

CAPÍTULO 1

FISIOLOGIA DO ESTRESSE EM SEMENTES DE ANGIOSPERMAS: UMA REVISÃO DE LITERATURA

Data de submissão: 04/11/2024

Data de aceite: 05/02/2025

Thalisson Johann Michelin de Oliveira

Institution: USP
São Paulo - SP
<http://lattes.cnpq.br/0584202669056603>

Jessica Corrêa Albuquerque Medeiros

Institution: UFRA
Belém - PA
<https://lattes.cnpq.br/5317426556582050>

Vitor Resende do Nascimento

Institution: UFPA
Belém – PA
<http://lattes.cnpq.br/1213706920786763>

Elaine Patricia Zandonadi Haber

Institution: Senar
City: Belém/PA
<http://lattes.cnpq.br/1441048367692032>

Luciana Yanina Esther Chavez

Institution: UFRA
Belém – PA
<http://lattes.cnpq.br/2100624727740730>

Tamirys Marcelina da Silva

Institution: UFRA
Belém – PA
<http://lattes.cnpq.br/6360196015640971>

Dayana Castilho dos Santos Ferreira

Institution: UFRA
Belém – PA
<https://lattes.cnpq.br/0496184248845616>

Glauco André dos Santos Nogueira

Institution: UFRA
Belém – PA
<http://lattes.cnpq.br/1909328483731143>

Ana Ecídia de Araújo Brito

Institution: UFRA
Belém – PA
<https://lattes.cnpq.br/5637991471728377>

Dayse Gonzaga Braga

Institution: UFPA
Belém – PA
<http://lattes.cnpq.br/7007918948125971>

Joze Melisa Nunes de Freitas

Institution: UFRA
Belém – PA
<http://lattes.cnpq.br/4808397578671216>

Cândido Ferreira de Oliveira Neto

Institution: UFRA
Belém – PA
<http://lattes.cnpq.br/0327663489224028>

RESUMO: O estudo aborda a fisiologia e bioquímica das sementes frente a estressores ambientais, visando identificar estratégias para mitigação. As sementes são fundamentais para a vida vegetal e têm um papel crucial na produção de alimentos e materiais essenciais. A exposição a estressores ambientais representa uma ameaça significativa para as sementes, afetando sua sobrevivência e capacidade reprodutiva. Em regiões agrícolas brasileiras com alta salinidade devido a atividades industriais e mineradoras, há necessidade de sementes tolerantes a esses estressores. O estudo realizou uma busca sistemática de literatura de 2013 a 2023, focando em artigos técnicos e científicos sobre sementes e estressores ambientais. Os resultados destacam os impactos dos estressores no metabolismo das sementes, incluindo alterações no crescimento do eixo embrionário e na camada do endosperma, bem como modificações na permeabilidade da membrana celular e estresse oxidativo. O estudo também aborda a importância do manejo adequado da água, sendo a deficiência hídrica um fator limitante para a germinação de sementes não dormentes.

PHYSIOLOGY OF STRESS IN ANGIOSPERM SEEDS: A LITERATURE REVIEW

ABSTRACT: This study aims to understand the physiology and biochemistry of seeds when exposed to environmental stressors and to identify potential mitigation strategies. Seeds are fundamental to plant life and play a crucial role in the production of food and essential materials. Exposure to environmental stressors poses a significant threat to seeds, affecting their survival and reproductive capacity. In agricultural regions of Brazil with high salinity due to industrial and mining activities, there is a need for seeds tolerant to these stressors. The study conducted a systematic literature review from 2013 to 2023, focusing on technical and scientific articles on seeds and environmental stressors. The results highlight the impacts of stressors on seed metabolism, including changes in embryo axis growth and the endosperm layer, as well as modifications in cell membrane permeability and oxidative stress. The study also emphasizes the importance of proper water management, with water deficiency being a limiting factor for the germination of non-dormant seeds.

KEYWORDS: Germination; Resilience; Biochemical responses; Salinity tolerance.

1 | INTRODUÇÃO

As sementes representam a base da vida vegetal e desempenham um papel essencial na produção de alimentos e matérias-primas em todo o mundo (DORIGON *et al*, 2020). Elas são o meio de propagação e ponto de partida das plantas, representando a base da agricultura e da produção de alimentos em todo o mundo (AMORIM *et al*, 2020). Além disso, as sementes também desempenham um papel crucial na obtenção de matérias-primas essenciais, como fibras, óleos e madeira, que sustentam uma variedade de indústrias e atividades econômicas (DORIGON *et al*, 2020).

A exposição de sementes a estresses ambientais apresenta uma ameaça significativa à fisiologia da futura plântula e planta adulta, impactando sua sobrevivência e capacidade reprodutiva (AMORIM *et al*, 2020; DORIGON *et al*, 2020). Compreender os efeitos de efeitos estressantes nas sementes é crucial para tomada de decisões do tecnólogo de sementes e agrônomo para implementar estratégias e mitigar os impactos prejudiciais no

crescimento das sementes e na biodiversidade (SENEVIRATNE *et al*, 2019).

Muitas regiões agrícolas brasileiras possuem solos com alta salinidade, necessitando de sementes moderadamente tolerante à este fator estressante (AYERS e WESTCOT, 1999), ainda assim, pode ser que a viabilidade e/ ou vitalidade da semente caia drasticamente com uma salinidade elevada pois ela provoca modificações nos aspectos fisiológicos e bioquímicos (BEZERRA *et al*, 2014).

O avanço e intensificação de atividades industriais e mineradoras tem gerado uma série de impactos sobre ecossistemas naturais (KRZEMIEŃ *et al*, 2023), combinados ao uso inadequados de agroquímicos e o descarte errôneo de produtos eletrônicos (DATTA *et al*, 2023; DANISH *et al*, 2023), contribuem para contaminação de solos e corpos d'água com uma diversidade de elementos químicos, entre eles os metais pesados.

A contaminação ambiental por metais pesados representa uma preocupação crescente em todo o mundo. A exposição de sementes a esses elementos pode trazer sérias consequências e dificuldades para o estabelecimento de uma nova planta (SENEVIRATNE *et al*, 2019). Para compreender os efeitos da exposição a metais pesados na fisiologia das sementes, é necessário examinar os processos que ocorrem no seu interior durante a germinação e o crescimento inicial da planta (PAWLAK *et al*, 2009).

O uso de mitigadores em sementes são estratégias promissoras para melhorar a tolerância das plantas a condições adversas de estresse ambiental. Podendo ser com o uso de fitohormônios, bactérias promotoras de crescimento (PGPR) e aplicação de reguladores de crescimentos artificiais, representam uma estratégia sustentável para otimizar o desempenho das sementes e plântulas em ambientes menos propícios (SOARES *et al*, 2020; DARTORA *et al*, 2020; HAN *et al*, 2017; WU *et al*, 2019).

Diante do exposto, esta revisão bibliográfica teve o objetivo de entender a fisiologia e bioquímica de sementes quando expostas a situações de estresses ambientais e identificar possíveis mitigadores a serem utilizados.

2 | METODOLOGIA

Este estudo tentou conduzir buscas sistemáticas pelos termos “semente e estresses abióticos” com alguns bancos de dados para estudos dos últimos 10 anos, sendo referente de janeiro de 2013 a novembro de 2023. Os principais bancos de dados foram Web of Science, ScienceDirect e Scopus. As buscas foram entregues nas palavras-chave, resumo e título dos artigos.

Os resultados caíram em três categorias: artigos técnicos, publicações científicas e relatórios sobre temas especiais publicado por uma determinada organização. Artigos que têm um tema combinado como fisiologia de sementes, estresses abióticos, metais pesados e salinidade, foram encontrados em números significativos, o foco estava em artigos escritos depois de 2013, entretanto alguns estudos que serviram de base e foram

pioneiros nesta área de pesquisa foram citados, devido a sua total relevância.

A revisão foi dividida em duas seções. O passo inicial foi reunir todos os artigos relevantes com base nos termos da pesquisa. Os títulos e resumos dos artigos foram examinados a fim de selecionar aqueles que foram mais relevantes para fisiologia de sementes e estresses abióticos. A segunda etapa foi composta por um exame mais detalhado de todos os artigos escolhidos e seleção dos que seriam utilizados ou não nesta presente monografia.

3 | DESENVOLVIMENTO

3.1 Estresses abióticos

Foi verificado na literatura que fatores estressantes tem fatores comum com as sementes, onde eles afetam o metabolismo enzimático bloqueando o crescimento do eixo embrionário (VENDRUSCOLO *et al*, 2016), atuando nas etapas de ativação do crescimento vegetativo do embrião, enfraquecendo a camada do endosperma que envolve o embrião e como consequência restringe o crescimento do endosperma (COSTA, 2020; SOUSA *et al*, 2020). Tais fatores podem ser decorrentes do estímulo para bloqueio da síntese de enzimas hidrolíticas (COSTA, 2020), que degradam polissacarídeos a monossacarídeos em que a cadeia de carbono é mais simples facilitando sua metabolização e, posteriormente, síntese de energia para as etapas germinativas, e como esse processo é bloqueado pelo metal pesado, há a consequência de menor germinação (TAIZ *et al*, 2017; SOUSA *et al*, 2020). Além disso, o estresse podem alterar as propriedades de permeabilização de seleção da membrana celular ocasionando uma degradação acelerada de nutrientes estocados no endosperma (SHAFIQ *et al*, 2008) e na homeostase celular acarretando um estresse oxidativo incluindo alterações nas enzimas do sistema de defesa antioxidante (PATEL *et al*, 2013), diminuição da hidrólise do amido e efeito da atividade de amilases (COSTA, 2020), prejudicando o fornecimento de açúcar para eixos embrionários em desenvolvimento (MITTAL *et al*, 2015).

