

COMPARAÇÃO ESTRUTURAL DA ALENO ÓXIDO CICLASE (AOC) EM TRÊS ESPÉCIES VEGETAIS: TOMATEIRO, MILHO E ARABIDOPSIS

Acceptance date: 02/09/2024

Mônica Trindade de Abreu

Carlos Augusto Cavalcante de Oliveira

RESUMO: O ácido jasmônico é um dos principais hormônios de defesa de plantas e depende da interação de uma série de enzimas que desencadeiam a resposta adequada. A Aleno Oxido Ciclase catalisa a produção do último intermediário cloroplastidial (Ácido 12-Oxofitodienoico). Assim, o objetivo deste trabalho é realizar uma comparação estrutural dessas proteínas em duas espécies agrícolas (tomateiro e planta de milho) e um organismo modelo (Arabidopsis). Para isso, a sequência primária foi coletada em duas plataformas de dados genéticos (NCBI e UniProt). Em seguida, esses dados foram tratados por meio dos seguintes softwares: Clustal Omega, SwissModel e EXpasy ProtParam. Os seguintes resultados foram obtidos: As sequências de aminoácidos das AOCs de Arabidopsis, Tomateiro e Milho são bem conservadas, preservando unidades funcionais através da evolução; A porção não essencial das sequências de aminoácidos parece estar

sujeita à deriva genética, não refletindo a função evolutiva da proteína no sistema de defesa das plantas; A parte essencial da AOC, crucial para a catálise e regulação de reações, é conservada evolutivamente devido à sua importância no sistema de defesa das plantas; alterações nas propriedades físico-químicas podem afetar a capacidade catalítica da AOC por causa de impedimentos estéricos ou repulsão de cargas similares; a variação no número de aminoácidos e no peso molecular entre as AOCs das três espécies sugere que alguns aminoácidos não têm função específica; e a AOC é sensível a condições extremas de temperatura e pH, o que pode comprometer seu funcionamento e a defesa das plantas nas três espécies investigadas.

PALAVRAS-CHAVE: Bioinformática; defesa de plantas; bioquímica.

STRUCTURAL COMPARISON OF ALLENE OXIDE CYCLASE (AOC) IN THREE PLANT SPECIES: TOMATO, MAIZE, AND ARABIDOPSIS

ABSTRACT: Jasmonic acid is one of the main plant defense hormones and relies on the interaction of a series of enzymes to trigger the appropriate response. Allene

Oxide Cyclase catalyzes the production of the last plastidial intermediate (12-Oxophytodienoic Acid). Thus, the aim of this work is to perform a structural comparison of these proteins in two agricultural species (tomato and maize) and a model organism (*Arabidopsis*). For this purpose, the primary sequence was collected from two genetic data platforms (NCBI and UniProt). Then, these data were processed using the following software: Clustal Omega, SwissModel, and EXpasy ProtParam. The following results were obtained: The amino acid sequences of AOCs from *Arabidopsis*, Tomato, and Maize are highly conserved, preserving functional units through evolution; The non-essential portion of the amino acid sequences appears to be subject to genetic drift, not reflecting the evolutionary function of the protein in the plant defense system; The essential part of the AOC, crucial for catalysis and regulation of reactions, is evolutionarily conserved due to its importance in the plant defense system; alterations in physicochemical properties can affect the catalytic ability of AOC because of steric hindrance or similar charge repulsion; the variation in the number of amino acids and molecular weight among the AOCs of the three species suggests that some amino acids do not have a specific function; and the AOC is sensitive to extreme temperature and pH conditions, which can compromise its function and the defense mechanisms of plants in the three species investigated.

KEYWORDS: Bioinformatics; plant defense; biochemistry.

INTRODUÇÃO

O Ácido Jasmônico (AJ) é um hormônio de defesa vegetal que atua como promotor de resistência a patógenos biotróficos e hemibiotróficos em diversas espécies (GHORBEL et al., 2021). Sua biossíntese é catalisada por uma série de enzimas localizadas em três compartimentos celulares diferentes: o cloroplasto, os peroxissomos e o citoplasma (OLIVEIRA et al., 2021). A produção do último intermediário cloroplastidial – Ácido 12-Oxofitodienoico (12-OPDA) – é catalisada pela Aleno Óxido Ciclase (AOC), uma enzima já caracterizada para uma gama de espécies vegetais (como em Liu et al. (2015) e Schaller et al. (2008)). Essa enzima é um importante regulador da produção de AJ (RIEMANN et al, 2013) e, portanto, de defesa da planta contra insetos e patógenos. Não obstante sua estrutura já estar solucionada, a comparação da estrutura de enzimas em espécies diferentes é de grande relevância, já que permite fazer inferências sobre a fisiologia e filogenia das espécies envolvidas, além de servir como substrato para o desenvolvimento de estudos moleculares e botânicos.

