

A close-up photograph of a hand holding water over a small green seedling growing in dark soil. The water is dripping from the hand onto the plant. The background is a warm, golden glow, suggesting a sunrise or sunset. The image is divided into three horizontal sections: a top section with a hand, a middle green section with text, and a bottom section with soil and a plant.

Carlos Antônio dos Santos  
Júlio César Ribeiro  
(Organizadores)

# Desafios e Sustentabilidade no Manejo de Plantas

 **Atena**  
Editora  
Ano 2019

Carlos Antônio dos Santos  
Júlio César Ribeiro  
(Organizadores)

# Desafios e Sustentabilidade no Manejo de Plantas

Atena Editora  
2019

2019 by Atena Editora  
Copyright © Atena Editora  
Copyright do Texto © 2019 Os Autores  
Copyright da Edição © 2019 Atena Editora  
Editora Executiva: Prof<sup>a</sup> Dr<sup>a</sup> Antonella Carvalho de Oliveira  
Diagramação: Rafael Sandrini Filho  
Edição de Arte: Lorena Prestes  
Revisão: Os Autores

O conteúdo dos artigos e seus dados em sua forma, correção e confiabilidade são de responsabilidade exclusiva dos autores. Permitido o download da obra e o compartilhamento desde que sejam atribuídos créditos aos autores, mas sem a possibilidade de alterá-la de nenhuma forma ou utilizá-la para fins comerciais.

### **Conselho Editorial**

#### **Ciências Humanas e Sociais Aplicadas**

Prof. Dr. Álvaro Augusto de Borba Barreto – Universidade Federal de Pelotas  
Prof. Dr. Antonio Carlos Frasson – Universidade Tecnológica Federal do Paraná  
Prof. Dr. Antonio Isidro-Filho – Universidade de Brasília  
Prof. Dr. Constantino Ribeiro de Oliveira Junior – Universidade Estadual de Ponta Grossa  
Prof<sup>a</sup> Dr<sup>a</sup> Cristina Gaio – Universidade de Lisboa  
Prof. Dr. Deyvison de Lima Oliveira – Universidade Federal de Rondônia  
Prof. Dr. Gilmei Fleck – Universidade Estadual do Oeste do Paraná  
Prof<sup>a</sup> Dr<sup>a</sup> Ivone Goulart Lopes – Istituto Internazionele delle Figlie de Maria Ausiliatrice  
Prof. Dr. Julio Candido de Meirelles Junior – Universidade Federal Fluminense  
Prof<sup>a</sup> Dr<sup>a</sup> Lina Maria Gonçalves – Universidade Federal do Tocantins  
Prof<sup>a</sup> Dr<sup>a</sup> Natiéli Piovesan – Instituto Federal do Rio Grande do Norte  
Prof<sup>a</sup> Dr<sup>a</sup> Paola Andressa Scortegagna – Universidade Estadual de Ponta Grossa  
Prof. Dr. Urandi João Rodrigues Junior – Universidade Federal do Oeste do Pará  
Prof<sup>a</sup> Dr<sup>a</sup> Vanessa Bordin Viera – Universidade Federal de Campina Grande  
Prof. Dr. Willian Douglas Guilherme – Universidade Federal do Tocantins

#### **Ciências Agrárias e Multidisciplinar**

Prof. Dr. Alan Mario Zuffo – Universidade Federal de Mato Grosso do Sul  
Prof. Dr. Alexandre Igor Azevedo Pereira – Instituto Federal Goiano  
Prof<sup>a</sup> Dr<sup>a</sup> Daiane Garabeli Trojan – Universidade Norte do Paraná  
Prof. Dr. Darllan Collins da Cunha e Silva – Universidade Estadual Paulista  
Prof. Dr. Fábio Steiner – Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul  
Prof<sup>a</sup> Dr<sup>a</sup> Girlene Santos de Souza – Universidade Federal do Recôncavo da Bahia  
Prof. Dr. Jorge González Aguilera – Universidade Federal de Mato Grosso do Sul  
Prof. Dr. Ronilson Freitas de Souza – Universidade do Estado do Pará  
Prof. Dr. Valdemar Antonio Paffaro Junior – Universidade Federal de Alfenas

#### **Ciências Biológicas e da Saúde**

Prof. Dr. Benedito Rodrigues da Silva Neto – Universidade Federal de Goiás  
Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Elane Schwinden Prudêncio – Universidade Federal de Santa Catarina  
Prof. Dr. Gianfábio Pimentel Franco – Universidade Federal de Santa Maria  
Prof. Dr. José Max Barbosa de Oliveira Junior – Universidade Federal do Oeste do Pará



Profª Drª Natiéli Piovesan – Instituto Federal do Rio Grande do Norte  
Profª Drª Raissa Rachel Salustriano da Silva Matos – Universidade Federal do Maranhão  
Profª Drª Vanessa Lima Gonçalves – Universidade Estadual de Ponta Grossa  
Profª Drª Vanessa Bordin Viera – Universidade Federal de Campina Grande

### **Ciências Exatas e da Terra e Engenharias**

Prof. Dr. Adélio Alcino Sampaio Castro Machado – Universidade do Porto  
Prof. Dr. Eloi Rufato Junior – Universidade Tecnológica Federal do Paraná  
Prof. Dr. Fabrício Menezes Ramos – Instituto Federal do Pará  
Profª Drª Natiéli Piovesan – Instituto Federal do Rio Grande do Norte  
Prof. Dr. Takeshy Tachizawa – Faculdade de Campo Limpo Paulista

### **Conselho Técnico Científico**

Prof. Msc. Abrãao Carvalho Nogueira – Universidade Federal do Espírito Santo  
Prof. Dr. Adaylson Wagner Sousa de Vasconcelos – Ordem dos Advogados do Brasil/Seccional Paraíba  
Prof. Msc. André Flávio Gonçalves Silva – Universidade Federal do Maranhão  
Prof.ª Drª Andreza Lopes – Instituto de Pesquisa e Desenvolvimento Acadêmico  
Prof. Msc. Carlos Antônio dos Santos – Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro  
Prof. Msc. Daniel da Silva Miranda – Universidade Federal do Pará  
Prof. Msc. Eliel Constantino da Silva – Universidade Estadual Paulista  
Prof.ª Msc. Jaqueline Oliveira Rezende – Universidade Federal de Uberlândia  
Prof. Msc. Leonardo Tullio – Universidade Estadual de Ponta Grossa  
Prof.ª Msc. Renata Luciane Polsaque Young Blood – UniSecal  
Prof. Dr. Welleson Feitosa Gazel – Universidade Paulista

<b>Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP) (eDOC BRASIL, Belo Horizonte/MG)</b>	
D441	Desafios e sustentabilidade no manejo de plantas [recurso eletrônico] / Organizadores Carlos Antônio dos Santos, Júlio César Ribeiro. – Ponta Grossa (PR): Atena Editora, 2019.  Formato: PDF Requisitos de sistema: Adobe Acrobat Reader Modo de acesso: World Wide Web 978-85-7247-408-5 DOI 10.22533/at.ed.085191806  1. Agricultura – Pesquisa – Brasil. 2. Desenvolvimento sustentável – Brasil. 3. Produção agrícola – Brasil. I. Santos, Carlos Antônio dos. II. Ribeiro, Júlio César.  CDD 634.92
<b>Elaborado por Maurício Amormino Júnior – CRB6/2422</b>	

Atena Editora

[www.atenaeditora.com.br](http://www.atenaeditora.com.br)  
[contato@atenaeditora.com.br](mailto:contato@atenaeditora.com.br)

## APRESENTAÇÃO

O Brasil é um país com a produção agrícola consolidada em função dos grandes investimentos tecnológicos realizados, vasta extensão territorial agricultável, ampla biodiversidade, além de clima favorável ao cultivo de inúmeras espécies de importância econômica. Atualmente, com a agricultura brasileira cada vez mais tecnificada, tornou-se necessária a adoção de práticas que assegurem a manutenção dos bons índices produtivos registrados e que, ao mesmo tempo, promovam a sustentabilidade de toda a produção agrícola.