Em suma, esses estresses prejudicam a reativação do metabolismo e do crescimento embrionário, influenciando diretamente o reinício da transcrição do genoma. Isso acarreta impactos significativos na germinação, interferindo na sequência diferenciada de síntese de enzimas oxidativas e no restabelecimento dos processos bioquímicos fundamentais para o crescimento vegetativo e o desenvolvimento (FELIX *et al*, 2018; MARCOS FILHO, 2015).

Abaixo foi abordado de forma mais específica os efeitos de cada estresse ambiental na semente, conforme visto na literatura:

3.1.1 Estresse hídrico

O estresse hídrico é referente aos estresses que as plantas sofrem com a água, podendo ser eles por excesso (alagamento) ou pela falta, denominado de déficit hídrico

(MUNNS, 2008). Os estresses provocados pelo excesso de água normalmente estão relacionados a quantidade insuficiente de oxigênio (ZHOU *et al*, 2020), e sabe-se que a respiração é crucial para a germinação das sementes, contudo, é mais comumente encontrado relatos em campo e na literatura a respeito da falta de água, portanto neste estudo será abordado ao déficit hídrico.

A deficiência hídrica geralmente é considerada o fator limitante da germinação de sementes não dormentes, afetando a porcentagem, a velocidade e a uniformidade de germinação, já que a água é responsável pelo amolecimento do tegumento, intensificação da troca gasosa e velocidade de respiração, indução na síntese de enzimas e hormônios, e contribui na regularidade da digestão, translocação e assimilação das reservas e crescimentos subsequente (ZHOU *et al*, 2020). Ou seja, quando expostas a falta de água, a fase de embebição e absorção de água é encurtada (IBRAHIM, 2016).

Podemos ver no estudo de Saux *et al* (2020) que a germinação das sementes é parcialmente inibida a um valor de potencial hídrico de -0,2 MPa, já que a germinação final não excedeu 70%, e potenciais hídricos inferiores a -0,4 MPa inibiram totalmente a germinação dessas sementes (figura 1).

O motivo da diminuição da germinação é devido as possíveis alterações na mobilização das reservas armazenadas e na desorganização estrutural das proteínas e enzimas (MARCOS FILHO, 2015; IBRAHIM, 2016). As macromoléculas possuem posição e sítios de sorção com afinidades diferentes, a aplicação de potenciais hídricos de -0,2 e -0,4 no estudo de Saux *et al* (2020) afetaram possivelmente o conteúdo de água do tipo 5, onde as sementes germinam, mas não de forma tão severa a ponto de zerar a germinação das sementes, entretanto potenciais hídricos mais severos afetaram outros tipos de água presente nas macromoléculas das sementes, inibindo totalmente sua germinação.

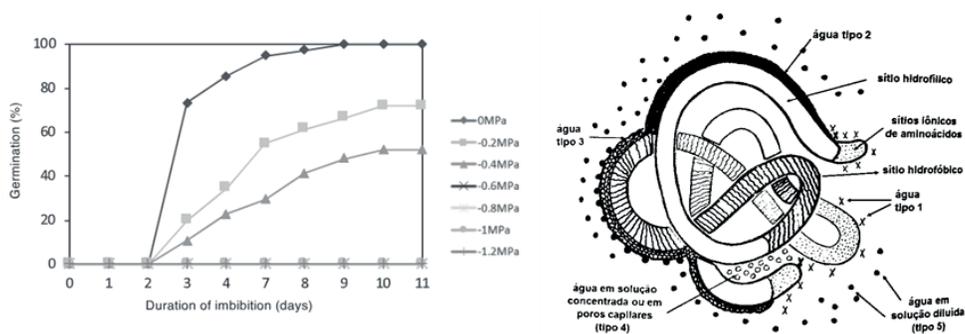


Figura 1. Efeito do estresse hídrico na germinação a 20°C; e modelo conceitual da ligação da água em uma proteína, indicando cinco tipos de proteínas.

Fonte: Saux *et al* (2020) e Marcos Filho (2015)

3.1.2 Salinidade

O estresse salino é muito similar ao estresse hídrico por falta d'água, pois ambos restringem água a planta (MUNNS, 2002; MUNNS, 2008), a ausência da água causa modificações bioquímicas, fisiológicas e moleculares (MARINHO *et al*, 2016). Uma dessas características é a diminuição da diferença de potencial hídrico (FERNANDES *et al*, 2016) podendo trazer como consequência até a morte da vida vegetal, já que dificulta e até impede a absorção de água pela semente ou plântula (SHAO *et al*, 2008).

Conforme visto na figura abaixo, retirada do estudo de Ibrahim, 2016, quanto mais se aumenta a concentração de sal, mais diminui a porcentagem de germinação e aumenta o tempo para que a semente germine, ou seja, existe uma relação generalizada entre a porcentagem de germinação e o tempo de germinação após a adição de água em diferentes sais níveis.

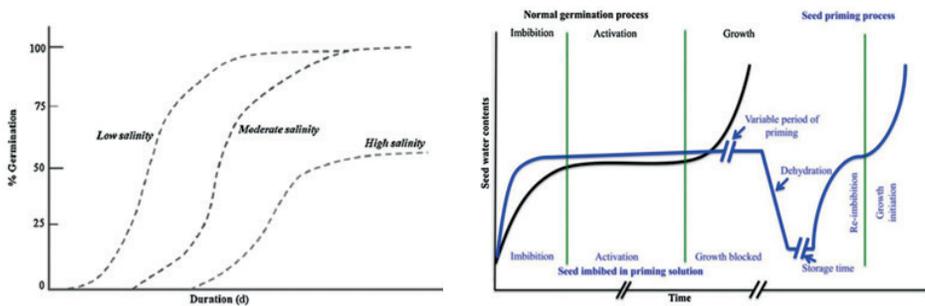


Figura 2. Relação entre taxa de germinação e tempo após a semeadura em diferentes níveis de salinidade; diagrama esquemático da germinação normal e processo de preparação de sementes.

Fonte: Ibrahim (2016).

Ainda pode-se ver nesta figura que quando uma semente seca é mantida em água, o processo de germinação de sementes não dormentes ocorre em três fases: (I) embebição, (II) fase de atraso e (III) protrusão da radícula através da testa. Conforme o autor Ibrahim (2016), é devido ao fornecimento de a água para a semente ser controlada durante a preparação da semente, logo a umidade da semente está em um nível abaixo do necessário para a germinação saudável.

A germinação da maioria das culturas falha em solos salinos, e quando associada a ambientes quentes e secos, promove uma alta evapotranspiração resultando em perda de água (SHAO *et al*, 2008). Isso resulta em acúmulo de sal ao redor das raízes das plantas, e este sal interfere na capacidade da planta de absorver água (IBRAHIM, 2016). Outro fato interessante é que, normalmente, as técnicas de cultivo e plantio das sementes é serem semeadas na camada superior de 10 cm do solo (para entrada de luz na forma vermelho ativa), e conforme estudos de Medeiros *et al* (2017), esta camada é mais salina que as camadas inferiores.

A salinidade pode afetar a semente e o estabelecimento do estande através do estresse osmótico, fato normalmente relacionado a diminuição da atuação hídrica (potencial hídrico) (MUNNS, 2008; MEDEIROS *et al*, 2017), o que acarreta uma menor absorção de água durante a embebição resultando o aumento do potencial osmótico externo. A embebição é uma difusão provocada pela atração entre moléculas de água e a superfície matricial através da diferença de potencial hídrico dos tecidos da semente e substrato fornecedor de água (MARCO FILHO, 2015).

Na figura abaixo, verifica-se que a porcentagem de sementes de milho em exposição a diferentes concentrações salinas, diminuem progressivamente conforme aumento salino, os menores percentuais de germinação ocorrem em concentrações de 75 e 100 mM. O autor Alves *et al* (2022), ainda destaca que a interação entre concentrações salinas e temperaturas afetam significativamente o desenvolvimento de plântulas de milho (figura 3).

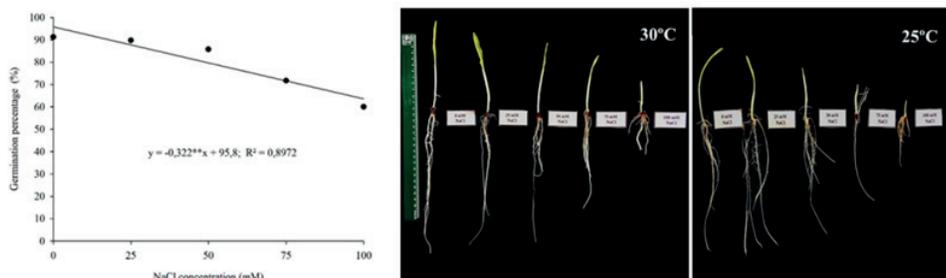


Figura 3. Porcentagem de germinação de semente de milho submetidas a diferentes concentrações salinas; Comprimentos de mudas de milho submetidas a diferentes concentrações salinas e temperaturas.