O milho (*Zea mays L.*) é o segundo grão mais produzido pelo agronegócio brasileiro (SILVA et al., 2020), apresentando em 2021 um volume de produção de cerca de 88 milhões de toneladas (IBGE, 2023). Este cereal é muito produzido em função do plantio e colheita facilitados, sendo principalmente utilizado para a alimentação animal, como fonte energética (COELHO, 2018). O tomateiro (*Solanum Lycopersicum*) é uma das culturas mais comuns na culinária brasileira, sendo muito consumida tanto em função de fatores culturais quanto à sua qualidade nutricional (DORAIS et al., 2008). Além disso, esta planta tem se tornado um

dos organismos mais utilizados para o desenvolvimento de experimentos, especialmente em ciências como a biotecnologia (GERSZBERG et al, 2014). A *Arabidopsis thaliana*, por outro lado, é um organismo modelo utilizado para o desenvolvimento de pesquisas em diversas áreas, como genética, bioquímica e fisiologia de plantas (VAN NORMAN e BENFEY, 2009). Todos estes organismos apresentam a estrutura e composição de sua AOC desvendados e disponibilizados em bancos de dados genéticos e bioquímicos (SALANOUBAT et al., 2000; SUN et al., 2018; NIWA et al., 2018), sendo uma importante fonte de informação para o desenvolvimento de trabalhos de comparação estrutural, como o alinhamento e a modelagem de proteínas.

Apesar disso, pouca atenção tem sido dada à filogenia e a interrelação entre as AOCs em diferentes organismos, havendo a necessidade de preenchimento dessa lacuna de modo a fomentar o desenvolvimento de tecnologias para proteção de plantas. Por isso, o objetivo deste trabalho é realizar uma comparação estrutural de duas espécies de importância agrônômica (tomateiro e o milho) e uma espécie modelo (*Arabidopsis*).

METODOLOGIA

Espécies trabalhadas

Para o desenvolvimento da análise, foram selecionadas duas espécies vegetais de importância agrícola (*S. Lycopersicum* e *Z. mays* L.) e uma espécie modelo para estudos em botânica e fisiologia de plantas (*Arabidopsis thaliana*). Essas escolhas foram feitas, principalmente, em função de dois fatores: a disponibilidade das sequências nas plataformas de dados utilizadas e a importância das mesmas para o setor agrícola.

Sequências de aminoácidos e as fontes

A obtenção dos arquivos FASTA foi realizada por meio das plataformas NCBI (*National Center for Biotechnology Information*) e UniProt ao digitar no espaço de busca o nome científico das espécies seguido do nome da enzima em inglês, ou seja, a AOC (Alene Oxido Cyclase). Uma vez realizada a pesquisa, as sequências foram catalogadas e armazenadas para posterior processamento. Abaixo é possível verificar a estrutura primária das proteínas obtidas:

```
>AAR33049.1 allene oxide cyclase [Zea mays]
MAAALRCPASVRVSGPAAAGLAKVRQASRVVAVSGARQSRGGGVAVRASLFSFK
PAAAKDARPTKVQELYVVEINERDRESPAYLRLSAKQTENALGDLVPFTNKVYNGS
LDKRLGVTAGICVLIQHVPDRNGDRYEAIYSFYFGDYGHISVQGPYLTYEESYLAVG
GSGVFEVYGVQVKLNQIVFPFKIFYTFYLRGIPDLPRDLLCTPVPSPPTVEPTPAAR
AAPHASLDNYTN
```

```
>NP_001234019.1 allene oxide cyclase [Solanum lycopersicum]
MATVSSASAALRTISSSSSKLSSAFQTKKIQSFKLPNPLISQNHKLTTTSTTASRSFS
CKSQSTSTDSTNTEVQELSVYEINERDRGSPAYLRLSQKTVNSLGLDLPVFSNKLYT
ADLKKRIGITAGLCILIKHEEEKKGDREAVYSFYFGDYGHIAVQGGAYLTYEETYLAV
TGGSGIFAGVSGQVKLQQLIFPFKLFYTFYKLGIPGLPSELLCTAVPPSPTVEPTPEA
KACEEGAALKNYTN
```

```
>CAC83764.1 allene oxide cyclase [Arabidopsis thaliana]
MIMASSAAASISMITLRNLSRNHQSHQSTFLGFSRSFHNQRISNSPGLSTRARST
TSSTGGFFRTICSSSSNDYSRPTKIQLNVYEFNEGDRNSPAVLKLGKPKDQLCLG
DLVPFTNKLYTGDLTKRIGITAGLCVLIQHVPKKGDRFEASYSFYFGDYGHISVQGG
PYLTYEDTFLAITGGSGVFEGAYGQVKLRQLVYPTKLFYTFYKGVAAADLPVELTGK
HVEPSKEVKPAAEAQATQPGATIANFTN
```

