



Revista Eletrônica Multidisciplinar Pindorama
Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia da Bahia (IFBA)
Eunápolis - BA ISSN 2179-298

Toxicidade de chumbo e alagamento do solo: mecanismos de sobrevivência utilizados pelas plantas

Caroline Prado de Araújo* - carolinepradoaraujo@gmail.com

Eliomar Viana Amorim* - eliomar.biologo@globocom.com

Vânia Lima Souza** - vlsbio@yahoo.com.br

Fabiana Zanelato Bertolde** - fzbertolde@yahoo.com.br

Ivanildes Conceição dos Santos*** - ivanildessant@gmail.com

Pedro Antônio Oliveira Mangabeira**** - pamangabeira@uesc.br

* Mestre em Botânica.

** Doutora em Genética e Biologia Molecular. Professora do Instituto Federal da Bahia, campus Eunápolis.

*** Doutora em Genética e Biologia Molecular. Bolsista de pós-doutorado da Universidade Estadual de Santa Cruz.

**** Doutor em Botânica. Professor Pleno da Universidade Estadual de Santa Cruz.

Resumo

Dentre os metais pesados, o chumbo (Pb) tem-se destacado como um dos maiores poluentes do ambiente, o que pode ser atribuído, principalmente, ao seu extenso uso industrial. A poluição do solo com Pb pode causar vários problemas ambientais, incluindo perda de vegetação, contaminação de águas superficiais e de aquíferos, além de toxidez direta para plantas, microrganismos, animais e humanos. Dessa forma, a reabilitação de solos contaminados com Pb é de grande importância, devido a forte pressão que este elemento exerce sobre o equilíbrio e a qualidade dos ecossistemas. O alagamento é comum em solos hidromórficos, em regiões com índices pluviométricos elevados, ou em áreas com irrigação excessiva. Um dos principais efeitos deste estresse é a privação de O₂ na zona radicular, que pode alterar a transcrição gênica, a síntese e degradação de proteínas, e diferentes processos morfofisiológicos das plantas. Diante disto, tornam-se imprescindíveis os estudos que visem à melhor compreensão dos mecanismos de tolerância das plantas à contaminação por Pb e ao excesso de água no solo.

Palavras-Chave: Anoxia; Estresse abiótico; Metais pesado; Tolerância.

Lead toxicity and soil flooding: survival mechanisms used by plants

Abstract

Among the heavy metals, lead (Pb) has been highlighted as one of the largest pollutants in the environment, which can be attributed mainly to its extensive industrial use. Soil pollution with Pb can cause various environmental problems including loss of vegetation, contamination of surface water and aquifers, and direct toxicity to plants, microorganisms, animals and humans. Thus, the rehabilitation of soils contaminated with Pb is of great importance, due to the strong pressure that this element exerts on the balance and the quality of the ecosystems. Flooding is common in hydromorphic soils, in regions with high rainfall, or in areas with excessive irrigation. One of the main effects of this stress is the deprivation of O₂ in the root zone, which can alter gene transcription, protein synthesis and degradation, and different morphophysiological processes of plants. Therefore, studies that aim at a better understanding of the mechanisms of plant tolerance to Pb contamination and excess water in the soil become essential.

Keywords: Anoxia; Abiotic stress; Heavy metals; Tolerance.

1. INTRODUÇÃO

O Pb é um dos metais tóxicos mais conhecidos pelo homem. É utilizado na produção de ligas (bronze e latão), PVC, borrachas, vidros, cabos elétricos, soldas de peças, chapas elétricas e na fabricação e recuperação de baterias (GRIGOLETTO, 2011). No solo a concentração de Pb varia, sendo mais elevada em regiões industriais e de tráfego intenso do que em regiões isoladas (CAPELLINI et al., 2013). A contaminação do solo por Pb ocorre quando a quantidade do metal no ambiente supera a capacidade do solo em retê-lo, podendo ser absorvido pelas plantas ou carregado para os lençóis freáticos, contaminando as águas (FERNANDES et al., 2011).

O Pb forma fortes complexos com matérias orgânicas e inorgânicas podendo estar disponível no solo na forma de íon Pb²⁺ (LI et al., 2013). A toxidez causada pela presença de Pb no solo pode ser observada por diversas alterações no crescimento e

no desenvolvimento das plantas, provocando mudanças morfológicas, fisiológicas e bioquímicas (MORAES, 2011). O Pb é um elemento não essencial para a planta, com alta toxicidade e capacidade de acumular no organismo (CHAVES, 2013). A sua fitotoxicidade depende da concentração, do período de exposição ao metal, da espécie e do órgão ou tecido da planta, alterando o crescimento e o desenvolvimento das plantas (MORAES, 2011).