Fonte: Alves *et al*, 2022.

Logo, a salinidade pode atrasar ou impedir a germinação, há também alterações na mobilização das reservas armazenadas e tendo consequência em casos mais severos, a desorganização estrutural das proteínas e enzimas (IBRAHIM, 2016).

A salinidade promove a potencialização do estresse oxidativo através da produção acentuada de Espécies Reativas de Oxigênio (EROs), gerando danos às organelas celulares, macromoléculas e a membrana plasmática. A produção de Espécies reativas de oxigênio (ROS) podem ser radicais hidroxila, oxigênio singleto e peróxido de hidrogênio, estes são subprodutos do metabolismo celular (IBRAHIM, 2016; ALVES *et al*, 2022; BERWAL *et al*, 2018). Este assunto será discutido mais a frente no tópico de sistemas de defesa antioxidante.

3.1.3 Metais pesados

Ao se estudar metais pesados, deve-se levar em conta três fatores, a toxicidade, concentração e suscetibilidade das espécies. Metais podem interferir nos principais

processos enzimáticos e interromper as atividades celulares, prejudicando à germinação, crescimento e desenvolvimento da plântula (AHMED *et al*, 2019; SRUTHI *et al*, 2019; SENEVIRATNE *et al*, 2019).

A concentração de metais pesados no ambiente tem efeitos tóxicos significativos nas funções da semente (SOUSA *et al*, 2020). Conforme visto na literatura, concentrações mais altas geralmente resultam em maiores danos, afetando a viabilidade das sementes, as taxas de germinação e a saúde geral da futura plântula (SENEVIRATNE *et al*, 2019). Diferentes espécies de sementes apresentam níveis variados de tolerância à exposição a metais pesados, já que algumas espécies possuem mecanismos naturais de resistência, incluindo o sequestro de metais, enquanto outras são mais suscetíveis à toxicidade induzida por esses metais pesados (AHMED *et al*, 2019).

Antes de discutir os possíveis efeitos causados pelos metais pesados nas sementes, é importante entender como esses elementos podem entrar e se acumular no tecido das sementes. As sementes podem ter contato com o metal pesado quando ainda presas a planta-mãe, ou seja, o contato vai ser de forma indireta, por meio de transportes dos vasos condutores da raiz (órgão em contato direto com o metal) até o fruto, e do fruto para a semente por transportes simplásticos e apoplásticos (SRUTHI *et al*, 2019; GLÓRIA & GUERREIRO *et al*, 2022). Outra forma é através de contato direto, onde essas sementes estão desconectadas da planta mãe e dispostas no solo contaminado, onde seu tegumento está em contato com os colóides do solo e aos metais pesados, e nisso, a entrada do metal pesado na semente pode ocorrer na solução aquosa na embebição da semente pelo hilo (AHMED *et al*, 2019; SENEVIRATNE *et al*, 2019).

Explicado a forma de entrada do metal pesado na semente, comenta-se sobre os efeitos fisiológicos na mesma, indo desde a germinação até o crescimento e estabelecimento da plântula, comprometendo sua sobrevivência e futura capacidade reprodutiva (AHMED *et al*, 2019). Uma das primeiras respostas da semente é a prevenção da germinação, pois a presença de metais pesados no ambiente que circunda o tegumento da semente pode comprometer a absorção de água e a ativação dos mecanismos metabólicos envolvidos nesse processo, além de metais interferirem na síntese de enzimas essenciais para a retomada de crescimento do embrião das sementes (SOUSA *et al*, 2020; SENEVIRATNE *et al*, 2019).

Nas figuras 4 e 5, retiradas do estudo de Ahmed *et al* (2019), verifica-se a deposição de nanopartículas de óxido metálico na superfície das sementes de rabanete, pepino, tomate e alface, onde foram detectadas por análise de raios-x de energia dispersiva (EDX) e Microscopia eletrônica de varredura (MEV) após o contato dessas sementes em uma solução aquosa de metais pesados (alumínio, cobre, titânio e zinco). A porcentagem em peso de diferentes elementos detectados nos espectros de EDX são mostradas em barras ao lado de cada espectro. Obviamente a superfície das sementes controle (sem contato com metal) não tinham nenhum sinal de metal pesado e que essa adsorção de

nanopartículas de metais pesados no tegumento das sementes causará toxicidade aos vegetais em cultivo, prejudicando a germinação, tempo de germinação, velocidade e até comprometimento das funções da futura plântula.

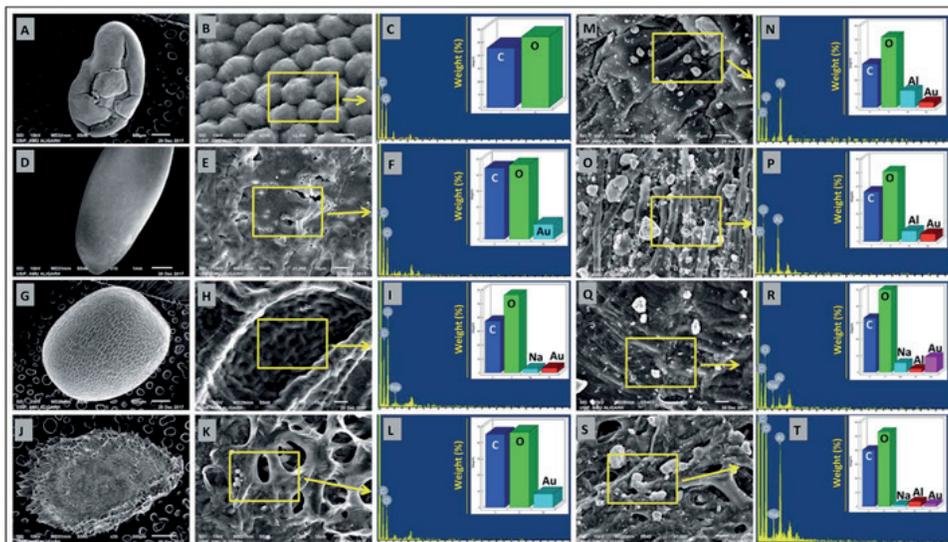


Figura 4. Microscopia eletrônica de varredura (MEV) e análise de raios-x de energia dispersiva de sementes controles (EDX) de alfafa (A - C), pepino (D - F), rabanete (G - I) e tomate (J - L). Painéis (M ao T) mostram a adsorção de nanopartículas de alumínio e sua detecção por EDX na superfície de sementes de alfafa (M - N), pepino (O - P), rabanete (Q - R) e tomate (S - T) após exposição a alumínio. Os espectros EDX mostram picos metálicos e porcentagem em peso de diferentes elementos.

Fonte: Ahmed *et al.*, 2019.

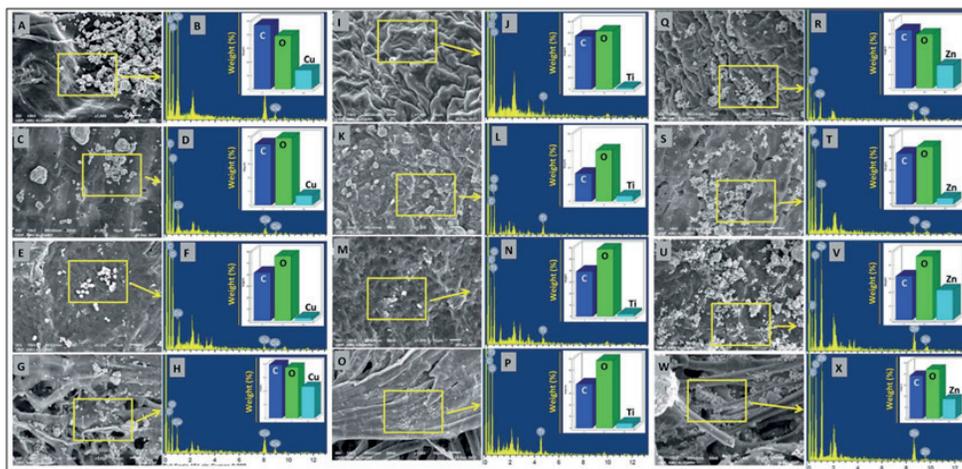


Figura 5. Microscopia eletrônica de varredura (MEV) e análise de raios-x de energia dispersiva de sementes controles (EDX) da adsorção de cobre e sua detecção por EDX na superfície de sementes de alfafa (A e B), pepino (C e D), rabanete (E e F) e tomate (G e H). Painéis (I - P) mostram a adsorção de titânio e sua detecção por EDX na superfície de alfafa (I e J), pepino (K e L), rabanete (M e N) e tomate (O e P) enquanto painéis (Q - X) mostram a adsorção de zinco e sua detecção por EDX na superfície de Alfafa (Q e R), pepino (S e T), rabanete (U e V) e Tomate (W e X). Os espectros EDX mostram picos metálicos e porcentagem em peso de diferentes elementos.

Fonte: Ahmed *et al.*, 2019.