Processamento das sequências

Para comparar a sequência de aminoácidos das proteínas, foi realizado o seu alinhamento global, ou seja, a comparação de cada uma das unidades monoméricas de modo a inferir acerca das similaridades e discrepâncias ao longo de toda a macromolécula. Este procedimento foi realizado por meio do software heurístico *ClustalOmega* (SIEVERS e HIGGINS, 2018), que gera uma sequência linear de símbolos que indica o grau de semelhança das unidades que compõem a molécula. Assim, “*” indica que a mesma unidade se encontra naquela posição da proteína, “.” indica que a maioria dos aminoácidos são iguais ou possuem propriedades químicas semelhantes, “:” indica que, não obstante o aminoácido não se repetir em todas as proteínas, eles apresentam semelhança físico-química e, por fim, a ausência de símbolos indica que não há repetição de aminoácidos nem similaridade entre as suas características físico-químicas. Com base nesses símbolos é possível avaliar o grau de semelhança entre os aminoácidos de maneira visual e individual.

Ademais, foram construídas uma matriz de similaridade, indicando a proporção de aminoácidos similares nas estruturas proteicas, e uma árvore filogenética, mostrando qualitativamente a similaridade entre as sequências proteicas de cada espécie. Juntamente com a comparação visual das sequências no alinhamento, essas ferramentas permitem determinar a similaridade entre as proteínas, assim como as regiões conservadas e mais profundamente alteradas ao longo do processo evolutivo, possibilitando a inferência sobre a relação filogenética e homologia dessa proteína.

Modelos tridimensionais para cada uma das proteínas e sua sobreposição foram construídos com o auxílio do software *Swiss Model* (GUEx e PEITSCH) e a qualidade dos modelos criados foram ratificados por meio do *z-score* associado, um índice que indica o quão similar é a estrutura modelada em relação àquela definida experimentalmente.

Foi realizada a análise físico-química das unidades monoméricas por meio do chamado *EXpasy ProtParam* (GASTEIGER, 2003), um software que provê uma série de ferramentas dedicadas à análise de proteínas e proteômica. Através disso, foi possível inferir uma série de propriedades das proteínas, como: características químicas gerais, proporção de aminoácidos, proporção dos constituintes, coeficiente de extinção, meia-vida estimada, índice de estabilidade, índice alifático e a hidropaticidade.

A tabela abaixo sumariza os procedimentos realizados, apontando os principais resultados atingidos assim como o software utilizado para a realização da etapa de análise das sequências.

Análise	Resultados	Softwares
Alinhamento	Matriz de Similaridade	ClustalÔmega
	Árvore Filogenética	
Criação de Modelos	Modelos Tridimensionais	SwissModel
	z-score	
	QMEANDisCo	
Análise Físico-Química	Propriedades Físico-Químicas	EXpasy ProtParam

Tabela 01: Resumo das análises realizadas, resultados e os softwares utilizados.

Fonte: Autores (2024)

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Alinhamento das sequências

A Figura 01 mostra a comparação de cada uma das sequências de aminoácidos das AOCs de Arabidopsis, Tomateiro e da planta de Milho. É possível notar que cerca de 101 aminoácidos são completamente conservados (verificado pela presença do símbolo “*”), um resultado esperado dado que se está avaliando a mesma enzima, apesar de se encontrarem em espécies diferentes. Os indicadores de semelhança entre os aminoácidos da sequência (“.” e “:.”) também foram encontrados em grande número, indicando que a proteína manteve boa parte de suas unidades (ou, pelo menos, manteve unidades com propriedades semelhantes) ao longo do processo evolutivo. Além disso, é possível verificar que da região intermediária até a porção terminal das sequências se observa um maior número de aminoácidos idênticos ou similares, indicando que esta região possivelmente tem papel ativo na catálise da reação de formação do 12-OPDA. As regiões da porção inicial, por outro lado, tendem a apresentar vários *gaps* (ausência de unidades ao longo da sequência), além de se encontrarem poucos pareamentos perfeitos entre as proteínas, indicando que estas região provavelmente está sujeita ao processo de deriva genética, com as variações observadas não refletindo a história evolutiva da proteína como componente do sistema de defesa em plantas.