Já o alagamento do solo está diretamente ligado a fatores que ocorrem naturalmente, como períodos de elevados índices pluviométricos, nível do lençol freático e ocorrência de enchentes, ou ser resultado das ações antrópicas como construção de barragens, impermeabilização e compactação do solo, desmatamentos e irrigação excessiva (SILVA et al., 2012). A água em excesso ocupa os espaços aerados do solo, dificultando a difusão dos gases com a atmosfera. A baixa difusão de gases e processos metabólicos de microrganismos presentes no solo, bem como, o próprio metabolismo da planta, diminui a disponibilidade de oxigênio molecular (O_2) na zona radicular, gerando uma condição de hipoxia (baixa disponibilidade de O_2) ou de anoxia, caracterizada pela completa ausência de O_2 (SAUTER, 2013). Além disso, ocorrem alterações físico-químicas no solo, com acúmulo de compostos tóxicos oriundo do metabolismo anaeróbico, dentre eles, o etanol, acetaldeído, metano, etc., e altera a biodisponibilidade de elementos minerais essenciais presentes no solo (SILVA et al., 2012; VOESENEK; BAILEY-SERRES, 2015).

As respostas das plantas ao alagamento do solo variam de acordo com vários fatores, dentre os quais podem incluir a espécie, o genótipo e a idade da planta, as propriedades da água e o tempo de duração do alagamento (KOZLOWSKI, 1997). Algumas das principais respostas das plantas a este tipo de estresse são: (i) fechamento de estômatos, seguido de diminuição na fotossíntese; (ii) alterações na relação fonte-dreno; (iii) diminuição na absorção de nutrientes; (iv) desenvolvimento de aerênquimas e lenticelas hipertrofiadas; (v) alterações na produção de biomassa; (vi) alterações na expressão gênica em plantas, com síntese de proteínas anaeróbicas (ANPs) (KOZLOWSKI, 1997).

2. Contaminação por Pb

Cada vez mais a contaminação ambiental por metais pesados tem se tornado tema de grandes debates e pesquisas, que buscam o seu controle e, ou descontaminação

de áreas, uma vez que, pode prejudicar o equilíbrio dos ecossistemas (RODRIGUES et al., 2016). Ações antrópicas como a mineração, o aumento da industrialização e o uso de fertilizantes estão entre os principais problemas desta geração, pois com o aumento destas atividades os solos, os rios, os lagos e conseqüentemente o lençol freático estão cada vez mais contaminados por metais pesados (KEMERICH et al., 2014).

Ao contrário dos poluentes orgânicos, os metais pesados não podem ser degradados, mesmo quando fontes pontuais de poluição são removidas (BABIN-FENSKE; ANAND, 2011). Os metais pesados são elementos com peso específico maior que 5 g.cm^{-3} (BERTOLI et al., 2012). Dessa forma, alguns exercem função relacionada à nutrição mineral das plantas, como, zinco, ferro, cobre e cobalto, sendo relevantes como micronutriente (SILVA, 2014). Entretanto, em níveis elevados ou substituídos por outros metais, como o chumbo (Pb), o alumínio (Al), o arsênio (As), o cádmio (Cd), e o mercúrio (Hg) tornam-se perigosos e podem causar efeitos tóxicos, como a morte de plantas e danos a saúde humana (SILVA, 2014).

Os seres humanos podem ser expostos a metais pesados por meio de várias vias, incluindo ingestão dietética, exposição ocupacional ou do meio ambiente, como a inalação de poeira carregada de metal (AMAYA et al., 2013). O Pb é um dos metais pesados perigosos que causam problemas de toxicidade grave na agricultura, na piscicultura e na saúde humana por bioacumulação e biomagnificação devido a sua descarga descontrolada no ambiente (KUNDU et al., 2016). As fontes de Pb na agricultura incluem deposição atmosférica, fertilizantes à base de fosfato, adubos de gado, irrigação de águas residuais, pesticidas e aplicações a longo prazo de lamas de esgoto tratadas e não tratadas (NEILSON; RAJAKARUNA, 2012).

De acordo ao Conselho Nacional de Meio Ambiente (CONAMA) resolução 357/2005 (BRASIL, 2005), em águas doces e em corpos de água onde haja pesca ou cultivo de organismo para fins de consumo intensivo o máximo permitido de Pb é de $0,01 \text{ mg.L}^{-1}$ e $0,033 \text{ mg.L}^{-1}$ respectivamente. Já para solos a resolução 460/2013 determina que no máximo de Pb permitido nos solos agrícolas é de 180 mg.kg^{-1} , em solo residencial 300 mg.kg^{-1} e nos solos industriais 900 mg.kg^{-1} . A Organização Mundial de Saúde e a Organização das Nações Unidas para a Agricultura e Alimentação (OMS/FAO), através da Comissão Codex Alimentar (OMS, 2009), definiu valores de Ingestão Semanal Tolerável Provisória (ISTP) ou Ingestão Diária Admissível (IDA) para humanos de contaminantes metálicos presentes em alimentos. Os

alimentos contaminados com metal pesado representam barreiras potenciais para o comércio internacional de produtos (AMAYA et al., 2013). O valor do nível toxicológico de segurança definido pela OMS/FAO para o Pb foi estabelecido como ISTP = $25 \mu\text{g.kg}^{-1} \cdot \text{semana}^{-1}$ ou IDA = $3,5 \mu\text{g.kg}^{-1} \cdot \text{dia}^{-1}$.