Quando ocorre a germinação, a semente encontra outro problema, o crescimento das suas raízes primárias é afetado, essas estruturas são responsáveis pela absorção de água a ser utilizada na divisão e expansão celular, já que nessa fase a mesma se encontra com alta divisões mitóticas nas regiões do tecido meristemático, e com a presença desses metais há a interferência na atividade das células radiculares, prejudicando sua capacidade de absorção de água e nutrientes (SOUSA *et al*, 2020). Além do fato de que os metais pesados são substâncias destrutivas para a fotossíntese, eles estão envolvidos na desestabilização de enzimas, na oxidação do fotossistema II (PS II) e na interrupção da cadeia de transporte de elétrons e do metabolismo mineral (SENEVIRATNE *et al*, 2019; PAUL *et al*, 2017).

3.2 Sistemas de defesa

Sementes expostas a condições ambientais desfavoráveis sofrem estresse fisiológico, desencadeando respostas como ativação enzimática, produção de proteínas relacionadas ao estresse e alteração dos padrões de expressão gênica, como forma de superar e de se desenvolver a esses ambientes tóxicos, uma forma de adaptação (SANO *et al*, 2013).

Os sistemas de defesa variam conforme a espécie, sementes com mecanismos de tolerância aprimorados podem resistir melhor à exposição amenas, aumentando suas chances de sobrevivência a esses habitats contaminados por metais pesados, ou íons salinos em alta quantidade (SAUX *et al*, 2020; ZHANG *et al*, 2010; PAWLAK *et al*, 2009). Além disso, algumas plântulas têm a capacidade de se desenvolver e acumular metais pesados e íons salinos em seus tecidos, reduzindo assim seus efeitos tóxicos (AHMED *et al*, 2019; OLIVEIRA *et al*, 2013). A tolerância ao estresse é alcançada por desencadear muitas atividades relacionadas à germinação, como metabolismo energético aprimorado, mobilização precoce de reservas, embrião expansão e enfraquecimento do endosperma (SANO *et al*, 2013).

Neste estudo, os sistemas de defesas foram divididos em três partes, através dos reguladores osmóticos, do sistema de enzimas antioxidantes, e no aprimoramento de genes responsivos ao estresse.

3.2.1 Osmorreguladores

Sementes e plântulas sob estresse aumentam a atividade de muitas enzimas envolvido no metabolismo fotossintético e nitrogenado, sendo enzimas amilases, proteases e lipases, que interferem na mobilização de reservas armazenadas, essas enzimas são essenciais na quebra de macromoléculas para o desenvolvimento e crescimento do embrião que em situações amenas resultam na emergência precoce e elevada de plântulas (BAGHEL *et al*, 2016; ATAÍDE *et al*, 2016).

As plantas superam os efeitos osmóticos induzidos pela salinidade através da síntese e acúmulo de solutos orgânicos como prolina livre, glicina betaína, aminoácidos, sacarose, açúcares redutores e entre outros na região radicular, por um processo conhecido como ajuste osmótico em resposta à diminuição potencial hídrico externo (MUNNS *et al*, 2005). A prolina e glicina são aminoácidos que desempenham função na manutenção da homeostase celular através da regulação osmótica (SENEVIRATNE *et al*, 2019). Assim, o acúmulo de solutos orgânicos, como açúcares, promove a redução do potencial osmótico celular radicular, uma forma de possuir potencial maior que a do substrato, fazendo com que assim a água se mova do meio com menos potencial para maior potencial, superando à condição de estresse (BIJU *et al*, 2017).

Muitas das vezes os osmólitos trabalham em conjunto com o sistema de enzimas antioxidantes, como pode-se verificar no estudo de Biju *et al* (2017), que houve melhora na germinação das sementes de lentilha sob estresse hídrico através da regulação de osmólitos, enzimas hidrolíticas e do sistema de defesa antioxidante (figura 6).

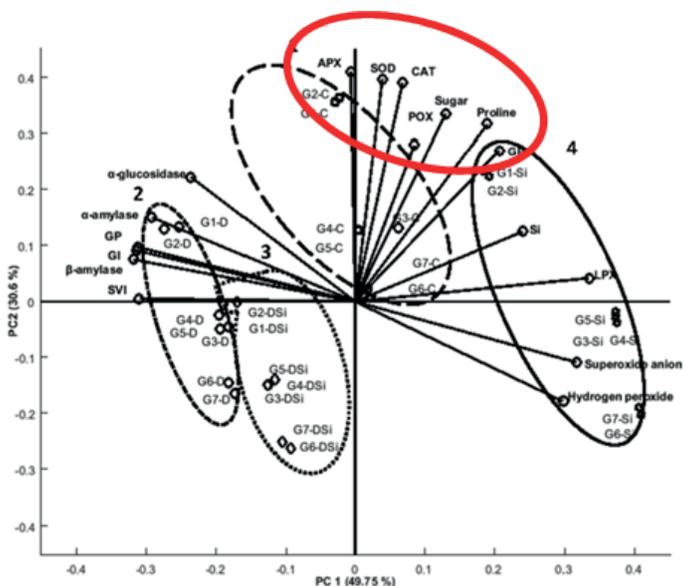


Figura 6. Análise multivariada PCA para características relacionadas à tolerância à seca como vetores no estresse hídrico de sementes de lentilhas.

Fonte: Biju *et al* (2017)

A osmorregulação pode ocorrer nas plântulas pela captação ativa de íons inorgânicos, com isso as sementes aliviam os efeitos adversos do estresse salino na germinação e no crescimento das plântulas. Com o desenvolvimento da raiz primária, semente agora na fase de plântula possui a capacidade de absorver e acumular K^+ e Ca_2^+ e diminuição do acúmulo de Na^+ e Cl^- , isso permita que o vegetal diminuía ainda mais o potencial osmótico radicular e aumente a absorção de água pela epiderme e pelos absorventes (BAGHEL *et al*, 2016; ALVES *et al*, 2015).

Consoante PANDEY *et al* (2020), o potássio desempenha um papel importante no equilíbrio do potencial e turgor da membrana, ativando enzimas e regulando a pressão osmótica nas células. Já o cálcio é um elemento vital para a estrutura da parede celular, alongamento celular e divisão celular (VAAHTERA *et al*, 2019). As respostas dos estudos destes autores comprovam o papel importante da osmose na regulação da absorção de nutrientes através da membrana celular e melhorando a absorção de água.

3.2.2 Ativação de sistemas de defesa antioxidantes

Outra estratégia de defesa adotada pelas sementes é o aumento da atividade de enzimas antioxidantes, que são responsáveis por neutralizar as ROS e proteger as estruturas celulares contra o estresse oxidativo. Estudos de Saux *et al* (2020), Zhang *et al* (2010) e Pawlak *et al* (2009) demonstraram que as sementes expostas às concentrações elevadas de metais e a baixos potenciais hídricos, apresentam um aumento na atividade de enzimas como superóxido dismutase, catalase e glutathiona peroxidase.

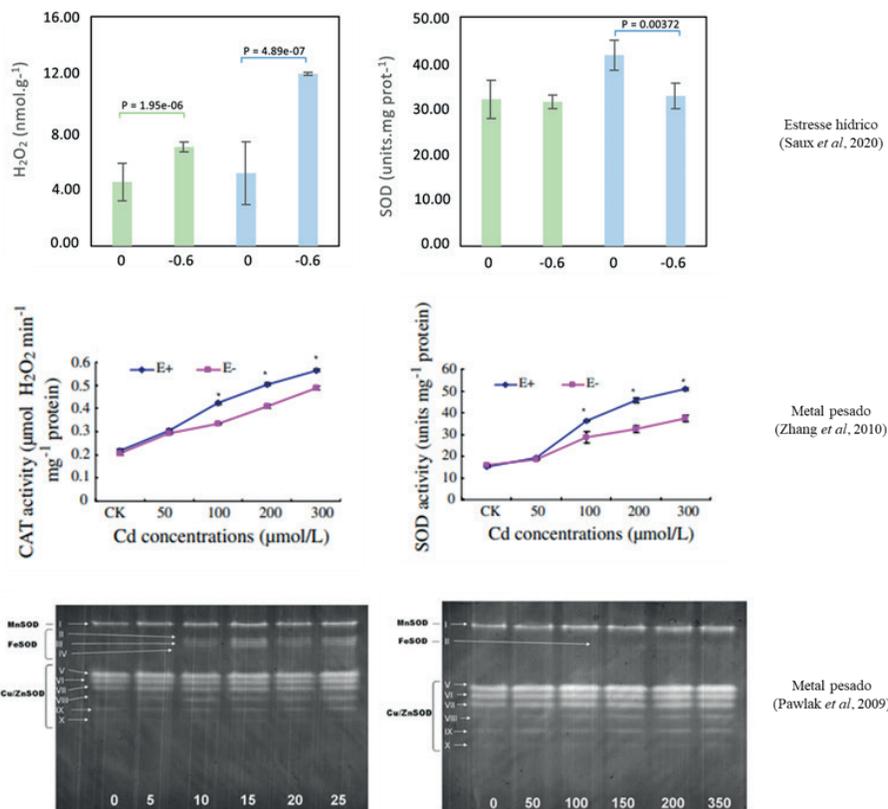


Figura 7. Efeito do estresse hídrico em sementes e respostas oxidativas de conteúdo de H_2O_2 e SOD. Variações na atividade da catalase e SOD por estresse a Cd (0, 50, 100, 200 e 300 $\mu\text{mol/L}$ CdCl_2). Padrão isoenzimático de SOD de raízes plântulas de soja tratadas por 48h com diferentes concentrações de Cd_2 (0-25 mg/l) e Pb_2 (0-30 mg/l).