O cultivo agrícola está sujeito a influência de diversos fatores bióticos e/ou abióticos, e que se apresentam como desafios a serem superados nas lavouras de todo o país. Dentro desse contexto, vale destacar a ocorrência de “plantas daninhas” como um dos principais limitantes à produção. Estas plantas, caso não sejam manejadas corretamente, podem trazer inúmeros prejuízos aos produtores em função da competição por água, luz e nutrientes com as culturas de interesse, além de ocasionarem uma série de outras interações negativas.

A continuidade do êxito da produção agrícola brasileira deverá ser baseada, portanto, na capacidade de contornar esses obstáculos e nos investimentos em novas tecnologias e práticas visando aumento da eficiência, sustentabilidade e competitividade a nível mundial. Uma outra demanda em expansão é a exploração sustentável dos recursos disponíveis em nossa flora, e que podem ter importância em segmentos, como o farmacêutico. A exploração dessas espécies vegetais necessita de estudos que validem as suas potencialidades de uso.

Nesta obra “Desafios e Sustentabilidade no Manejo de Plantas” foram selecionados trabalhos que priorizaram essas temáticas e que foram capazes de agrupar, sintetizar e oferecer informações passíveis de utilização por pesquisadores e técnicos. Em uma primeira parte, são apresentados trabalhos que trazem informações e questionamentos sobre estresse em plantas pela aplicação de herbicidas, resistência de “plantas daninhas” a herbicidas, e fitorremediação. Posteriormente, são apresentados trabalhos pontuais que compilam informações e resultados de experiências sobre mistura em tanques, interações e efeito residual de herbicidas.

Na segunda parte da obra é mostrada a eficiência terapêutica de metabólitos secundários da espécie *Achyrocline satureioides*, por meio da compilação e análise de informações disponíveis em bases de dados eletrônicas e da legislação brasileira.

Agradecemos aos autores vinculados às duas grandes instituições brasileiras, UFRRJ e UFSC, pelo empenho ao compartilhar seus conhecimentos e resultados de muitos anos de dedicação e investimentos em pesquisa.

Carlos Antônio dos Santos  
Júlio César Ribeiro

## SUMÁRIO

<b>CAPÍTULO 1</b> .....	<b>1</b>
ESTRESSE EM PLANTAS PELA APLICAÇÃO DE HERBICIDAS	
Junior Borella	
Ana Claudia Langaro	
Amanda dos Santos Souza	
Jéssica Ferreira Lourenço Leal	
Gledson Soares de Carvalho	
Ana Carolina Oliveira Chapeta	
Rayana da Rocha Sarmiento	
Camila Ferreira de Pinho	
<b>DOI 10.22533/at.ed.0851918061</b>	
<b>CAPÍTULO 2</b> .....	<b>17</b>
RESISTÊNCIA DE PLANTAS DANINHAS A HERBICIDAS	
Ana Claudia Langaro	
Gabriella Francisco Pereira Borges de Oliveira	
Jéssica Ferreira Lourenço Leal	
José Maurício Fajardo da Cunha	
Luana Jéssica da Silva Ferreira	
Juliana Lima Diniz	
Camila Ferreira de Pinho	
<b>DOI 10.22533/at.ed.0851918062</b>	
<b>CAPÍTULO 3</b> .....	<b>30</b>
FITORREMEDIAÇÃO DE HERBICIDAS	
Amanda dos Santos Souza	
Gabriella Francisco Pereira Borges De Oliveira	
Ana Claudia Langaro	
Monara Abreu Mendes	
Jonathan Almeida Santos Simões	
Junior Borella	
Camila Ferreira De Pinho	
<b>DOI 10.22533/at.ed.0851918063</b>	
<b>CAPÍTULO 4</b> .....	<b>42</b>
MISTURA EM TANQUE E INTERAÇÕES ENTRE HERBICIDAS	
Jéssica Ferreira Lourenço Leal	
Gabriella Francisco Pereira Borges de Oliveira	
Amanda Dos Santos Souza	
Marcelo Pereira Sampaio	
Eduardo Souza De Amorim	
Ana Claudia Langaro	
Camila Ferreira De Pinho	
<b>DOI 10.22533/at.ed.0851918064</b>	
<b>CAPÍTULO 5</b> .....	<b>58</b>
EFEITO RESIDUAL DE HERBICIDAS PRÉ-EMERGENTES EM MILHO CULTIVADO EM SUCESSÃO A SOJA	
Gledson Soares de Carvalho	
Samia Rayara de Sousa Ribeiro	
Cristiano Viana André	
Felipe Sant'Ana Marinho	

Mariana Araújo Alves Gomes de Souza  
Monique Macedo Alves  
Camila Ferreira de Pinho

**DOI 10.22533/at.ed.0851918065**

**CAPÍTULO 6 ..... 69**

EFICIÊNCIA TERAPÊUTICA DE METABÓLITOS SECUNDÁRIOS DE *Achyrocline satureioides*

Aline Nunes  
Caroline Schmitz  
Deise Munaro  
Marcelo Maraschin

**DOI 10.22533/at.ed.0851918066**

**SOBRE OS ORGANIZADORES..... 79**

## ESTRESSE EM PLANTAS PELA APLICAÇÃO DE HERBICIDAS

### **Junior Borella**

Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro  
Seropédica – RJ

### **Ana Claudia Langaro**

Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro  
Seropédica – RJ

### **Amanda dos Santos Souza**

Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro  
Seropédica – RJ

### **Jéssica Ferreira Lourenço Leal**

Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro  
Seropédica – RJ

### **Gledson Soares de Carvalho**

Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro  
Seropédica – RJ

### **Ana Carolina Oliveira Chapeta**

Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro  
Seropédica – RJ

### **Rayana da Rocha Sarmento**

Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro  
Seropédica – RJ

### **Camila Ferreira de Pinho**

Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro  
Seropédica – RJ

**RESUMO:** Herbicidas são produtos utilizados no manejo de plantas indesejáveis (plantas daninhas) no ecossistema, que atuam inibindo processos bioquímicos específicos nos vegetais, que de forma seletiva, controlam algumas espécies de plantas daninhas, enquanto não causam injúrias em plantas cultivadas.

Os herbicidas podem ser classificados de acordo com a forma com que atuam nas plantas, sendo divididos em mecanismos de ação. Os diferentes mecanismos de ação incluem inibidores de fotossistemas, inibidores biossintéticos, disruptores hormonais, indutores de metabolismo e ainda aquelas que possuem efeito sobre o genoma das plantas. No entanto, as respostas das plantas podem ser bem amplas a um único herbicida, variando desde nenhuma resposta; estresse transiente quando o herbicida é metabolizado ou a enzima inibida é substituída pela via *de novo* síntese; seja por curto período de estresse, ocorrendo rápida recuperação; até impactos letais severos ocasionados, principalmente pela produção de espécies reativas de oxigênio que levam a peroxidação de lipídeos de membrana e consequentemente a morte da planta.

**PALAVRAS-CHAVE:** fisiologia de herbicidas, mecanismo de ação, estresse oxidativo.

**ABSTRACT:** Herbicides are products used in the management of undesirable plants (weeds) in the ecosystem, by inhibiting specific biochemical processes in plants, which selectively control some weed species, while not causing injuries in cultivated plants. The herbicides are classified according to the way they act in the plants, being divided into mode of action. Different mode of action includes



photosystems inhibitors, biosynthetic inhibitors, hormone disruptors, metabolism inducers and even those having an effect on plant genome. However, plant responses may be quite broad to a single herbicide, ranging from no response; transient stress when the herbicide is metabolized or the inhibited enzyme is replaced by the newly synthesized pathway; either for a short period of stress, and rapid recovery occurs; to severe lethal impacts caused mainly by the production of reactive oxygen species that lead to the lipid membrane peroxidation and consequently the death of the plant.