Em humanos a intoxicação por Pb pode resultar em dores de cabeça, irritabilidade, dor abdominal, distúrbios do sistema nervoso, interferência na síntese de hemoglobina, problemas renais, gastrites, dores nas articulações interferindo no metabolismo da vitamina D e no cálcio, problema no sistema reprodutivo causando irregularidades menstruais e no ciclo de ovulação, bem como redução dos níveis de testosterona e baixa concentração do esperma. (NEILSON; RAJAKARUNA, 2012; BAGUL et al., 2015). Além disso, estudos comprovaram que o Pb pode ter efeitos subclínicos em crianças, particularmente sobre o desenvolvimento neuropsicológico, podendo haver uma perda de até 2 pontos de QI para um aumento nos níveis de Pb no sangue de 10 a 20 $\mu\text{g/dl}$ (BHAVANI; HIELKER, 2014).

3. Pb e plantas.

As plantas podem ter vários mecanismos de tolerância tornando-as aclimatadas ao estresse causado pelos metais pesados. Neste sentido, as respostas ao estresse variam amplamente dependendo das características intrínsecas da espécie, do elemento químico e das condições ambientais (SOUZA et al., 2011). As plantas em um ambiente contaminado por metais pesados podem responder de diferentes formas a essa contaminação. Elas podem ser sensíveis, exibindo sintomas de toxicidade, ou tolerantes, desenvolvendo mecanismos que evitam os efeitos deletérios desses elementos e conseqüentemente apresentando um melhor desenvolvimento (MIAO et al., 2012). As plantas sensíveis a toxicidade podem ser bioindicadoras de ambientes contaminados pelos metais, uma vez que exibem sintomas de toxicidade, indicando a presença desses elementos no ambiente (RODRIGUES et al., 2016).

Quando as plantas absorvem Pb, o metal causa múltiplos efeitos indiretos e diretos no crescimento e metabolismo (SHARMA; DUBEY, 2005). Os efeitos dependem da concentração de Pb, pH e espécie de planta (ALMEIDA et al., 2007). Os efeitos de Pb podem está relacionados com: a inibição do crescimento; clorose; escurecimento do sistema radicular; redução na condutância estomática, diminuição do tamanho dos estômatos; redução da atividade de enzimas; inibição da fotossíntese, devido a

distúrbios nas reações de transferência de elétron; redução na taxa de respiração; alteração da nutrição mineral e equilíbrio hídrico, e afeta a estrutura e a permeabilidade da membrana (ALMEIDA et al., 2007; PATRA et al., 2004; SHARMA; DUBEY, 2005).

Outro importante efeito tóxico causado pelo Pb está relacionado ao estresse oxidativo. O excesso deste metal pode levar a formação de radicais livres e espécies reativas de oxigênio (ERO), como hidroxila (OH^\cdot), ânion superóxido ($\text{O}^{2\cdot-}$) e peróxido de hidrogênio (H_2O_2), que em níveis elevados geram desequilíbrio e conseqüentemente o estresse (RODRIGUES et al., 2016). EROs produzido como resultado do estresse oxidativo danificam membranas celulares, ácidos nucléicos e pigmentos do cloroplasto (SRINIVASAN et al., 2014).

Além disso, a fotossíntese das plantas expostas a contaminação por metais pesados é comprometida, uma vez que, estes elementos podem diminuir os níveis de clorofila e carotenóides, pela inativação das enzimas responsáveis pela biossíntese destes pigmentos. Vários autores confirmaram a sensibilidade do aparato fotossintético aos metais pesados (KURSCHEIDT, 2013; PIO et al., 2013; PEREIRA, 2014). Também, efeitos prejudiciais a cadeia transportadora de elétrons são relatados, assim como inativação das enzimas do ciclo de Calvin e decréscimo na condutância estomática (SOUZA et al., 2013).

A fotossíntese representa uma via central anabólica em plantas, que resulta na produção de compostos orgânicos ricos em energia necessários para o crescimento. Para satisfazer a demanda por compostos de alta energia, utilizados no ciclo de Calvin, a interação entre a produção e o consumo de assimilados exige uma regulação rigorosa de conversão de energia luminosa e de transporte de elétrons (LASAT, 2002).