Espécies	Arabidopsis	Tomateiro	Milho
Arabidopsis	100,00%	57,08%	52,74%
Tomateiro	57,08%	100,00%	58,23%
Milho	52,74%	58,23%	100,00%

Tabela 02: Matriz de similaridade.

Fonte: Autores (2024)

A Figura 01 mostra a árvore filogenética esboçada para as três espécies. É possível perceber que as espécies de importância agrícola apresentam maior relação filogenética entre si, corroborando os resultados encontrados anteriormente. Além disso, Arabidopsis foi a espécie menos relacionada às demais, conforme relatado anteriormente.

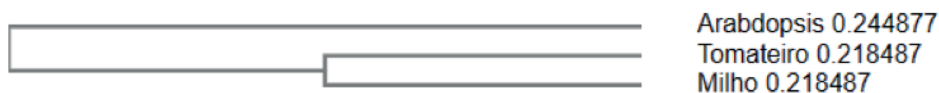


Figura 02: Árvore filogenética para as três espécies trabalhadas.

Fonte: Autores (2024)

Modelagem por homologia

A Figura 02A mostra a estrutura 3D de *S. lycopersicum* construída com o software *SwissModel*, enquanto a Figura 02B mostra um gráfico com os *scores* normalizados que podem ser usados para avaliar a qualidade do modelo, uma vez que a medida que se tem a estrela vermelha cada vez mais próxima no núcleo mais acinzentado do gráfico, maior a qualidade do modelo. Como pode ser visto, a estrela vermelha se encontra bem próximo à região central da nuvem de pontos (na extremidade direita), o que indica visualmente que o modelo construído para a proteína pode ser considerado adequado. Este resultado é reiterado quando se observa os parâmetros estatísticos que são disponíveis pelo software. O primeiro deles é o chamado GMQE (Global Model Quality Estimate), um índice da qualidade global do modelo que deve apresentar o módulo o mais próximo possível de 1 para modelos mais adequados. Para a proteína trabalhada, foi observado um valor de 0,81, um valor relativamente grande e que ratifica o resultado encontrado visualmente. O QMEANDisCo é outro parâmetro estatístico usado para avaliar a qualidade dos modelos. No entanto, diferente do índice utilizado anteriormente, espera-se valores o mais próximo possível da unidade em caso de bons modelos. O valor encontrado para a AOC do tomateiro foi de 0,83, um valor próximo de 1, em conformidade tanto com a avaliação visual quanto com o GMQE.

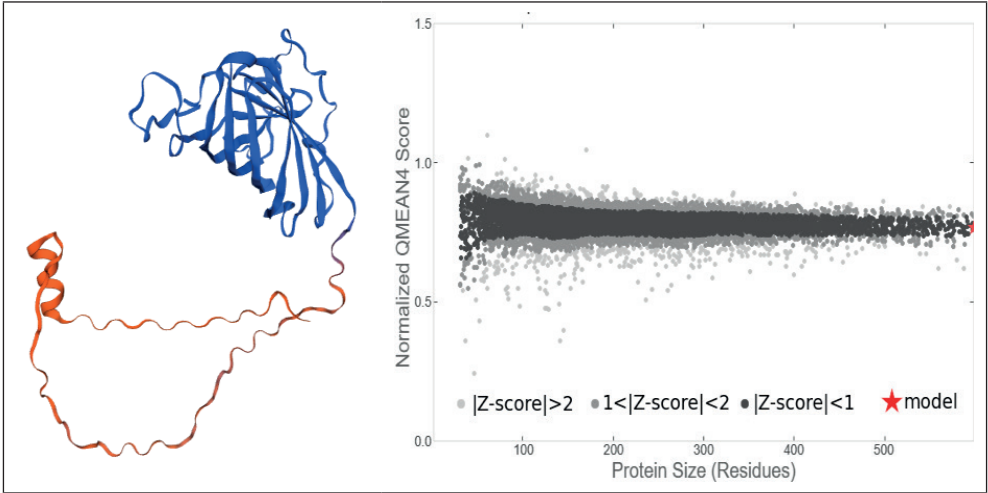


Figura 02: Modelo 3D da AOC e comparação com o conjunto não redundante de estruturas do PBDsum da *S. lycopersicum*.