**KEYWORDS:** Herbicide physiology, mode of action, oxidative stress.

## 1 | INTRODUÇÃO

Plantas são frequentemente expostas a condições ambientais adversas que interferem no crescimento, desenvolvimento e produtividade. O estresse pode ser biótico, quando imposto por outro organismo, ou abiótico, decorrente de alterações químicas ou físicas do ambiente, como salinidade, luz, água e etc. Herbicidas, em contraste, representam um estresse imposto às plantas pela atividade antrópica.

Herbicidas são produtos utilizados no manejo de plantas indesejáveis no ecossistema, referidas comumente como “plantas daninhas”. Embora possam ser encontradas muitas definições para o termo plantas daninhas, será aplicado como sendo “uma planta que ocorre em local indesejado e acarreta em dano econômico as culturas de interesse comercial”. Dessa forma, as plantas daninhas dividem-se em comuns e verdadeiras.

As plantas daninhas apresentam níveis substanciais de variabilidade genética e plasticidade que as permitem instalar, reproduzir e se estabelecer em novos ambientes. A maioria dos herbicidas para o controle das plantas daninhas foram descobertos através de *screening* em casa de vegetação que, embora, muitas vezes empíricos, levou satisfatoriamente a descoberta de moléculas que afetam processos bioquímicos específicos nos vegetais, que de forma seletiva, controlam algumas espécies (plantas daninhas), enquanto não causam injúrias em outras (plantas cultivadas).

Desde sua descoberta, os herbicidas representam uma ferramenta valiosa para investigar a fisiologia, metabolismo e genética de plantas. Embora as respostas das plantas aos herbicidas sejam extremamente variáveis, elas dependem de três aspectos inter-relacionados da espécie- alvo e do processo bioquímico alvo: (1), os herbicidas usados atualmente representam mais de 40 famílias químicas e aproximadamente 30 vias metabólicas ou enzimas alvo. As respostas das plantas podem ser bem amplas a um único herbicida, variando desde nenhuma resposta ou sintoma a um curto período de estresse, ocorrendo rápida recuperação, até impactos letais severos; (2), certas espécies de plantas daninhas são parcialmente sensíveis aos herbicidas, ocorrendo efeitos agudos ou longos períodos de estresse e, ainda, sobrevivem. Nesse caso, os herbicidas desencadeiam uma ampla gama de respostas de defesa nas plantas, sejam em famílias ou espécie única; (3). herbicidas seletivos podem induzir estresse

nas cultivares, levando as espécies a induzirem sistemas catabólicos para degradar os xenobióticos. Dessa forma, as cultivares passam por estresse transiente quando o herbicida é metabolizado ou a enzima inibida é substituída pela via *de novo* síntese.

Os herbicidas são utilizados com o objetivo de reduzir a população de plantas daninhas a um nível aceitável que não cause dano as culturas. Dos pesticidas utilizados, os herbicidas representam cerca de 60% e são usados no controle de plantas em milhões de hectares. Muitos herbicidas apresentam longo período residual no solo que estendem sua ação na germinação de sementes e crescimento de plântulas ao longo das estações de crescimento, podendo permanecer por anos no ambiente. Além disso, considerando que o uso de herbicidas despontou apenas nos últimos 50 anos, representam uma nova forma de estresse nas plantas.

Os herbicidas podem ser classificados quanto a seletividade, modo de aplicação, translocação e mecanismo de ação. Quanto a seletividade, são seletivos e não seletivos. Exemplos de herbicidas não seletivos são o glifosato, paraquat e glufosinato de amônio. Quando ao modo de aplicação podem ser divididos em pré e pós emergentes. Já em relação a translocação, podem ter ação de contato, o que exige uma boa cobertura foliar no momento da aplicação, ou ser sistêmicos e translocar via floema e/ou xilema. Além dessa divisão, os herbicidas podem ser classificados de acordo com a forma com que atuam nas plantas, sendo divididos em mecanismos de ação. Os diferentes mecanismos de ação incluem inibidores de fotossistemas, inibidores biossintéticos, disruptores hormonais, indutores de metabolismo e ainda aquelas que possuem efeito sobre o genoma das plantas.

## **2 | MECANISMO DE AÇÃO DE HERBICIDAS EM PLANTAS**

### **2.1 Inibidores de fotossistema I**

São herbicidas pertencentes ao grupo bipiridílio, sendo o paraquat o herbicida mais conhecido e utilizado no controle de plantas daninhas. Ocasionalmente causa rápida murcha e dessecação da planta. Embora o mecanismo de ação não esteja completamente elucidado, o paraquat se liga a ferredoxina na via do fotossistema I, alterando o fluxo normal de elétrons do NADP<sup>+</sup> e fornecendo estes ao oxigênio molecular, produzindo espécies reativas de oxigênio (BROMILOW, 2004).

### **2.2 Inibidores de fotossistema II**

Os herbicidas inibidores do fotossistema II pertencem aos grupos das triazinas, ureias e uracilas (aplicados em solo); bentazon, bromoxinil, desmedifam, fenmedifam e propanil (aplicação foliar). O mecanismo de ação consiste no bloqueio no fluxo de elétrons da quinona A para a quinona B, na proteína D1 no fotossistema II. O bloqueio do fluxo de elétrons interrompe a conversão de energia luminosa em energia

eletroquímica (ATP e NADPH) e, conseqüentemente as reações de carboxilação do CO<sub>2</sub>. A alta produção de espécies reativas de oxigênio e conseqüente peroxidação de lipídeos nas células leva a morte das plantas (BROMILOW, 2004).

### **2.3 Inibidores de PROTOX**

Os herbicidas dos grupos difenileter, oxidiazon e N-fenilheterociclo atuam na inibição da enzima cloroplastídica Protoporfirinogênio IX oxidase (PROTOX), uma proteína ligada a membrana e envolvida na biossíntese de moléculas de clorofila e grupo heme (JACOBS & JACOBS, 1993). A inibição da flavoproteína PROTOX leva ao acúmulo de protoporfirinogênio IX, que, por sua vez, se difunde do cloroplasto para o citosol, onde é oxidada não enzimaticamente e interage com oxigênio e luz formando oxigênio singlete e espécies reativas de oxigênio, causando peroxidação de lipídeos, rompimento de membrana e morte celular (HAN et al., 1995).

### **2.4 Inibidores da síntese de carotenoides**

Os herbicidas inibem enzimas da rota biossintética de carotenoides, fitoeno desaturase, 4-hidroxifenil-piruvato-dioxigenase (HPPD), 1-deoxi-D-xilulose 5-fosfato sintase (DOXP). A inibição das enzimas resulta em clorose foliar devido a fotoxidação da clorofila na ausência de carotenoides. Biossíntese de clorofila e montagem de pigmentos proteicos nos tilacoides são indiretamente prejudicados (SANDMANN & BÖRGER, 1987).

### **2.5 Mimetizadores de auxina**

Os herbicidas comercialmente importantes são representados pelos grupos que incluem os fenóis (2,4-D) benzóis (dicamba e clorambem), piridinas (picloram e fluroxipir) e quinolinas (quinclorac) apresentando ação fitohormonal, por se tratar de auxina sintética, com ação similar ao hormônio ácido indol 3-acético (AIA). Os herbicidas auxínicos controlam dicotiledôneas e são seletivos para monocotiledôneas, as quais são tolerantes a esses herbicidas devido ao metabolismo e localização dos tecidos meristemáticos ou na indução da síntese do hormônio etileno, ocasionando redução do crescimento das plantas por alterar o metabolismo de ácidos nucleicos e a plasticidade da parede celular. Sintomas comuns em plantas pela aplicação desses herbicidas incluem o encarquilhamento das folhas, produção de etileno, epinastia dos tecidos, superexpressão de genes induzidos por auxinas com indução do metabolismo (FEDTKE, 1982).