Vale ressaltar que mesmo em condições normais, as plantas já possuem as enzimas antioxidantes e EROS, como os radicais hidroxila, o superóxido e o peróxido de hidrogênio, esses são subprodutos do metabolismo celular, no entanto, sob estresse condições, há um desequilíbrio entre a geração de EROS e as enzimas responsáveis pela eliminação das células vegetais (BERWAL *et al*, 2018; XIE *et al*, 2019). As enzimas antioxidantes são a superóxido dismutase (SOD), ascorbato peroxidase (APX), catalase (CAT), guaiacol peroxidase (GPOD) e compostos não enzimáticos (NATASHA *et al*, 2019).

O acúmulo excessivo de EROS pelos estresses ambientais pode levar a danos oxidativos nas estruturas celulares já que estes são altamente reativos, resultando na peroxidação de membranas lipídicas (ZHONG *et al*, 2020), degradação de pigmentos fotossintéticos de plântulas, degradação de proteínas, enzimas e ácidos nucleicos, resultando em alterações no metabolismo, viabilidade das sementes, impacto no estabelecimento das plântulas e até mesmo na morte das células, em casos mais severos (RAZA *et al*, 2022; SMITH *et al*, 2023).

A quantificação das enzimas antioxidantes é importante, pois assim como os osmorreguladores, são sinalizadoras de estresses, e que regulam a variedade de reações fisiológicas respostas, incluindo expressão genética e movimento estomático.

A peroxidação dos lipídios da membrana ocorre devido a EROS, e a peroxidação lipídica pode ser um dos fatores mais importantes que resultam na inibição da germinação das sementes, neste caso há a atuação das enzimas Peroxidases (PO). A peroxidação lipídica da membrana resulta no acúmulo de malondialdeído (MDA), e o conteúdo do MDA tende a aumentar com o aumento do estresse (SRUTHI *et al*, 2019; XIE *et al*, 2019; ZHONG *et al*, 2020).

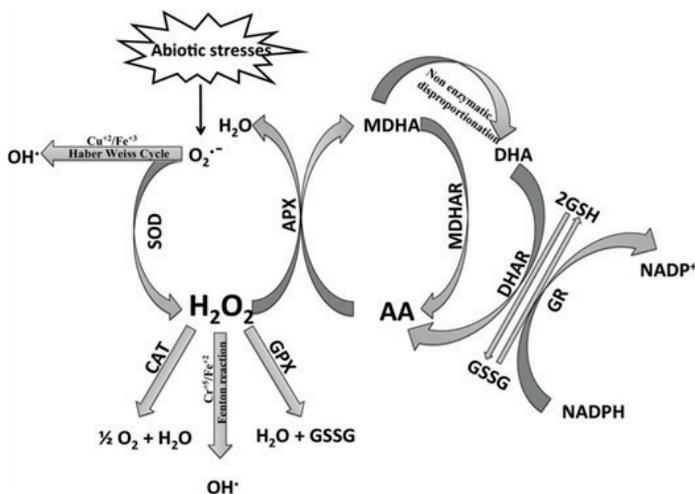


Figura 8. Geração de espécies reativas de oxigênio por estresses abióticos e seu mecanismo de eliminação por antioxidantes.

Fonte: Tuteja *et al.*, 2011.

A SOD constitui a primeira linha de defesa contra as EROS, fazendo parte do primeiro ajuste de tolerância das plantas ao estresse (BERWAL *et al*, 2018). Sua catalisação na dismutase do ânion superóxido ($O_2^{\cdot-}$), tem como produtos o peróxido de hidrogênio (H_2O_2) e oxigênio (O_2), sendo a única enzima cuja atividade pode afetar a concentração celular de O_2 e H_2O_2 (XIE *et al*, 2019; RAZA *et al*, 2022). O aumento no conteúdo de H_2O_2 , fica intimamente ligado com a atividade da CAT e APX, as quais eliminam o H_2O_2 , mantendo assim, um balanço altamente otimizado das enzimas antioxidantes, de forma a reduzir o risco de danos oxidativos gerados pelo estresse, e pode apresentar respostas diferentes de acordo com o órgão, espécie e do metal causador do estresse (XIE *et al*, 2019).

A APX é a principal enzima responsável pela eliminação do peróxido de hidrogênio, onde atua fortemente na eliminação deste composto utilizando o ascorbato reduzido (SRUTHI *et al*, 2019). Esta enzima evidencia a defesa da planta na destruição de radicais livres como forma de prevenção a danos mais intensos, isso corrobora com o fato desta enzima atuar no combate a vários estresses abióticos por toxidez de metais, sendo expressa pelo aumento da atividade antioxidante (KUMAR *et al*, 2007). Além do mais, apresenta um padrão de resposta diferencial entre tecidos (XIE *et al*, 2019).

A capacidade de manter a atividade da CAT em níveis elevados sob condições de estresse é essencial para o equilíbrio entre a formação e remoção de H_2O_2 do ambiente intracelular, pois esta enzima catalisa a redução do H_2O_2 para água (H_2O) e O_2 , protegendo a célula dos danos oxidativos oriundos da acumulação excessiva deste composto (NATASHA *et al*, 2019; XIE *et al*, 2019). O aumento da catalase é assumido como uma estratégia adaptativa contra o dano causado por estresse oxidativo mediante altas concentrações de metais pesados (RAZA *et al*, 2022). Assim, foi constatado a necessidade do estímulo da catalase, para reduzir o H_2O_2 gerado pelo estresse oxidativo, a fim de formar outros produtos que não são tóxicos para a célula vegetal e assim promover a manutenção da homeostase celular (RAZA *et al*, 2022; SMITH *et al*, 2023).

3.2.3 Aprimoramento de genes responsivos ao estresse

Verifica-se que na literatura, que o aprimoramento de genes responsivos ao estresse está relacionado na expressão de genes envolvidos em vias antioxidantes, no metabolismo de osmólitos, na capacidade fotossintética da plântula, e no perfil do transcriptoma de genes que codificam a enzima biossintética ABA, fatores de transcrição e LEA (PAUL *et al*, 2017).

Nesses genes há a reparação de danos cromossômicos, pois permitem a detecção precoce do DNA replicado e reparado, aumentando a síntese de RNA e proteína “de novo” e reduzindo a integridade da membrana (IDM) e aumentando o vazamento de eletrólitos. Consoante YANG *et al* (2016), metais pesados podem modificar características importantes da membrana plasmática que possui carga negativa na superfície, representando um

alvo sensível à fitotoxicidade, e exposição à altas dosagens pode causar perda de íons celulares (SILVA *et al*, 2016), já que a perda da integridade da membrana é a definição comum de morte celular (HATSUGAI & KATAGIRI, 2018). Além do fato da plântula de manter a integridade de suas membranas celulares através dos osmorreguladores, como os carboidratos, sacarose, açúcares redutores, amônio livre, proteínas e aminoácidos (TANG *et al*, 2019), todas variáveis citadas anteriormente neste estudo.

Em sementes de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) a germinação é causada por um aumento no teor de giberelina via ativação do gene biossintético da giberelina, gene GA20ox, que codifica uma enzima chamada 3-oxidosqualeno ciclase, esta enzima está envolvida na conversão de hidrocarbonetos em giberelina A12 (NAKAUNE *et al*, 2012), porém, a via do ácido mevalônico é a principal via biossintética para a produção de GA (SENEVIRATNE *et al*, 2019). Ademais, a rota biossintética das giberelinas é complexa e envolve várias enzimas, incluindo a GA3ox (giberelina 3-oxidase), que converte a giberelina A12 em formas mais ativas, como a giberelina A1. Foi relatado também pelo autor, um aumento posterior na expressão de genes relacionados ao enfraquecimento da capa do endosperma, sendo eles expansinas, poligalacturonases, beta-glicosidases, proteases, celulasas e hemicelulasas (HEDDEN *et al*, 2020). Vale destacar que as giberelinas melhoram germinação de sementes inibindo a atividade ABA, giberelinas ativam as enzimas catabolizadoras de ABA e diminui o acúmulo de ABA durante a germinação, sendo ABA um hormônio inibidor da germinação (LIU *et al*, 2018).

Muitos genes relacionados à germinação são regulados positivamente com uso de mitigadores, podendo ser através do uso de fitohormônios e/ou bactérias promotoras de crescimento (PGPR), pois promovem a síntese de GA3ox, RGL2 e LEC1, sendo este último Leafy Cotyledon 1, responsável no desenvolvimento embrionário durante a germinação de sementes (CASTRO-CAMBA *et al*, 2022). Ou seja, são necessários para biofísica e processos bioquímicos durante a germinação e até aceleração da emergência de plântulas, esses mitigadores reprogramam a expressão gênica para síntese de enzimas antioxidantes (AAZAMI *et al*, 2021), como discorrido esta é uma defesa da célula contra danos oxidativos e peroxidação lipídica (ZHONG *et al*, 2020).

