY, R. K.; PAPA, R.; EDWARDS, D. Adapting legume crops to climate change using genomic approaches. **Plant, Cell and Environment**, v. 42, n. 1, p. 6-19, 2019. DOI: [10.1111/pce.13203](https://doi.org/10.1111/pce.13203).
- NEMALI, K. S.; BONIN, C.; DOHLEMAN, F. G.; STEPHENS, M.; REEVES, W. R.; NELSON, D. E.; CASTIGLIONI, P.; WHITSEL, J. E.; SAMMONS, B.; LAWSON, M. Physiological responses related to increased grain yield under drought in the first biotechnology-derived drought-tolerant maize. **Plant, Cell and Environment**, v. 38, n. 9, p. 1866-1880, 2015. DOI: [10.1111/pce.12446](https://doi.org/10.1111/pce.12446).
- OLIVER, M. J.; TUBA, Z.; MISHLER, B. D. The evolution of vegetative desiccation tolerance in land plants. **Plant Ecology**, v. 151, p. 85-100, 2000. DOI: [10.1023/A:1026550808557](https://doi.org/10.1023/A:1026550808557).
- PÁDUA, J. G. Banco genético da Embrapa e o seu papel de conservação da diversidade genética da flora brasileira. **RG News**, v. 2, n. 1, p. 62-69, 2016.
- PARRY, M. A. J.; MADGWICK, P. J.; BAYON, C.; TEARALL, K.; HERNANDEZ-LOPEZ, A.; BAUDO, M.; RAKSZEI, M.; HAMADA, W.; AL-YASSIN, A.; OUABBOU, H.; LABHILILI, M.; PHILLIPS, A. L. Mutation discovery for crop improvement. **Journal of Experimental Botany**, v. 60, n. 10, p. 2817-28251, July 2009. DOI: [10.1093/jxb/erp189](https://doi.org/10.1093/jxb/erp189).
- PLACIDO, D. F.; CAMPBELL, M.; JIN, J.; CUI, X.; KRUGER, G. R.; BAENZIGER, P. S.; WALIA, H. Introgression of novel traits from a wild wheat relative improves drought adaptation in wheat (*Triticum aestivum*). **Plant Physiology**, v. 161, n. 4, p. 1806-1819, Apr. 2013. DOI: [10.1104/pp.113.214262](https://doi.org/10.1104/pp.113.214262).
- QUAN, R.; SHANG, M.; ZHANG, H.; ZHAO, Y.; ZHANG, J. Engineering of enhanced glycine betaine synthesis improves drought tolerance in maize. **Plant Biotechnology Journal**, v. 2, n. 6, p. 477-486, 2004. DOI: [10.1111/j.1467-7652.2004.00093.x](https://doi.org/10.1111/j.1467-7652.2004.00093.x).

SANTOS, C. A. F.; CAVALCANTI, N. B.; NASCIMENTO, C. E. S.; LIMA FILHO, J. M. P.; ANJOS, J. B.; OLIVEIRA, V. R. Umbuzeiro: pesquisas, potenciais e desafios. In: ROMÃO, R. R.; RAMOS, S. R. R. (org.). **Recursos genéticos vegetais no Estado da Bahia**. Feira de Santana: Ed. da UEFS, 2005. p. 69-81.

SCOTT, P. Resurrection plants and the secrets of eternal leaf. **Annals of Botany**, v. 85, n. 2, p. 159-166, Feb. 2000. DOI: [10.1006/anbo.1999.1006](https://doi.org/10.1006/anbo.1999.1006).

SHI, J.; GAO, H.; WANG, H.; LAFITTE, H. R.; ARCHIBALD, R. L.; YANG, M.; HAKIMI, S. M.; MO, H.; HABBEN, J. E. ARGOS8 variants generated by CRISPR-Cas9 improve maize grain yield under field drought stress conditions. **Plant Biotechnology Journal**, v. 15, n. 2, p. 207-216, 2017. DOI: [10.1111/pbi.12603](https://doi.org/10.1111/pbi.12603).

VARSHNEY, R. K.; SINGH, V. K.; KUMAR, A.; POWELL, W.; SORRELLS, M. E. Can genomics deliver climate-change ready crops? **Current Opinion in Plant Biology**, v. 45, Part B, p. 1-7, Oct. 2018. DOI: [10.1016/j.pbi.2018.03.007](https://doi.org/10.1016/j.pbi.2018.03.007).

WANG, B.; DU, H.; ZHANG, Z.; XU, W.; DENG, X. *BhbZIP60* from resurrection plant *Boea hygrometrica* is an mRNA splicing-activated endoplasmic reticulum stress regulator involved in drought tolerance. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, p. 245, 2017. DOI: [10.3389/fpls.2017.00245](https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00245).

WRIGHT, S. I.; BI, I. V.; SCHROEDER, S.G.; YAMASAKI, M.; DOEBLEY, J. F.; MCMULLEN, M. D.; GAUT, B. S. The effects of artificial selection on the maize genome. **Science**, v. 308, n. 5726, p. 1310-1314, 2005. DOI: [10.1126/science.1107891](https://doi.org/10.1126/science.1107891).

ZHANG, Z.; CUI, F.; ZHANG, L.; WEN, X.; LUO, X.; ZHOU, Y.; LI, X.; WAN, Y.; ZHANG, J.; XIE, J. Development and identification of a introgression line with strong drought resistance at seedling stage derived from *Oryza sativa* L. mating with *Oryza rufipogon* Griff. **Euphytica**, v. 200, n. 1, p. 1-7, 2014. DOI: [10.1007/s10681-014-1121-5](https://doi.org/10.1007/s10681-014-1121-5).