### **2.6 Inibidores de ALS**

Os herbicidas dos grupos sulfonilureia, imidazolinonas, triazolopirimidinas e sulfonanilidonas atuam na inibição da enzima acetolactato sintase (ALS), também conhecida como ácido acetohidroxiácido sintase (AAHS). A enzima ALS catalisa a

primeira reação da rota biossintética de produção de aminoácidos de cadeia ramificada, leucina, isoleucina e valina (LAROSSA & SCHLOSS, 1984). A inibição da enzima leva a morte das plantas por efeitos fitotóxicos pelo acúmulo de precursores da rota e a depleção de aminoácidos de cadeia ramificada ocasionando reduções na produção e deficiência funcional de proteínas. Também, ocasiona uma reação de consumo de oxigênio, levando a inativação oxidativa e autodestruição enzimática. A divisão celular cessa rapidamente pela inibição das fases G1 e G2 devido à ausência de leucina. Inibição da síntese de DNA pela repressão de genes que codificam enzimas da rota biossintética de nucleotídeos também é verificada em função da aplicação de herbicidas inibidores da ALS (DUGGLEBY & PANG, 2000).

## **2.7 Inibidores de EPSPs**

É representado pelo glifosato, que inibe a enzima 5-enolpiruvilchiquimato-3-fosfato sintase (EPSPs), penúltima enzima da via do chiquimato de produção de aminoácidos aromáticos (fenilalanina, triptofano e tirosina). O acúmulo de glifosato nos meristemas inibe o crescimento como resultado da perda de biossíntese de proteínas. Além de proteínas, importantes componentes são negativamente afetados, como respostas de sinalização celular e de defesa contra patógenos, como a produção de fenilpropanoides, fitoalexinas e lignina. O glifosato é um herbicida não seletivo, sendo letal a todas as espécies. É translocado eficientemente e acumula nos meristemas, sendo uma excelente opção no controle de daninhas perenes (DYER & WELLER, 2005).

## **2.8 Inibidores de GS**

As plantas convertem nitrogênio inorgânico em compostos orgânicos pela adição de amônia em moléculas de glutamato originando glutamina, via catalise da enzima glutamina sintetase (GS), majoritariamente nos cloroplastos. O herbicida inibidor da GS é o glufosinato de amônio, que leva a um rápido acúmulo de amônia em níveis tóxicos as células. Além da toxicidade gerada pelo acúmulo de amônia, reduções no conteúdo de aminoácidos levam a redução da dissipação do fluxo de elétrons na cadeia de transporte de elétrons (CTE) da fotossíntese para a via fotorrespiratória, sobrecarregando a CTE. O acúmulo de compostos da via fotorrespiratória leva indiretamente a produção de espécies reativas de oxigênio que causam a peroxidação de lipídeos e morte da planta (SHERMAN et al., 1996).

## **2.9 Inibidores de ACCase**

Os herbicidas das famílias químicas ariloxifenoxipropionatos e ciclohexanodionas inibem a enzimas acetil CoA-carboxilase (ACCase), a primeira enzima da rota biossintética de ácidos graxos. A ACCase catalisa a carboxilação do acetil-CoA dependente de ATP para formar malonil-CoA que é utilizado, também, no

alongamento de lipídeos e síntese de metabólitos secundários. Duas isoformas da enzima são encontradas em plantas, um heterodímera que é insensível ao herbicida e outra homodímera (plastídica) que é sensível ao herbicida para o controle de plantas específicas, como membros de Poaceae em cultivos de dicotiledôneas (SASAKI & NAGANO, 2004).

## 2.10 Inibidores de ácidos graxos de cadeia longa

Dentre os inibidores de ácidos graxos de cadeia longa podemos citar as cloroacetamidas, as quais inibem o desenvolvimento inicial de plântulas, primariamente a emergência e o alongamento da parte aérea por inibir diversas enzimas elongases, como a Ácido graxo de cadeia longa:CoA ligase, inibindo a síntese de lipídeos de membranas e consequente deposição de ceras (cutícula) (TRENKAMP et al., 2004). São também denominados inibidores da divisão celular ou inibidores de parte aérea.

## 2.11 Inibidores mitóticos

Neste grupo estão incluídas as dinitroanilinas, as quais ligam-se nos monômeros de tubulina, inibindo a sua polimerização em microtúbulos e impedindo o movimento normal dos cromossomos durante a divisão celular mitótica na germinação de sementes e, levando a morte de plântulas antes da emergência por impedir o crescimento de raízes e pelos radiculares (GODDARD et al., 1994).

# 3 | ESTRESSE OXIDATIVO EM PLANTAS PELA APLICAÇÃO DE HERBICIDAS

A ação herbicida pode ser descrita como uma interação fisiológica e bioquímica entre um herbicida e a planta. Quando o herbicida é absorvido, diversas alterações no metabolismo podem ocorrer, sendo a principal delas a produção de espécies reativas de oxigênio (EROs), e consequentemente o estresse oxidativo.

O oxigênio molecular ( $O_2$ ) possui baixa reatividade devido à configuração paralela de seus elétrons nos dois últimos orbitais incompletos. No estado fundamental, o oxigênio é tripleto ( $^3O_2$ ) com dois elétrons não pareados, de mesmo *spin*, em diferentes orbitais. A ativação e rotação de um dos elétrons desemparelhados pode ser revertida por excitação e formar oxigênio singleto ( $^1O_2$ ). Esta organização impõe que a redução do  $O_2$  deve ser efetuada por transferências consecutivas de um elétron. Os produtos resultantes da redução do  $O_2$  são altamente reativos e recebem a denominação de EROs (KOVALCHUK, 2010). As EROs são normalmente referidas como subprodutos de reações redox que se apresentam tanto como radicais livres, como na forma molecular de um não radical. Essas moléculas podem ser geradas como resultado de excitação, formando oxigênio singleto, ou de sucessivas adições de elétrons ao  $O_2$ , reduzindo-o ao radical aniônico superóxido  $O_2^{\cdot-}$  ou peróxido de hidrogênio ( $H_2O_2$ ) e radical hidroxila ( $OH^{\cdot}$ ).



O conjunto de reações através das quais o  $O_2^*$ , o  $H_2O_2$  e o  $Fe^{2+}$  rapidamente geram  $OH^*$  é conhecido como “reação de Haber-Weiss”, enquanto que a reação final, a oxidação do  $H_2O_2$  pelo  $Fe_{2+}$ , é denominada reação de Fenton (GILL & TUTEJA, 2010). Essas reações podem ocorrer na presença dos íons ferro ou cobre (BHATTACHARJEE, 2010).

O  $H_2O_2$  é uma EROs moderadamente reativa com meia-vida relativamente longa (1 ms) e cujo pequeno tamanho permite-lhe atravessar membranas celulares e migrar em compartimentos diferentes. Dessa forma, difunde os danos e também atua como mensageiro da condição de estresse. O  $H_2O_2$  desempenha duplo papel em plantas: em baixas concentrações, atua como molécula envolvida na sinalização de aclimação desencadeando tolerância a vários estresses bióticos e abióticos e, em altas concentrações, leva a morte programada da célula (MA et al., 2013). Além disso, o  $H_2O_2$  tem se mostrado também como regulador chave em diversos processos fisiológicos, tais como a senescência (PENG et al., 2005), fotorrespiração e fotossíntese (NOCTOR & FOYER, 1998), movimento estomático (BRIGHT et al., 2006), do ciclo celular (MITTLER et al., 2004) e do crescimento e desenvolvimento (FOREMAN et al., 2003).