3.3 Mitigadores

A implementação de medidas eficazes para mitigar estresses ambientais na fisiologia das sementes requer uma abordagem multidisciplinar que integre biologia vegetal e técnicas de limpeza de solos salinos e/ou por metais pesados (fitorremediação). Verificou-se na literatura que há um aumento em estudos referente à processos envolvidos na germinação, foram desenvolvidos métodos para promover esses processos das sementes agrícolas e florestais em ambientes estressantes. Por isto este tópico comenta sobre os principais mitigadores utilizados em sementes e plântulas, e sua importância.

A rápida germinação das sementes e o estabelecimento do estande são fatores cruciais que afetam a produção de sementes agrícolas em condições de estresse. Os mitigadores associados as sementes, promovem maior emergência e mais rápida, além de crescerem com mais vigor e apresentarem melhor desempenho as condições adversas de ambiente (IBRAHIM, 2016; WU *et al*, 2019; SOARES *et al*, 2020)

Os mitigadores promovem certas alterações fisiológicas, bioquímicas, celulares e moleculares. Os estímulos aos processos metabólicos pré-germinativos e preparação da semente para a protrusão da radícula, com mudanças que incluem divisão e alongamento celular, membrana plasmática fluidez, a indução de proteínas responsivas ao estresse (choque térmico proteínas e proteínas abundantes na embriogênese tardia), alterações na transcriptoma e proteoma, atividade H⁺-ATPase (YU *et al*, 2018). Além disso, progresso em direção à germinação em sementes preparadas está associado a um aumento no potencial de síntese proteica, capacidade de processamento pós-tradução e proteólise direcionada (WU *et al*, 2019; SOARES *et al*, 2020; DARTORA *et al*, 2020; HAN *et al*, 2017).

3.3.1 *Brassinosteróides (24-Epibrassinolide)*

Os brassinosteróides são hormônios vegetais, que quando associados na germinação de sementes e emergência de plântulas promove respostas bioquímicos durante a germinação e até aceleração da emergência de plântulas (SOARES *et al*, 2020). Há estudos que relatam que esse mitigador reprograma a expressão gênica para síntese de enzimas antioxidantes, como discorrido esta é uma defesa da célula contra danos oxidativos e peroxidação lipídica (MA *et al*, 2022; ZHONG *et al*, 2020).

Os autores Soares *et al* (2020), estudaram o efeito mitigador do brassino em sementes de *Brassica juncea* em exposição ao chumbo, os mesmos perceberam que o metal pesado reduziu a germinação das sementes a uma taxa de 58% em comparação com o controle, contudo, com a aplicação de EBL nas sementes na pré-embebição houve um aumento na germinação, principalmente na concentração de 10⁻⁸ M, onde esta dosagem proporcionou uma porcentagem de germinação maior do que aquela obtido no EBL 0, tratamento sem brassinosteróides (figura 9).

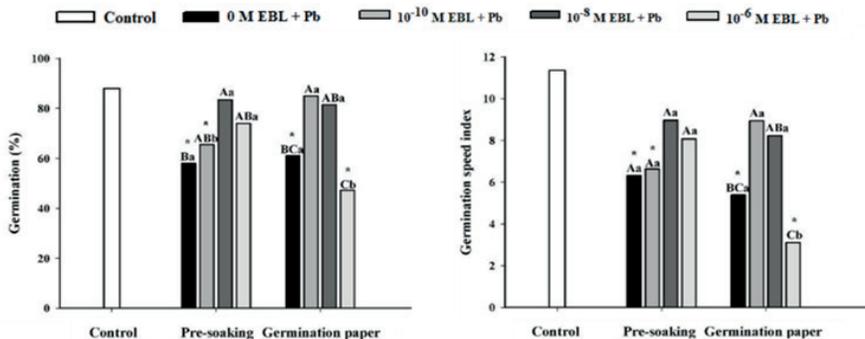


Figura 9. Efeito do EBL na germinação e no índice de velocidade de germinação de *Brassica juncea* exposta a chumbo. Letras maiúsculas comparam as concentrações de EBL aplicadas nas sementes na pré-embrição e no papel de germinação. Letras minúsculas comparam duas formas diferentes de aplicação (em sementes em pré-embrição e em papel de germinação) dentro de cada concentração de EBL.

Fonte: Soares *et al.*, 2020.

Como visto acima, a aplicação de brassino em sementes com metal, tiveram valores semelhantes de germinação em comparação com o controle (tratamento sem chumbo e sem EBL). Porém, vale ressaltar que em muitos estudos, foi verificado que o uso de 24-Epibrassinolide não possui efeito significativo em sementes e plântulas saudáveis e em condições de ambientes favoráveis, seu efeito mitigador e potencializador de crescimento tem significância em sementes e plântulas em condições de estresse, sendo eles por exposição a metal pesado, salinidade e déficit hídrico.

3.3.2 Inoculação de *Azospirillum*

Azospirillum sp. é um dos gêneros de rizobactérias promotoras de crescimento de plantas mais bem estudadas atualmente, um dos principais mecanismos propostos para *Azospirillum* sp. para explicar a promoção do crescimento vegetal de plantas inoculadas, tem sido relacionada à sua capacidade de produzir e metabolizar vários fitohormônios e outras moléculas reguladoras do crescimento vegetal (CASSÁN *et al.*, 2016).

Afetar o vazamento da parede celular e a absorção de água está entre os efeitos mais importantes do estresse salino e hídrico no desenvolvimento das sementes, e o *Azospirillum* é capaz de sobreviver e agir nas sementes mesmo sob estresse hídrico, auxiliando na produção de hormônios vegetais como o IAA, produzido pela expressão do gene *ipdC*, ademais, esta PGPR auxilia na síntese de metabólitos secundários que estão envolvidos em diversos processos fisiológicos fornecem tolerância ao estresse (ARZANESH *et al.*, 2011; FUKAMI *et al.*, 2017).

Na tabela abaixo, retirada do estudo de Dartora *et al.* (2020), verifica-se que a utilização do tratamento de sementes afetou positivamente e significativamente a

germinação e massa seca das raízes das plântulas de trigo, onde o *Azospirillum* promoveu a síntese de substâncias promotoras de crescimento.

	Germinação (%)	Massa seca de raízes (mg)
COM	91 a	4,7 a
SEM	86 b	3,7 b
CV (%)	1,98	14,6

Tabela 1. Valores médios de germinação e massa seca de raízes de plântulas de trigo, sem e com inoculantes de *Azospirillum brasilense* na semente.

Fonte: Dartora *et al.*, 2020.

3.3.3 Ácido 5-aminolevulínico (5-ALA)

O ácido aminolevulínico é um composto natural vegetal, porém sua forma sintética (ácido 5-aminolevulínico) vem ganhando destaque em estudos sobre estresses ambientais, quando aplicado, possui potencial de síntese de conteúdo de soluto, como prolina e açúcar solúvel, e a atividade de enzimas protetoras, como superóxido dismutase, peroxidase e catalase são importantes indicadores de estresse (CHEN *et al.*, 2017).

No estudo de Han *et al.* (2017), verificou-se os efeitos do 5-ALA no comprimento de hipocótilos e radícula de plântulas de alfafa sob estresse hídrico. Em comparação com o controle, o comprimento dos hipocótilos diminuiu significativamente pelo estresse hídrico, porém foi melhorado pela aplicação de 20 mg/L de 5-ALA, valor significativamente maior em comparação ao sem 5-ALA. Enquanto o comprimento da radícula aumentou significativamente em 25,6% após o estresse hídrico e aumentou ainda mais significativamente pelo tratamento com 5-ALA de 5 para 30 mg/L.

Treatments	Hypocotyls length (cm)	Radicle length (cm)
Control (C)	1.06 ± 0.060 ^a	3.48 ± 0.091 ^d
15% PEG (T1)	0.63 ± 0.024 ^{cd}	4.37 ± 0.236 ^c ←
15% PEG + 5 mg L ⁻¹ 5-ALA (T2)	0.56 ± 0.008 ^d	5.10 ± 0.093 ^{ab}
15% PEG + 10 mg L ⁻¹ 5-ALA (T3)	0.69 ± 0.018 ^c	4.88 ± 0.174 ^b
15% PEG + 20 mg L ⁻¹ 5-ALA (T4)	0.84 ± 0.026 ^b	5.40 ± 0.077 ^a ←
15% PEG + 30 mg L ⁻¹ 5-ALA (T5)	0.69 ± 0.034 ^c	4.86 ± 0.240 ^b

Tabela 2. Efeitos do ácido 5-aminolevulínico (5-ALA) no comprimento dos hipocótilos e radícula de alfafa sob estresse hídrico.

Fonte: Han *et al.*, 2017.

O tratamento de sementes com 5-ALA aumenta a resistência das sementes à salinidade e diversos outros estressores ambientais. Porém, como no brassinosteróide, foi verificado que não é sempre que o uso de ácido 5-aminolevulínico possui efeito significativo em sementes e plântulas saudias e em condições de ambientes favoráveis, e sim que seu

efeito mitigador e potencializador de crescimento tem muitas das vezes significância somente em sementes e plântulas que estão em condições de estresse.