Fonte: Autores (2024)

A Figura 03A mostra o modelo tridimensional para *A. thaliana* e a Figura 03B o gráfico de *scores* normalizados para *A. thaliana*. É fácil verificar que, como indicado pela seta vermelha na imagem, que o modelo pode visualmente ser considerado adequado, já que a estrela vermelha se encontra na região mais acinzentada e central da nuvem de pontos, o que indica um menor *score*, uma característica interessante na seleção de modelos. O GMQE foi de 0,8, indicando que o modelo pode ser considerado adequado para representar tridimensionalmente a proteína. O QMEANDisCo também foi elevado, com valor de 0,85, o que indica, conjuntamente com os demais índices de seleção, que o modelo pode ser utilizado com algum grau de segurança.

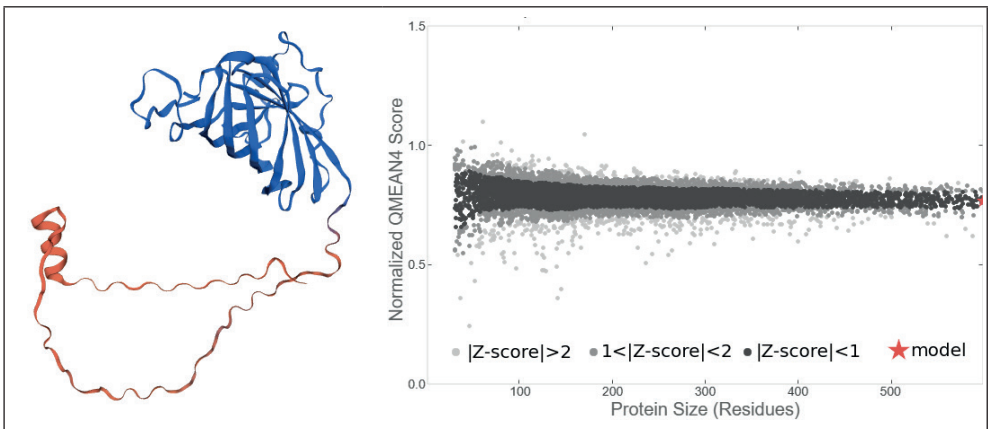


Figura 03: Modelo 3D da AOC e comparação com o conjunto não redundante de estruturas do PBDsum da *A. thaliana*.

Fonte: Autores (2024)

A Figura 04A mostra o modelo tridimensional da AOC de *Z. mays* enquanto a Figura 04B mostra o gráfico de *scores*. É possível notar que o modelo trabalhado se encontra na região intermediária da nuvem de pontes, o que indica um *score* mais próximo de 0 e, portanto, a adequação do modelo. O GMQE encontrado foi de 0,85 e o QMEANDisCo foi de 0,82, o que, em concordância com a análise visual, mostra que o modelo pode ser considerado adequado para descrever a proteína trabalhada.

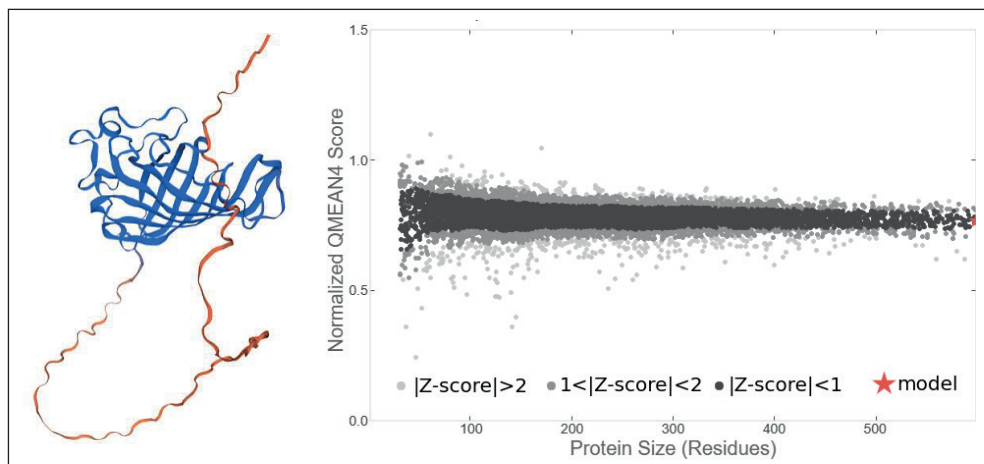


Figura 04: Modelo 3D da AOC e comparação com o conjunto não redundante de estruturas do PBDsum da *Z. mays*.