O  $H_2O_2$  tem ação deletéria, porque participa da reação formadora de  $OH^*$ , o oxidante mais reativo na família das EROs. Além disso, o  $H_2O_2$  é capaz de inativar enzimas por oxidação de seus grupos tiol (GADJEV et al., 2008). O radical  $OH^*$  é considerado a mais oxidante dentre as EROs e sua alta reatividade resulta em reações rápidas e inespecíficas com distintos substratos, podendo potencialmente reagir com todos os tipos de moléculas biológicas (MYLONA & POLIDOROS, 2010).

Sob condições normais, as EROs são geradas pelo metabolismo dos organismos aeróbicos, principalmente através da fotossíntese e respiração, porém mantidos em níveis basais através de sistemas antioxidantes de defesa (GRATÃO et al., 2005). Quando esse aumento é maior que a capacidade antioxidante da célula, caracteriza-se o processo de estresse oxidativo (PANDHAIR & SEKHON, 2006). Se mantido em níveis relativamente baixos, é provável que funcione como componentes da via de sinalização de estresse, desencadeando defesa ao estresse ou respostas de aclimação (CARVALHO, 2008).

A fotorrespiração é a principal fonte de  $H_2O_2$  em células fotossintéticas. A geração peroxissomal de  $H_2O_2$  pode servir como mecanismo de transferência de sinal proveniente da fotossíntese para o resto da célula (FOYER et al., 2009). Mesmo sob condições normais, a formação de  $H_2O_2$  pela cadeia de transporte de elétrons fotossintética de plantas  $C_3$  é da ordem de  $4 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  e, nos peroxissomos, na via fotorrespiratória, é de  $10 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (FOYER & SHIGEOKA, 2011).

Herbicidas que interferem na cadeia de transporte de elétrons, tanto pela inibição do fotossistema II ou pela captação de elétrons no fotossistema I, induzem ação fitotóxica pela ativação molecular do oxigênio. Quando a redução da plastoquinona é inibida pelo herbicida, a energia de excitação não pode ser dissipada de maneira

usual. A emissão de calor e fluorescência atinge o máximo e a clorofila é acumulada na forma mais estável, clorofila triplete ( $^3\text{Chl}^*$ ) (FUFEZAN et al., 2002). O excesso de clorofila em estado triplete pode reagir com o oxigênio para formar o oxigênio singleto, altamente reativo, o qual pode induzir perda de pigmentos e peroxidação lipídica (DEVINE et al., 1993).

Herbicidas podem interferir na fotossíntese normal pela inibição da síntese de carotenoides e resultam na degradação fotooxidativa e na destruição de membranas fotossintéticas (WAKABAYASHI & BÖGER, 2004). As mais importantes enzimas alvo dos herbicidas que afetam a biossíntese de carotenoides são as desaturases. Inibidores de carotenoides que interferem com diferentes tipos de pigmentos no cloroplasto (carotenoides e clorofilas) podem exercer a sua ação fitotóxica pela ativação e aumento das EROs de maneira indireta, devido a incapacidade de dissipação do excesso de luz (WAKABAYASHI & BÖGER, 2004).

Outro mecanismo de produção de EROs é fornecido pela drenagem de elétrons induzida por herbicidas do tipo bipyridilos (paraquat). Estes herbicidas reagem com o oxigênio molecular para produzir o radical superóxido (chamada de reação de Melher). O  $\text{O}_2^{\cdot-}$  pode também começar uma cadeia de oxidações e peroxidações que estabelecem a ação herbicida (SUNTRES, 2002). Neste caso a ação fitotóxica do herbicida é devido a canalização de elétrons dos fotossistemas até o oxigênio.

A enzima protoporfirinogênio oxidase presente nos cloroplastos e mitocôndrias tem sido escolhida como alvo de ação de herbicidas. Após inibida, o porfirinogênio difunde-se fora do sítio onde se encontra a enzima que o metaboliza e está sujeito a aromatização oxidativa que o converte em protoporfirina IX. O acúmulo deste metabólito causa a formação de  $^1\text{O}_2$  na presença de luz com a consequente geração de estresse oxidativo (DEVINE et al., 1993).

Após a entrada do herbicida na planta, a molécula poderá ser metabolizada a compostos secundários sem atividade ou com atividade reduzida. Normalmente os mecanismos de desintoxicação de herbicidas incluem metabolismo enzimático e transformação desses compostos em substâncias menos tóxicas. Entre as enzimas pode-se citar a glutathione-S-transferase, que atua na conjugação de herbicidas e/ou moléculas tóxicas com os peptídeos de glutathione inativando ou reduzindo a fitotoxicidade de determinada molécula (EDWARDS et al., 2000).

Embora o aumento da produção de EROs na célula representa ameaça para as biomoléculas celulares, também atuam como moléculas sinalizadoras e ativam genes relacionados a vias de sinalização (DUBEY, 2011). Para sobreviver a tais restrições, as plantas possuem diversos mecanismos que lhes permitem perceber e traduzir sinais externos, a fim de desencadear respostas adaptativas (MILLER et al., 2011). Dessa forma, as plantas desenvolveram dois mecanismos de proteção, um sistema antioxidante enzimático e outro não enzimático (MITTLER, 2002), os quais incluem enzimas antioxidantes e metabólitos que detoxificam essas formas de EROs, além de mecanismo que dissipa o excesso de energia absorvida antes da formação de

oxigênio singlete. A partição entre estes dois sistemas sob condições de estresse pode ser regulada pela concentração de  $O_2$  no sistema (BLOKHINA et al., 2003).

#### 4 | MECANISMO DE DEFESA ANTIOXIDATIVA

O mais importante mecanismo de detoxificação das EROs inclui a atividade das enzimas superóxido dismutase (SOD), ascorbato peroxidase (APX) e catalase (CAT). Várias destas enzimas podem ser induzidas, inibidas ou ativadas por efetores endógenos (GRATÃO et al., 2005). O balanço entre as atividades da SOD, peroxidases e CAT, é crucial para se determinar os níveis basais de radicais  $O_2^{\cdot-}$  e  $H_2O_2$ . Este balanço junto com o sequestro de íons metálicos previne a formação de  $OH^*$  nas reações de Haber-Weiss e Fenton (MITTLER, 2002).

As SODs são metalo-enzimas consideradas a primeira linha de defesa contra as EROs e que catalisam a dismutação de dois radicais  $O_2^{\cdot-}$ , gerando  $H_2O_2$  e  $O_2$ . Essas enzimas participam da modulação do nível de  $H_2O_2$  em cloroplastos, mitocôndrias, citosol e peroxissomos (MITTLER, 2002). Uma vez que dismutam o  $O_2^{\cdot-}$ , agem indiretamente na redução do risco de formação do  $OH^*$  a partir do  $O_2^{\cdot-}$  (DUBEY, 2011). São classificadas de acordo com seus cofatores metálicos: cobre e zinco (Cu/Zn-SOD), manganês (Mn-SOD) e ferro (Fe-SOD) (GILL & TUJETA, 2010). Em geral, as plantas contêm uma Mn-SOD localizada na matriz mitocondrial e uma Cu/Zn-SOD citosólica, com Fe-SOD e/ou Cu/Zn-SOD, presentes no estroma do cloroplasto. O número de isoenzimas de cada tipo de SOD varia muito de planta para planta, assim como a abundância relativa de cada enzima (BOWLER et al., 1992).