4 | CONSIDERAÇÕES FINAIS

A fisiologia das sementes expostas a estresses ambientais é afetada de diversas maneiras, desde a germinação na reativação do metabolismo, até o comprometimento do crescimento e o estabelecimento de plântulas normais. No entanto, as sementes desenvolveram mecanismos de defesa para superar esses estressores ambientais, sendo através da síntese de osmorreguladores e enzimas antioxidantes. Os mitigadores melhoraram o desenvolvimento das sementes e seu desempenho sob condições de estresse, estes promovem o desenvolvimento de mecanismos de defesas como sistema de defesa antioxidante e ajuste osmótico. Pesquisas futuras devem ser realizadas focando nas alterações moleculares, fisiológicas e metabólicas induzidas por demais agentes mitigadores sob estresse salino e metal pesado, avaliando todo o ciclo vegetal, da fase embrionária, vegetativas e reprodutivas.

AUTORIZAÇÕES/RECONHECIMENTO

Ao submeter o trabalho, os autores tornam-se responsáveis por todo o conteúdo da obra.

REFERÊNCIAS

AAZAMI, Mohammad Ali *et al.* **Danos oxidativos, mecanismo antioxidante e expressão gênica em tomateiro respondendo ao estresse salino sob condições in vitro e aplicação de nanopartículas de óxido de ferro e zinco na indução de calos e regeneração vegetal.** BMC Biologia Vegetal. 2021. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12870-021-03379-7>

AHMED, Bilal *et al.* **Understanding the phyto-interaction of heavy metal oxide bulk and nanoparticles: evaluation of seed germination, growth, bioaccumulation, and metallothionein production.** RSC advances, v. 9, n. 8, p. 4210-4225, 2019. DOI: 10.1039/C8RA09305A.

ALVES, Francisco Abel Lemos *et al.* **Regulação do acúmulo de Na⁺ e resistência à salinidade em (*Vigna unguiculata* (L.) Walp).** Pesquisa Agropecuária Pernambucana, v. 20, n. 1, p. 1-10, 2015. DOI: <https://doi.org/10.12661/pap.2015.001>.

ALVES, Rafael Mateus *et al.* **Oxidative damage associated with salt stress during germination and initial development of purple corn seedlings.** Acta Scientiarum. Agronomy, v. 44, 2022. DOI: <https://doi.org/10.4025/actasciagron.v44i1.55760>.

AMORIM, Isabela Pedroni; SILVA, João Paulo Naldi; BARBEDO, Claudio José. **As sementes de *Eugenia* spp.(Myrtaceae) e seus novos conceitos sobre propagação.** Hoehnea, v. 47, p. e292020, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1590/2236-8906-29/2020>.

ARZANESH, M.H., Alikhani, H.A., Khavazi, K. *et al.* **Wheat (*Triticum aestivum* L.) growth enhancement by *Azospirillum* sp. under drought stress.** World J Microbiol Biotechnol 27, 197–205 (2011). <https://doi.org/10.1007/s11274-010-0444-1>.

ATAÍDE, Glauciana da Mata; BORGES, Eduardo Euclides de Lima; FLORES, Andressa Vasconcelos. **Atividade enzimática em sementes de braúna submetidas ao estresse térmico.** Ciência Rural, v. 46, p. 1044-1049, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1590/0103-8478cr20141800>.

AYERS, R. S.; WESTCOT, D. W. **A qualidade da água na agricultura.** Campina Grande: UFPB, 1999. 218p.

BAGHEL, Lokesh; KATARIA, Sunita; GURUPRASAD, Kadur Narayan. **Static magnetic field treatment of seeds improves carbon and nitrogen metabolism under salinity stress in soybean.** Bioelectromagnetics, v. 37, n. 7, p. 455-470, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1002/bem.21988>.

BERWAL, M.; RAM, Chet. **Superoxide dismutase: A stable biochemical marker for abiotic stress tolerance in higher plants.** Abiotic and biotic stress in plants, p. 1-10, 2018. DOI: [10.5772/intechopen.82079](https://doi.org/10.5772/intechopen.82079).

BEZERRA, M. A. F. *et al.* **Cultivo de feijão-caupi em Latossolos sob o efeito residual da adubação fosfatada.** Revista Caatinga, v. 27, n. 1, p. 109-115, 2014.

BIJU, Sajitha; FUENTES, Sigfredo; GUPTA, Dorin. **Silicon improves seed germination and alleviates drought stress in lentil crops by regulating osmolytes, hydrolytic enzymes and antioxidant defense system.** Plant Physiology and Biochemistry, v. 119, p. 250-264, 2017. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2017.09.001>.

CASSÁN, Fabricio; DIAZ-ZORITA, Martín. ***Azospirillum* sp. in current agriculture: From the laboratory to the field.** Soil Biology and Biochemistry, v. 103, p. 117-130, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.08.020>.

CASTRO-CAMBA, Ricardo *et al.* **Plant development and crop yield: The role of gibberellins.** Plants, v. 11, n. 19, p. 2650, 2022. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants11192650>.

CHEN, G. *et al.* **Effects of 5-aminolevulinic acid on nitrogen metabolism and ion distribution of watermelon seedlings under salt stress.** Russian journal of plant physiology, v. 64, p. 116-123, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1134/S1021443717010046>.

COSTA, J. R. da S. **Efeitos da toxicidade do cromo em plantas.** Revista Intertox De Toxicologia, Risco Ambiental E Sociedade, v. 13, n. 1, p. 45-46, 2020. DOI: <https://doi.org/10.22280/revintervol13ed1.463>

DANISH, Aamar *et al.* **A compendious review on the influence of e-waste aggregates on the properties of concrete.** Case Studies in Construction Materials, v. 18, p. e01740, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cscm.2022.e01740>.

DATTA, Shivika *et al.* **Vermiremediation of Agrochemicals, PAHs, and Crude Oil Polluted Land. In: Bio-Inspired Land Remediation.** Cham: Springer International Publishing, 2023. p. 287-315. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-031-04931-6_12.

DORIGON, Clóvis *et al.* **A produção de alimentos para o autoconsumo em famílias de agricultores da região oeste do Estado de Santa Catarina.** Redes. Revista do Desenvolvimento Regional, v. 25, n. 2, p. 2060-2085, 2020. DOI: <https://doi.org/10.17058/redes.v25i0.14645>.

FELIX, Francival Cardoso *et al.* **Estresse hídrico e térmico na germinação de sementes de *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit.** Revista Brasileira de Ciências Agrárias, v. 13, n. 2, p. 1-7, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1590/0100-67622015000100011>.

FERNANDES-SILVA, Anabela A. *et al.* **Leaf water relations and gas exchange response to water deficit of olive (cv. Cobrançosa) in field grown conditions in Portugal.** Plant and soil, v. 402, n. 1-2, p. 191-209, 2016.

FUKAMI, Josiane *et al.* **Phytohormones and induction of plant-stress tolerance and defense genes by seed and foliar inoculation with *Azospirillum brasilense* cells and metabolites promote maize growth.** AMB Express, v. 7, p. 1-13, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1186/s13568-017-0453-7>.

GLÓRIA, Beatriz Appezato da; GUERREIRO, CSM. **Anatomia vegetal.** Universidade de Viçosa. UFV, 4ª edição, 2022.

HAN, Ruihong *et al.* **Effects of exogenous 5-aminolevulinic acid on seed germination of alfalfa (*Medicago varia* Martyn.) under drought stress.**

Grassland science, v. 64, n. 2, p. 100-107, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1111/grs.12189>

HATSUGAI, Noriyuki; KATAGIRI, Fumiaki. **Quantification of plant cell death by electrolyte leakage assay.** Bio-protocol, v. 8, n. 5, p. e2758-e2758, 2018. DOI: 10.21769/BioProtoc.2758.

HEDDEN, Peter. **The current status of research on gibberellin biosynthesis.** Plant and Cell Physiology, v. 61, n. 11, p. 1832-1849, 2020. DOI: 10.1093/pccp/pcaa092.

IBRAHIM, Ehab A. **Seed priming to alleviate salinity stress in germinating seeds.** Journal of plant physiology, v. 192, p. 38-46, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2015.12.011>.

KRZEMIEŃ, Alicja *et al.* **Valuation of Ecosystem Services Based on EU Carbon Allowances - Optimal Recovery for a Coal Mining Area.** International Journal of Environmental Research and Public Health, v. 20, n. 1, p. 381, 2023. DOI: <https://doi.org/10.3390/ijerph20010381>.

KUMAR, P., KUMAR TEWARI, R. AND NAND SHARMA, P. (2007). **Excess nickel-induced changes in antioxidative processes in maize leaves.** J. Plant Nutr. Soil Sci., 170: 796-802. DOI: <https://doi.org/10.1002/jpln.200625126>.

LIU, Li *et al.* **Salinity inhibits rice seed germination by reducing α -amylase activity via decreased bioactive gibberellin content.** Frontiers in Plant Science, v. 9, p. 275, 2018. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00275>.

MA, Qian *et al.* **Exogenous 24-epibrassinolide boosts plant growth under alkaline stress from physiological and transcriptomic perspectives: The case of broomcorn millet (*Panicum miliaceum* L.).** Ecotoxicology and Environmental Safety, v. 248, p. 114298, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2022.114298>.

MARCOS FILHO, Júlio. **Fisiologia de sementes de plantas cultivadas.** ABRATES. 2015.