Fonte: Autores (2024)

Análise físico-química das proteínas

A tabela 03 mostra o percentual de aminoácidos de acordo com suas propriedades físico-químicas para as três espécies trabalhadas. Para o tomateiro e arabisopsis, é possível notar que a proporção de aminoácidos hidrofílicos (positivamente carregado + negativamente carregado + polar) é superior àqueles hidrofóbicos. Para a planta de milho, por outro lado, se observa uma situação invertida, ou seja, uma maior proporção de aminoácidos apolares. Estes resultados estão em conformidade com aqueles obtidos anteriormente, já que o tomateiro apresenta maior similaridade do que o milho com arabisopsis. Para todas as espécies o maior percentual de aminoácidos esteve entre os polares e os apolares, com pouca presença de aminoácidos carregados. Uma vez que não foi observada uma diferença muito significativa nas propriedades físico-químicas das espécies, pode-se inferir que alterações nessas proporções provavelmente alteram a capacidade de catálise da proteína, seja através de impedimento estérico ou repulsão de cargas similares.

Propriedade	Quantidade Relativa		
	<i>S. lycopersicum</i>	<i>A. thaliana</i>	<i>Z. mays</i>
Positivamente Carregado	11,48%	12,60%	12,18%
Polar	35,66%	33,46%	27,31%
Negativamente Carregado	8,61%	7,87%	8,82%
Aromático	9,84%	10,63%	10,08%
Apolar	34,43%	35,43%	41,60%

Tabela 03: Propriedades físico-químicas dos aminoácidos da AOC para tomateiro, arabidopsis e milho.

Fonte: Autores (2024)

A tabela 04 mostra as propriedades da proteína para as três espécies. É possível notar que existe certa variação quanto ao número de aminoácidos e, por conseguinte, quanto ao peso molecular da proteína, o que indica que alguns dos aminoácidos que compõem essas proteínas não apresentam atividade funcional, podem ser ausentes em função da espécie trabalhada.

O ponto isoelétrico (pI) é o valor de pH em que a carga líquida de uma proteína é nula. Para todas as espécies, é necessário um pH básico para atingir esse estado, como pode ser visto na Tabela 04. Para *A. thaliana* e *Z. mays* se tem os maiores valores de pI, enquanto que, para *S. lycopersicum*, se tem um valor de 8,74. Esta variação está ligada a composição monomérica da proteína, uma vez que proteínas com uma maior proporção de aminoácidos básicos tendem a apresentar um maior valor de pI e tanto tanto arabidopsis quanto a planta de milho apresentam uma maior proporção de cargas positivas (Tabela 03).

O coeficiente de extinção, também conhecido com absorvidade molar, é uma constante ligada à absorção de luz pela proteína em comprimentos de onda específicos. Dentre as três espécies avaliadas, a planta de milho apresentou o maior valor para esse coeficiente, com o tomateiro e arabidopsis ocupando as segunda e terceira posições, respectivamente (Tabela 04). Estes resultados podem ser explicados em função do número de aminoácidos que compõem a proteína, uma vez que moléculas menores tendem a preencher de maneira mais efetiva a passagem da luz, de modo que a absorção é aumentada. Como discutido anteriormente, arabidopsis apresentação a maior cadeia aminoacídica, apresentando, portanto, o menor valor de coeficiente de extinção. Essa relação de inversa proporcionalidade é mantida para as duas espécies restantes. É importante notar que esse coeficiente tem seu módulo modificado dependendo da forma com os resíduos de cisteína estão associados (com os sem pontes de sulfeto), formando ou não moléculas de cistina. Assim, com a formação de cistina se tem maiores valores de coeficientes, enquanto que a ausência desse aminoácido acarreta menores valores para o coeficiente.

O índice de estabilidade é uma medida da estabilidade da proteína em tubo de teste. Valores abaixo de 40 indicam que a proteína pode ser considerada estável. Valores acima desse valor indicam que a proteína é considerada instável. A AOC de todas as espécies avaliadas foram consideradas instáveis. Assim, essa proteína tende a sofrer com alterações extremas em fatores biológicos, ou seja, climas mais quentes ou variações drásticas de pH tendem a impedir o funcionamento normal da proteína e, portanto, reduzir a capacidade de defesa da planta.