A CAT é uma das principais enzimas que atuam na eliminação do  $H_2O_2$  gerado durante a fotorrespiração e a  $\beta$ -oxidação dos ácidos graxos, sendo encontrada nos peroxissomos, glioxissomos e mitocôndrias e converte duas moléculas de  $H_2O_2$  a  $H_2O$  e oxigênio molecular (DUBEY, 2011). As plantas possuem várias isoformas de CAT, as quais podem dismutar diretamente o  $H_2O_2$  ou oxidar substratos, tais como metanol, etanol, formaldeído e ácido fórmico. Como a CAT opera sem agente redutor, ela fornece às plantas uma forma energeticamente eficiente para remoção do  $H_2O_2$  (SHARMA et al., 2012). A atividade da CAT é efetiva, principalmente, em concentrações relativamente altas de  $H_2O_2$  (mM), por isso são consideradas indispensáveis para a detoxificação de EROs, especialmente em condições de estresse severo, quando os níveis de  $H_2O_2$  estão maiores. No entanto, esta enzima é menos sensível que as peroxidases, ou seja, tem menor afinidade pelo  $H_2O_2$ , sendo o estresse muitas vezes insuficiente para sua ativação. Em situações de elevado estresse oxidativo pode ocorrer ainda a inibição de sua síntese ou mudança na conformação de suas subunidades. A APX e a CAT são as enzimas mais importantes dentre os componentes de desintoxicação do  $H_2O_2$  (BHATT & TRIPATHI, 2011).

O termo peroxidases (POX) inclui grupo de enzimas capazes de catalisar a

oxidação de componentes celulares, tais como  $H_2O_2$  ou peróxidos orgânicos. Dentre elas encontra-se a APX, a qual, em plantas, possui função de proteção antioxidativa. A atividade de peroxidases pode aumentar em plantas submetidas a diversos tipos de estresse (SIEGEL, 1993) e pode ser tomada como marcador bioquímico de estresse resultante tanto de fatores bióticos como abióticos (LIMA et al., 1999).

Estas enzimas catalisam a transferência de elétrons ao  $H_2O_2$  usando diferentes substratos reduzidos como doadores. As POXs de plantas aumentam em resposta a vários estresses bióticos e abióticos, participam no catabolismo de auxinas e em processos de síntese de parede celular como a oxidação de fenóis, suberização e lignificação em plantas hospedeiras durante a reação de defesa contra patógenos (SYROS et al., 2004). O paraquat, um herbicida gerador de estresse oxidativo, induz também este tipo de enzimas (KWAK et al., 1996).

Em plantas, o mais importante redutor para o  $H_2O_2$  é o ascorbato, sendo que a APX usa duas moléculas de ascorbato para reduzir o peróxido de hidrogênio à água, com a geração concomitante de duas moléculas de monodehidroascorbato (MDHA) (NOCTOR & FOYER, 1998). Além disso, essa enzima possui alta afinidade com o  $H_2O_2$ , com uma constante de Michaelis-Menten (KM) na ordem de  $\mu M$ , permitindo a eliminação do  $H_2O_2$  mesmo em baixas concentrações (LOCATO et al., 2010).

Estudos realizados com alguns herbicidas mostraram comportamentos diferentes na atividade de enzimas antioxidantes (EKMEKCI & TERZIOGLU, 2005). Geralmente, a resposta antioxidante varia de acordo com o modo de ação do herbicida aplicado e do cultivo. Assim, o papel das enzimas antioxidantes em situações de estresse é o de controlar o acúmulo de EROs e assim limitar os danos oxidativos (MITTLER, 2002; SHARMA et al., 2012). Tais antioxidantes podem evitar a formação de radicais livres, sequestrá-los ou promover sua degradação, prevenindo a ocorrência de danos às células das plantas (SERKEDJIEVA, 2011).

No sistema antioxidante não enzimático está incluído principalmente o grupo dos compostos fenólicos, que são sintetizados pelas plantas em resposta a injúria física, infecção por bactéria, fungo, nematoides, vírus ou qualquer outro tipo de estresse. Antioxidantes não enzimáticos são encontrados em todos os compartimentos celulares e os mais importantes são o ácido ascórbico (vitamina C) e a glutathione (GSH), os quais têm propriedades hidrofílicas. O ácido ascórbico, em pH fisiológico, tem estrutura de enediol na sua base conjugada, podendo reagir como doador monovalente. A formação de radical ascorbil, pela doação de um elétron, produz deslocação eletrônica altamente estável. Logo, uma dismutação espontânea é produzida para formar ascorbato e deidroascorbato. Este último é convertido a ascorbato em outras vias metabólicas (CHAUDIÈRE & FERRARI-ILIOU, 1999).

Antioxidantes hidrofóbicos são encontrados em lipoproteínas e membranas onde interrompem a propagação da peroxidação lipídica eliminando radicais peroxil e bloqueiam a formação de hidroperóxidos a partir do  $^1O_2$ . Entre estes se destacam a vitamina E, carotenoides e possivelmente, ubiquinol na forma reduzida da coenzima Q

(CHAUDIÈRE & FERRARI-ILIOU, 1999).

As clorofilas (a e b) e os carotenoides são os pigmentos fotossintéticos mais abundantes existentes no planeta. Por sua estrutura química ser instável, as clorofilas são facilmente degradadas, resultando em produtos de decomposição que modificam a percepção e qualidade dos vegetais (GONÇALVES, 2008).

As clorofilas localizam-se nos cloroplastos, sendo esta organela o local no qual se realiza a fotossíntese, a qual possui duas reações importantes: a fotoquímica, nas membranas dos tilacoides e a bioquímica, no estroma do cloroplasto. Tais organelas, além das clorofilas, contêm outros pigmentos denominados acessórios, tais como os carotenoides (LARCHER, 2000). Os danos às clorofilas conduzem a disfunção celular, lesões necróticas ou ainda morte celular (FOYER & NOCTOR, 2009; SHARMA et al., 2012). Como consequência, os danos oxidativos traduzem-se nas folhas pelo aparecimento de áreas cloróticas que, em muitos casos, evoluem para necrose e abscisão foliar (CAVATTE et al., 2012).

Os carotenoides constituem outro grande grupo de antioxidantes hidrofóbicos, que se caracterizam por serem constituídos de longas cadeias de hidrocarbonetos com duplas ligações conjugadas (KRINSKY, 1989). Esta propriedade permite a ancoragem nas membranas fosfolipídicas. Também a estrutura dos conjugados permite deslocar elétrons desemparelhados e atuar como doadora de elétrons monovalentes. Essa mesma estrutura conjugada é responsável pela drenagem da energia de ativação do  $^1O_2$ . Sendo assim, decréscimo na sua biossíntese poderá causar danos às plantas (HAVAUX & NIYOGI, 1999).

Outros componentes presentes no sistema antioxidante são os aminoácidos, os quais possuem relativamente baixa atividade antioxidante, mas quando presentes em altas concentrações podem contribuir para desintoxicação das EROs. Os exemplos mais destacados são os aminoácidos livres, peptídeos e proteínas. Praticamente todos os aminoácidos podem servir como alvos para ataque oxidativo, porém alguns aminoácidos como triptofano, tirosina, histidina e cisteína são particularmente sensíveis as EROs. Devido ao fato da concentração acumulada de aminoácidos livres ser da ordem de  $10^{-1}$  M, estes são quantitativamente importantes como desintoxicadores de EROs (DRÖGE, 2002).

O aumento nos teores de aminoácidos tem sido relatado em vários trabalhos quando expostos aos agentes de estresse (DRÖGE, 2002). Possíveis explicações sobre os aumentos observados no teor de aminoácidos incluem a inibição da síntese de proteínas, aumento da hidrólise de proteínas, decréscimo do uso de aminoácidos como fonte de carbono respiratório e/ou aumento da biossíntese de aminoácidos (COOLEY & FOY, 1992).

A oxidação mediada pelas espécies reativas de oxigênio de alguns resíduos de aminoácidos como a lisina, arginina e prolina, leva à formação de grupos carbonil (UCHIDA et al, 2002). Grupos carbonil também podem ser formados como consequência de reações secundárias de cadeias laterais de alguns aminoácidos com produtos de



oxidação lipídica, ou açúcares reduzidos ou seus produtos de oxidação (BAYNES & THORPE, 1999).