MARINHO, Juliane Prela *et al.* **Characterization of molecular and physiological responses under water deficit of genetically modified soybean plants overexpressing the AtAREB1 transcription factor.** Plant molecular biology reporter, v. 34, n. 2, p. 410-426, 2016.

MEDEIROS, José Francismar *et al.* **Salinidade e pH de um Argissolo irrigado com água salina sob estratégias de manejo.** Revista Brasileira de Agricultura Irrigada, v. 11, n. 3, p. 1407, 2017. DOI: 10.7127/rbai.v11n300560.

MITTAL, N.; VAID, P.; AVNEET, K.. **Effect on amylase activity and growth parameters due to metal toxicity of iron, copper and zinc.** Indian journal of applied research, v. 5, n. 4, p. 662-664, 2015.

MUNNS, Rana *et al.* **Mechanisms of Salinity Tolerance.** Annual Review of Plantv Biology. v. 59, p. 651-681, jun. 2008. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092911>.

MUNNS, Rana. **Comparative physiology of salt and water stress.** Plant, cell & environment, v. 25, n. 2, p. 239-250, 2002.

NAKAUNE, M., Hanada, A., Yin, Y.G., Matsukura, C., Yamaguchi, S., 2012. **Molecular and physiological dissection of enhanced seed germination using short-term low-concentration salt seed priming in tomato.** Plant Physiol. Biotechnol. 52, 28–37. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.plaphy.2011.11.005>.

NATASHASM *et al.* (2019). **A multivariate analysis of comparative effects of heavy metals on cellular biomarkers of phytoremediation using Brassica oleracea.** International Journal of Phytoremediation, 1–11. DOI:10.1080/15226514.2019.1701980.

OLIVEIRA FREIRE, José Lucínio *et al.* **Teores de clorofila e composição mineral foliar do maracujazeiro irrigado com águas salinas e biofertilizante.** Revista de Ciências Agrárias, v. 36, n. 1, p. 57-70, 2013. DOI: <https://doi.org/10.19084/rca.16285>.

PANDEY, Girdhar K.; MAHIWAL, Swati. **Role of potassium in plants.** Cham: Springer, 2020.

PATEL, H. V.; PARMAR, S. R.; CHUDASAMA, C. J.; MANGROLA, A. V.. **Interactive studies of zinc with cadmium & arsenic on seed germination and antioxidant properties of *Phaseolus aureus* Roxb.** International Journal of Plant, Animal and Environmental Sciences, v. 3, n. 1, p. 166-174, 2013.

PAUL, Saikat; ROYCHOUDHURY, Aryadeep. **Seed priming with spermine and spermidine regulates the expression of diverse groups of abiotic stress-responsive genes during salinity stress in the seedlings of indica rice varieties.** Plant Gene, v. 11, p. 124-132, 2017. <https://doi.org/10.1016/j.plgene.2017.04.004>

PAWLAK, Sylwia *et al.* **Cu, Zn-superoxide dismutase is differently regulated by cadmium and lead in roots of soybean seedlings.** Acta Physiologiae Plantarum, v. 31, p. 741-747, 2009. <https://doi.org/10.1007/s11738-009-0286-3>.

RAZA, Ali *et al.* **Plant hormones and neurotransmitter interactions mediate antioxidant defenses under induced oxidative stress in plants.** Frontiers in

Plant Science, v. 13, 2022. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.961872>.

SANO, Naoto *et al.* **Proteomic analysis of stress-related proteins in rice seeds during the desiccation phase of grain filling.** Plant Biotechnology, v. 30, n. 2, p. 147-156, 2013. DOI: <https://doi.org/10.5511/plantbiotechnology.13.0207a>.

SAUX, Marine *et al.* **A multiscale approach reveals regulatory players of water stress responses in seeds during germination.** Plant, cell & environment, v. 43, n. 5, p. 1300-1313, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1111/pce.13731>

SENEVIRATNE, Mihiri *et al.* **Heavy metal-induced oxidative stress on seed germination and seedling development: a critical review.** Environmental geochemistry and health, v. 41, p. 1813-1831, 2019. <https://doi.org/10.1007/s10653-017-0005-8>

SHAFIQ, M.; IQBAL, M. Z.; MOHAMMAD, A.. **Effect of lead and cadmium on germination and seedling growth of *Leucaena leucocephala*.** Journal of Applied Sciences and Environmental Management, v. 12, n. 3, 2008. DOI: 10.4314/jasem.v12i3.55497

SHAO, Hong-Bo *et al.* **Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants.** Comptes rendus biologiques, v. 331, n. 3, p. 215-225, 2008.

SILVA, K. S. *et al.* **Electrolyte leakage and the protective effect of nitric oxide on leaves of flooded rice exposed to herbicides.** Planta Daninha, v. 34, p. 777-786, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0100-83582016340400018>.

SMITH, Brandon S. *et al.* **ER stress-associated transcription factor CREB3 is essential for normal Ca²⁺, ATP, and ROS homeostasis.** Mitochondrion, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.mito.2023.01.001>.

SOARES, Tássia Fernanda Santos Neri *et al.* **Exogenous brassinosteroids increase lead stress tolerance in seed germination and seedling growth of *Brassica juncea* L.** Ecotoxicology and environmental safety, v. 193, p. 110296, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2020.110296>.

SOUSA, A. C. M. de.; NOGUEIRA, G. A. dos S.; OLIVEIRA NETO, C. F. de; CRUZ, E. D.; SILVA, B. G. H. da; SILVA, A. C. da; PANTOJA, J. da S. **Effect of gibberellic acid on seed germination and initial biomass production in *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. (Myristicaceae).** Research, Society and Development, [S. l.], v. 9, n. 10, p. e7639109069, 2020. DOI: 10.33448/rsd-v9i10.9069

SRUTHI, P., & PUTHUR, J. T. (2019). **Characterization of physiochemical and anatomical features associated with enhanced phytostabilization of copper in *Bruguiera cylindrica* (L.) Blume.** International Journal of Phytoremediation, 1–19. doi:10.1080/15226514.2019.1633263.

TAIZ, L.; ZEIGER, E.; MOLLER, I.; MURPHY, A.. **Fisiologia e desenvolvimento vegetal.** Artmed Editora. 2017.

TANG, Y., Wang, L., Xie, Y., Yu, X., Li, H., Lin, L., ... Tu, L. (2019). **Effects of exogenous abscisic acid on the growth and cadmium accumulation of lettuce under cadmium-stress conditions.** International Journal of Environmental Analytical Chemistry, 1–12. doi:10.1080/03067319.2019.1639686.

TUTEJA, Narendra; GILL, Sarvajeet Singh; TUTEJA, Renu. **Plant responses to abiotic stresses: shedding light on salt, drought, cold and heavy metal stress.** Omics and plant abiotic stress tolerance, v. 1, p. 39-64, 2011. DOI: 10.2174/97816080505811110101.

VAAHTERA, Lauri; SCHULZ, Julia; HAMANN, Thorsten. **Cell wall integrity maintenance during plant development and interaction with the environment.** Nature plants, v. 5, n. 9, p. 924-932, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41477-019-0502-0>.

VENDRUSCOLO, E. P., CAMPOS, L. F. C., MARTINS, A. P. B., SELEGUINI, A. **GA3 em sementes de tomateiro: efeitos na germinação e desenvolvimento inicial de mudas.** Revista de Agricultura Neotropical, v. 3 n. 4, p. 19-23, 2016. DOI: <https://doi.org/10.32404/rean.v3i4.1165>.

WU, Yue *et al.* **5-Aminolevulinic acid (ALA) biosynthetic and metabolic pathways and its role in higher plants: a review.** *Plant Growth Regulation*, v. 87, p. 357-374, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10725-018-0463-8>.

XIE, Xiulan *et al.* **The roles of environmental factors in regulation of oxidative stress in plant.** *BioMed research international*, v. 2019, 2019. DOI: 10.1155/2019/9732325.

YANG, Liming *et al.* **The dynamic changes of the plasma membrane proteins and the protective roles of nitric oxide in rice subjected to heavy metal cadmium stress.** *Frontiers in Plant Science*, v. 7, p. 190, 2016. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00190>.

YU, Yicheng *et al.* **Melatonin-stimulated triacylglycerol breakdown and energy turnover under salinity stress contributes to the maintenance of plasma membrane H⁺-ATPase activity and K⁺/Na⁺ homeostasis in sweet potato.** *Frontiers in plant science*, v. 9, p. 256, 2018. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00256>.

ZHANG, Xingxu *et al.* **Effects of cadmium stress on seed germination, seedling growth and antioxidative enzymes in *Achnatherum inebrians* plants infected with a *Neotyphodium* endophyte.** *Plant Growth Regulation*, v. 60, p. 91-97, 2010. <https://doi.org/10.1007/s10725-009-9422-8>.

ZHONG, Woxiu *et al.* **Effect of 24-epibrassinolide on reactive oxygen species and antioxidative defense systems in tall fescue plants under lead stress.** *Ecotoxicology and environmental safety*, v. 187, p. 109831, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2019.109831>.

ZHOU, Wenguan *et al.* **Plant waterlogging/flooding stress responses: From seed germination to maturation.** *Plant Physiology and Biochemistry*, v. 148, p. 228-236, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.01.020>.