Propriedades	<i>S. lycopersicum</i>	<i>A. thaliana</i>	<i>Z. mays</i>
nº Aminoácidos	244	254	238
PM (g/mol)	26.565,09	27.809,37	25.777,29
pI	8,74	9,15	9,05
Coeficiente de Extinção	c/ cistina	19620	18005
	s/ cistina	19370	17880
Índice de Estabilidade	50,91	40,19	42,03
Índice Alifático	79,59	74,13	84,03
Média de Hidropaticidade (GRAVY)	-0,237	-0,295	-0,165

Tabela 04: Propriedades químicas da AOC para tomateiro, arabidopsis e milho

Fonte: Autores (2024)

CONCLUSÃO

De acordo com a investigação realizada, conclui-se que:

As sequências de aminoácidos das AOCs de Arabidopsis, Tomateiro e da planta de Milho são relativamente bem conservadas e a proteína mantém unidades com propriedades semelhantes ao longo do processo evolutivo.

As regiões não essenciais das sequências de aminoácidos provavelmente estão sujeitas ao processo de deriva genética, não refletindo a história evolutiva da proteína como componente do sistema de defesa em plantas, considerando as três espécies investigadas.

A AOC apresenta grande importância como sistema de defesa em plantas, de modo que a porção essencial da proteína, aquela envolvida na catálise de reações e sua regulação, é conservada ao longo da evolução.

As alterações nas proporções das propriedades físico-químicas das três espécies investigadas, provavelmente, alteram a capacidade de catálise da proteína, seja através de impedimento estérico ou da repulsão de cargas similares.

Existe variação quanto ao número de aminoácidos e, por conseguinte, quanto ao peso molecular da proteína, observados em plantas de Arabidopsis, Milho e tomateiro, o que indica que alguns dos aminoácidos que compõem essas proteínas não apresentam atividade funcional;

A proteína AOC tende a sofrer com alterações extremas em fatores biológicos, ou seja, climas mais quentes ou variações drásticas de pH tendem a impedir o funcionamento normal dessa proteína e, portanto, reduzir a capacidade de defesa da planta para as três espécies investigadas;

REFERÊNCIAS

- GHORBEL, Mouna; BRINI, Faïçal; SHARMA, Anket; LANDI, Marco. Role of jasmonic acid in plants: the molecular point of view. **Plant Cell Reports**, [S.L.], v. 40, n. 8, p. 1471-1494, 5 abr. 2021. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1007/s00299-021-02687-4>.
- LIU, H.H.; WANG, Y.G.; WANG, S.P.; LI, H.J.. Cloning and characterization of peanut allene oxide cyclase gene involved in salt-stressed responses. **Genetics And Molecular Research**, [S.L.], v. 14, n. 1, p. 2331-2340, 2015. Genetics and Molecular Research. <http://dx.doi.org/10.4238/2015.march.27.18>.
- OLIVEIRA, Carlos Augusto Cavalcante de; SILVA, Renata Ferreira da; NASCIMENTO, Vitor Resende do; BRITO, Ana Ecídia de Araújo; NOGUEIRA, Glauco André dos Santos; FREITAS, Joze Melisa Nunes de; OLIVEIRA NETO, Cândido Ferreira de. ÁCIDO JASMÔNICO COMO IMPULSIONADOR DE RESISTÊNCIA EM PLANTAS. **Agroeconomia: Diálogos sobre pesquisas, estudos e práticas estratégicas nas ciências agrárias**, [S.L.], p. 143-156, jul. 2021. Editora e-Publicar. <http://dx.doi.org/10.47402/ed.ep.c2022172412856>.
- SCHALLER, Florian; ZERBE, Philipp; REINBOTHE, Steffen; REINBOTHE, Christiane; HOFMANN, Eckhard; POLLMANN, Stephan. The allene oxide cyclase family of *Arabidopsis thaliana* - localization and cyclization. **Febs Journal**, [S.L.], v. 275, n. 10, p. 2428-2441, 3 abr. 2008. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1742-4658.2008.06388.x>.
- RIEMANN, Michael; HAGA, Ken; SHIMIZU, Takafumi; OKADA, Kazunori; ANDO, Sugihiro; MOCHIZUKI, Susumu; NISHIZAWA, Yoko; YAMANOUCHI, Utako; NICK, Peter; YANO, Masahiro. Identification of rice Allene Oxide Cyclase Mutants and the function of jasmonate for defence against *Magnaporthe oryzae*. **The Plant Journal**, [S.L.], v. 74, n. 2, p. 226-238, 4 mar. 2013. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/tpj.12115>.
- SUN, Silong; ZHOU, Yingsi; CHEN, Jian; SHI, Junpeng; ZHAO, Haiming; ZHAO, Hainan; SONG, Weibin; ZHANG, Mei; CUI, Yang; DONG, Xiaomei. Extensive intraspecific gene order and gene structural variations between Mo17 and other maize genomes. **Nature Genetics**, [S.L.], v. 50, n. 9, p. 1289-1295, 30 jul. 2018. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1038/s41588-018-0182-0>.
- SALANOUBAT, M. *et al.* Sequence and analysis of chromosome 3 of the plant *Arabidopsis thaliana*. **Nature**, [S.L.], v. 408, n. 6814, p. 820-823, dez. 2000. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1038/35048706>.
- NIWA, Tomoko; SUZUKI, Takamasa; TAKEBAYASHI, Yumiko; ISHIGURO, Rie; HIGASHIYAMA, Tetsuya; SAKAKIBARA, Hitoshi; ISHIGURO, Sumie. Jasmonic acid facilitates flower opening and floral organ development through the upregulated expression of SIMYB21 transcription factor in tomato. **Bioscience, Biotechnology, And Biochemistry**, [S.L.], v. 82, n. 2, p. 292-303, 1 fev. 2018. Informa UK Limited. <http://dx.doi.org/10.1080/09168451.2017.1422107>.
- SILVA, Luiz Eduardo Bezerra; SILVA, José Crisólogo de Sales; SOUZA, Willian Cleisson Lopes de; LIMA, Luan Lucas Cardoso; SANTOS, Rafael Lima Vieira dos. Desenvolvimento da cultura do milho (*Zea mays* L.): revisão de literatura. **Diversitas Journal**, [S.L.], v. 5, n. 3, p. 1636-1657, 5 jul. 2020. Universidade Estadual de Alagoas. <http://dx.doi.org/10.17648/diversitas-journal-v5i3-869>.
- IBGE. **Sidra**: Banco de Tabelas Estatísticas. Disponível em: <https://sidra.ibge.gov.br/pesquisa/pam/tabelas>. Acesso em : abril de 2023.