O metabolismo da prolina está envolvido na regulação do potencial redox intracelular e no armazenamento e transferência de energia e poder redutor (SHARMA et al., 2012). Alteração no metabolismo da prolina pode ser mais benéfica para a tolerância das plantas ao estresse ambiental do que as propriedades do aminoácido. A biossíntese da prolina ocorre no citoplasma das células vegetais, mas é possível que a produção se desloque para cloroplastos sobre condições de estresse, sendo capaz de detoxificar o radical hidroxila (SIGNORELLI et al., 2014).

A prolina tem funções como osmólito, detoxificador de radicais, dreno de elétrons, estabilizador de macromoléculas e componente da parede celular (MATYSIK et al., 2002). De acordo as suas propriedades químicas, a prolina pode estar envolvida em estresse provocado por metais, por mecanismos de regulação osmótica e redox, complexação de metais e desintoxicação de EROs (SHARMA et al., 2012). Este aminoácido é sintetizado à partir de glutamato em três reações exergônicas, consumindo ATP e NADPH. O consumo relativamente elevado de NADPH e o acúmulo de prolina constituem mecanismo de canalização do excesso de elétrons (HELDT, 1997).

O conteúdo de prolina tem sido estudado como resposta de plantas a estresses abióticos. Muitas plantas acumulam prolina em condições de déficit hídrico, salinidade, temperaturas extremas e alguns outros estresses ambientais, especialmente aqueles provocados por metais de transição Cu, Cd e Zn (CHEN et al., 2001).

Através desses dois sistemas de defesa, as plantas são capazes de perceber os sinais e ativar seu sistema, enzimático e não-enzimático, a fim de eliminar ou reduzir as EROs decorrentes da utilização de herbicidas. O entendimento desses dois mecanismos é crucial para adoção de estratégias de controle, visando o menor estresse das plantas cultivadas.

## REFERÊNCIAS

BAYNES, J.W.; THORPE, S.R. **Role of oxidative stress in diabetic complications: a new perspective on an old paradigm.** *Diabetes*, v. 48, p. 1-9, 1999.

BHATT, I.; TRIPATHI, B.N. **Plant peroxiredoxins: catalytic mechanisms, functional significance and future perspectives.** *Biotechnology Advances*, v. 29, p. 850-859, 2011.

BLOKHINA, O.; VIROLAINEN, E.; FAGERSTEDT, K. V. **Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review.** *Annals of Botany*, v. 91, p. 179-194, 2003.

BOWLER, C.; MONTAGU, M.V.; INZE, D. **Superoxide dismutase and Stress tolerance.** *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, v. 43, p. 83-111, 1992.

BRIGHT, J.; DESIKAN, R.; HANCOCK, J.T.; WEIR, I.S.; NEILL, S.J. **ABA-induced NO generation and stomatal closure in Arabidopsis are dependent on H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> synthesis.** *The Plant Journal*, v. 45, p. 113-122, 2006.

BROMILOW, R.H. **Paraquat and sustainable agriculture**. Pest Management Science, v. 60, p. 340-349, 2004.

CARVALHO M.H.C. **Drought stress and reactive oxygen species: production, scavenging and signaling**. Plant Signaling and Behavior, v. 3, p. 156-165, 2008.

CAVATTE, P.C.; MARTINS, S.C.V.; MORAIS, L.E.; SILVA, P.E.M.; DAMATTA, F.M. **The physiology of abiotic stresses plant breeding for abiotic stress tolerance**. In: FRITSCHÉ-NETO, R.; BORÉM, A. (Eds.). Plant breeding for abiotic stress tolerance. 102ed. Springer, 2012. p 21-51.

CHAUDIÈRE, J.; FERRARI-ILIOU, R. **Intracellular antioxidants: from chemical to biochemical mechanisms**. Food and Chemical Toxicology, v. 37, p. 949-962, 1999.

CHEN, C.T.; CHEN, L.M.; LIN, C.C.; KAO, C.H. **Regulation of proline accumulation in detached rice leaves exposed to excess copper**. Plant Science, v. 160, p. 283-290, 2001.

COOLEY, W.E.; FOY, C.L. **Effects of SC-0224 and glyphosate on free amino acids, soluble protein, and protein synthesis in inflated duckweed (*Lemna gibba*)**. Weed Science, v. 40, p. 345-350, 1992.

DEVINE, M.; DUKE, S.O.; FEDTKE, C. **Physiology of herbicide action**. New Jersey: PTR Prentice Hall, 1993. 441p.

DRÖGE, W. **Free radicals in the physiological control of cell function**. Physiological Reviews, v. 82, p. 47-95, 2002.

DUBEY, R.S. **Metal toxicity, oxidative stress and antioxidative defense system in plants**. In: GUPTA, S.D. Reactive oxygen species and antioxidants in higher plants. Enfield: Science Publishers, 2011. p. 178-203.

DUGGLEBY, R.G.; PANG, S.S. **Acetohydroxyacid synthase**. Journal of Biochemistry and Molecular Biology, v. 33, p. 1-36, 2000.

DYER, W.E.; WELLER, S.C. **Plant response to herbicide**. In: JENKS, M.A.; HASEGAWA, P.M. Plant abiotic stress. Oxford: Blackwell Publishing, p 171-214. 2005.

EDWARDS, R.; DIXON, D. P.; WALBOT, V. **Plant glutathione S-transferases: enzymes with multiple functions sickness and in health**. Trends in Plant Science, v. 5, p. 193-198, 2000.

EKMEKCI, Y.; TERZIOGLU, S. **Effects of oxidative stress induced by paraquat on wild and cultivated wheats**. Pesticide Biochemistry and Physiology, v. 83, p. 69-81, 2005.

FEDTKE, C. **Biochemistry and physiology of herbicide action**. Springer-Verlag: New York, 202 pp., 1982.

FOREMAN, J.; DEMIDCHIK, V.; BOTHWELL, J.H.; MYLONA, P.; MIEDEMA, H.; TORRES, M.A.; LINSTED, P.; COSTA, S.; BROWNLEE, C.; JONES, J.D.; DAVIES, J.M.; DOLAN, J. **Reactive oxygen species produced by NADPH oxidase regulate plant cell growth**. Nature, v. 422, p. 442-446, 2003.

FOYER, C.H.; BLOOM, A.J.; QUEVAL, G.; NOCTOR, G. **Photorespiratory metabolism: genes, mutants, energetics, and redox signaling**. Annual Review of Plant Biology, v. 60, p. 455-84, 2009.

FOYER, C.H.; SHIGEOKA, S. **Understanding oxidative stress and antioxidant functions to enhance photosynthesis**. Plant Physiology, v. 155, p. 93-100, 2011.

FUFEZAN, C.; RUTHERFORD, A.W.; KRIEGER-LISZKAY, A. **Singlet oxygen production in herbicide-treated photosystem II**. FEBS Letters, v. 532, p. 407-410, 2002.

GADJEV, I.; STONE, J.M.; GECHEV, T.S. **Programmed cell death in plants: new insights into redox regulation and the role of hydrogen peroxide**. International Review of Cell and Molecular Biology, v. 270, p. 87-144, 2008.

GILL, S.S.; TUTEJA, N. **Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants**. Plant Physiology and Biochemistry, v. 48, p. 909-930, 2010.

BHATTACHARJEE, S. **Sites of generation and physicochemical basis of formation of reactive oxygen species in plant cell**. In: GUPTA, S.D. Reactive oxygen species and antioxidants in higher plants. Enfield: Science Publishers, 2010. p.1-30.

GODDARD, R.H.; WICK, S.M.; SILFLOW, C.D.; SNUSTAD, P.D. **Microtubule components of the plant cell cytoskeleton**. Plant Physiology, v. 104, p. 1-6, 1994.

GONÇALVES, E. R. **Fotossíntese, osmorregulação e crescimento inicial de quatro variedades de cana-de-açúcar submetida à deficiência hídrica**. 2008. 66 f. Dissertação (Mestrado em Agronomia/Produção Vegetal) - Universidade Federal do Alagoas, Rio Largo.

GRATÃO, P.L.; POLLE, A.; LEA, P.J.; AZEVEDO, R.A. **Making the life of heavy metal stressed plants a little easier**. Functional Plant Biology, v. 32, p. 481-494, 2005.

HAN, O.; KIM, O.; KIM, C.; PARK, R.D.; GUH, J.O. **Role of autoxidation of protoporphyrinogen IX in the action mechanism of diphenyl ether herbicides**. Bulletin of the Korean Chemical Society, v. 16, p. 1013-1-14, 1995.

HAVAUX, M.; NIYOGI, K.K. **The violaxanthin cycle protects plants from photooxidative damage by more than one mechanism**. Proceedings of the National Academy of Science USA, v. 96, p. 8762-8767, 1999.

HELDT, H. **Plant biochemistry and molecular biology**. New York: Oxford University Press, 1997. 522 p.

JACOBS, J.M.; JACOBS, N.J. **Porphyry accumulation and export by isolated barley (*Hordeum vulgare*) plastids**. Plant Physiology, v. 101, p. 1181-1187, 1993.

KOVALCHUK, I. Multiple roles of radicals in plants. In: GUPTA, S.D. Reactive oxygen species and antioxidants in higher plants. Enfield: Science Publishers, 2010. p.31-44.

KRINSKY, N.I. **Antioxidant function of carotenoids**. Free Radical Biology and Medicine, v. 7, p. 617-35, 1989.

KWAK, S.S.; KIM, S.K.; PARK, I.H.; LIU, J.R. **Enhancement of peroxidase activity by stress related chemicals in sweet potato**. Phytochemistry, v. 43, p. 565-568, 1996.

LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos: RiMa, 2000. 531p.

LAROSSA, R.A.; SCHLOSS, J.V. **The sulfonyl urea herbicide sulfometuron-methyl is an extremely potent and selective inhibitor of acetolactate synthase (EC 4.1.3.18) in *Salmonella typhimurium***. Journal of Biological Chemistry, v. 259, p. 8753-8757, 1984.

LIMA, G.P.P.; BRASIL, O.G.; OLIVEIRA, A.M. **Poliaminas e atividade da peroxidase em feijão (*Phaseolus vulgaris* L.) cultivado sob estresse salino**. Scientia Agrícola, v. 56, p. 21-25, 1999.

- LOCATO, V.; PINTO, M.C.; PARADISO, A.; DE GARA, L. **Reactive oxygen species and ascorbate-glutathione interplay in signaling and stress responses**. In: GUPTA, S.D. Reactive oxygen species and antioxidants in higher plants. Enfield: Science Publishers, 2010. p.45-64.
- MA, N.L.; RAHMAT, Z.; LAM, S.S. **A review of the “omics” approach to biomarkers of oxidative stress in *Oryza sativa***. International Journal of Molecular Sciences, v. 14, p. 7515-7541, 2013.
- MATYSIK, J.; ALIA, B.; BHALU, B.; MOHANTY, P. **Molecular mechanisms of quenching of reactive oxygen species by praline under stress in plants**. Current Science, v. 82, p. 525-532, 2002.
- MILLER, G.; SUZUKI, N.; CIFTCI-YILMAZ, S.; MITTLER, R. **Reactive oxygen species homeostasis and signalling during drought and salinity stresses**. Plant, Cell & Environment, v. 33, p. 453-467, 2011.
- MITTLER, R. **Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance**. Plant Science, v. 7, p. 405-410, 2002.
- MITTLER, R.; VANDERAUWERA, S.; GOLLERY, M.; VAN BREUSEGEM, F. **Reactive oxygen gene network of plants**. Trends in Plant Science, v. 9, p. 490-498, 2004.
- MYLONA, P.V.; POLIDOROS, A.N. **ROS regulation of antioxidant genes**. In: GUPTA, S.D. Reactive oxygen species and antioxidants in higher plants. Enfield: Science Publishers, 2011. p.101-128.
- NOCTOR, G.; FOYER, C.H. **A re-evaluation of the ATP: NADPH budget during C3 photosynthesis. A contribution from nitrate assimilation and its associated respiratory activity?** Journal of Experimental Botany, v. 49, p. 1895-1908, 1998.
- PANDHAIR, V.; SEKHON, B.S. **Reactive oxygen species and antioxidants in plants: an overview**. Journal of Plant Biochemistry and Biotechnology, v. 15, p. 71-78, 2006.
- PENG, C.L.; OU, Z.Y.; LIU, N.; LIN, G.Z. **Response to high temperature in flag leaves of super high-yielding rice Pei'ai 64S/E32 and Liangyoupeijiu**. Rice Science, v. 12, p. 179-186, 2005.
- SANDMANN, G.; BÖGER, P. **Herbicides affecting plant pigment**. Proceedings of the British Crop Protection Conference – Weeds. BCPC Publications, Hampshire, UK, p. 139-148, 1987.
- SASAKI, Y.; NAGANO, Y. **Plant acetyl-CoA carboxylase: structure, biosynthesis, regulation, and gene manipulation for plant breeding**. Bioscience, Biotechnology and Biochemistry, v. 68, p. 1175-1184, 2004.
- SERKEDJIEVA, J. **Antioxidant effects of plant polyphenols: a case study of a polyphenol-rich extract from *Geranium sanguineum* L.** In: GUPTA, S.D. Reactive oxygen species and antioxidants in higher plants. Enfield: Science Publishers, 2011. p. 275-293.
- SHARMA, P.; JHA, A.B.; DUBEY, R.S.; PESSARAKLI, M. **Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stress ful conditions**. Journal of Botany, v. 2012, p. 1-26, 2012.
- SHERMAN, T.D.; VAUGHN, K.C.; DUKE, S.O. **Mechanisms of action and resistance to herbicides**. In: DUKE, S.O. (ed.). Herbicide-resistant crops: agricultural, environmental, economic, regulatory, and technical aspects. CRC Press, Boca Raton, FL, p. 13-36, 1996.
- SIEGEL, B.Z. **Plant peroxidases: an organism perspective**. Plant Growth Regulation, v. 12, p. 303-312, 1993.

SIGNORELLI, S.; COITIN, O.E.L.; BORSANI, O.; MONZA, J. **Molecular mechanisms for the reaction between OH radicals and proline: insights on the role as reactive oxygen species scavenger in plant stress.** *The Journal of Physical Chemistry B*, v. 118, p. 37-47, 2014.

SUNTRES, Z.E. **Role of antioxidants in paraquat toxicity.** *Toxicology*, v. 180, p. 65- 77, 2002.

SYROS, T.; YUPSANIS, T.; ZAFIRIADIS, H.; ECONOMOU, A. **Activity and isoforms of peroxidases, lignin and anatomy, during adventitious rooting in cuttings of *Ebenus cretica* L.** *Journal of Plant Physiology*, v. 161, p. 69–77, 2004.

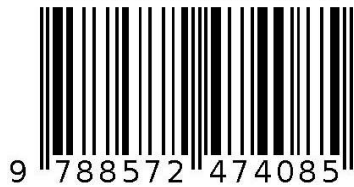
TREKAMP, S.; MARTIN, W.; TIETJEN, K. **Specific and differential inhibition of very-long-chain fatty acid elongases from *Arabidopsis thaliana* by different herbicides.** *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, v. 101, p. 11903-11908, 2004.

UCHIDA, A.; JAGENDORF, A.T.; HIBINO, T.; TAKABE, T.; TAKABE, T. **Effect of hydrogen peroxide and nitric oxide on both salt and heat stress tolerance in rice.** *Plant Science*, v. 163, p. 515–523, 2002.

WAKABAYASHI, K.; BÖGER, P. **Phytotoxic sites of action for molecular design of modern herbicides (Part 1): the photosynthetic electron transport system.** *Weed Biology and Management*, v. 4, p. 8-18, 2004.



Agência Brasileira do ISBN  
ISBN 978-85-7247-408-5



9 788572 474085