COELHO, Jackson Dantas. **Produção de grãos**: feijão, milho e soja. 3. ed. Fortaleza: Etene, 2018. 14 p. Disponível em: https://bnb.gov.br/s482-dspace/bitstream/123456789/1038/1/2018_CDS_51.pdf. Acesso em: 14 abr. 2023.

GERSZBERG, Aneta; HNATUSZKO-KONKA, Katarzyna; KOWALCZYK, Tomasz; KONONOWICZ, Andrzej K.. Tomato (*Solanum lycopersicum* L.) in the service of biotechnology. **Plant Cell, Tissue And Organ Culture (Pctoc)**, [S.L.], v. 120, n. 3, p. 881-902, 30 nov. 2014. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1007/s11240-014-0664-4>.

DORAIS, Martine; EHRET, David L.; PAPADOPOULOS, Athanasios P.. Tomato (*Solanum lycopersicum*) health components: from the seed to the consumer. **Phytochemistry Reviews**, [S.L.], v. 7, n. 2, p. 231-250, 6 fev. 2008. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1007/s11101-007-9085-x>.

VAN NORMAN, Jaimie M.; BENFEY, Philip N.. Arabidopsis thaliana as a model organism in systems biology. **Wires Systems Biology And Medicine**, Durham, v. 1, n. 4, p. 372-379, dez. 2009.

SIEVERS, Fabian; HIGGINS, Desmond G.. Clustal Omega for making accurate alignments of many protein sequences. **Protein Science**, [S.L.], v. 27, n. 1, p. 135-145, 30 out. 2017. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1002/pro.3290>.

GUEx, Nicolas; PEITSCH, Manuel C.. SWISS-MODEL and the Swiss-Pdb Viewer: an environment for comparative protein modeling. **Electrophoresis**, [S.L.], v. 18, n. 15, p. 2714-2723, jan. 1997. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1002/elps.1150181505>.

GASTEIGER, E.. ExpASY: the proteomics server for in-depth protein knowledge and analysis. **Nucleic Acids Research**, [S.L.], v. 31, n. 13, p. 3784-3788, 1 jul. 2003. Oxford University Press (OUP). <http://dx.doi.org/10.1093/nar/gkg563>.