No processo fotossintético, as reações fotoquímicas ocorrem nas membranas tilacóides dos cloroplastos e são catalisadas por dois fotossistemas [fotossistema I (FSI) e fotossistema II (FSII)], uma ATP sintase e o complexo citocromo b6f (NELSON; YOCUM, 2006). O Pb inibe a fotossíntese devido aos distúrbios nas reações de transferência de elétron realizadas pelos FSI e FSII. Em estudo realizado com *Brassica chinensis* L. em solos contaminados com Pb observou-se que a taxa fotossintética líquida e o rendimento quântico máximo de FSII aumentaram continuamente até quando a concentração de Pb atingiu 600 mg kg^{-1} . Estes parâmetros começaram a diminuir quando a concentração de Pb atingiu 900 mg kg^{-1} . Ademais, a medida que a

concentração de Pb aumentava, a condutância estomática e a taxa de transpiração diminuíram, sendo que a fluorescência mínima aumentou para diferentes concentrações (FU; WANG, 2015). AHMAD et al. (2011) constataram na espécie *Zea mays L.*, cultivada em solo contaminado com $1,0 \text{ mg kg}^{-1}$ de Pb, que houve diminuição na taxa fotossintética (A), na eficiência do uso da água (A/E) e na eficiência intrínseca do uso da água, contudo aumentou a taxa de transpiração (E) e a relação Ci/Ca como resultado do aumento da condutância estomática (gs).

Adicionalmente, as plantas submetidas ao estresse ocasionado pelo Pb diminuíram a eficiência da fotossíntese, devido a ruptura de membranas tilacoidais dos cloroplastos e o decréscimo da síntese de clorofila e carotenóides (KALAJI et al., 2016). Estudo realizado com *Eichhornia crassipes* mostrou que o conteúdo de pigmento fotossintético das folhas diminuiu com o aumento de Pb no meio de crescimento (SRINIVASAN et al., 2014). A diminuição dos teores de clorofila *a*, *b* e carotenóides foi de 55%, 67% e 55%, respectivamente, em plantas tratadas com 1000 mg L^{-1} de Pb em comparação com o controle.

O Pb interrompe a absorção de nutrientes minerais que, por sua vez, são essenciais para a planta, sendo um dos fatores que causa alteração nas etapas fotoquímica e bioquímica da fotossíntese (GUANTER et al., 2014). A deficiência de macro e micronutrientes nas plantas são muitas vezes uma manifestação de efeitos tóxicos devido a metais pesados (MALKOWSKI, 2002; SINHA et al., 2006). Os nutrientes minerais são importantes para o crescimento e o desenvolvimento de espécies vegetais. Estes elementos estão envolvidos em diferentes vias biossintéticas e são cofatores de várias enzimas (REIS et al., 2015). A deficiência ou o excesso destes macro e micronutrientes causa diversas respostas fisiológicas a planta, como clorose, necrose, diminuição das taxas fotossintéticas e conseqüentemente diminuição de biomassa vegetal (KIBRIA; ISLAM; OSMAN, 2009; AUGUSTO et al., 2014).

Pesquisa realizada com *Theobroma cacao L.* (REIS et al., 2015) e *Brassica oleracea* (SINHA et al., 2006) mostraram que a toxicidade ocasionada pelo Pb alterou a absorção e a translocação de nutrientes minerais. Os autores constataram que tanto em *T. cacao* como em *B. oleracea* o Pb compete com outros elementos minerais essenciais que são transportados por estas plantas. A diminuição observada nas concentrações de K e de Cu nas folhas de *T. cacao* foram atribuídas à competição pelo mesmo sítio ativo do Pb.

Entretanto, as plantas têm vários mecanismos potenciais a nível celular que podem estar envolvidos na desintoxicação e, portanto, na tolerância ao estresse por metais pesados. Todos os mecanismos parecem estar envolvidos principalmente em evitar o acúmulo de concentrações tóxicas em locais sensíveis dentro da célula e, assim, prevenir os efeitos prejudiciais (HALL, 2002). Um mecanismo de tolerância bastante importante é a compartimentalização de metais pesados por agentes quelantes, como as fitoquelatinas e metalotioneínas, que inibem a toxicidade do metal, que são transportados para estruturas subcelulares como o vacúolo, para seu acúmulo e diminuição destes contaminantes no citosol (SOUZA; SILVA; FERREIRA, 2013).

Além disso, as plantas e todos os organismos possui um sistema de defesa antioxidante, composto por componentes enzimáticos e não-enzimáticos responsáveis por manter o equilíbrio da produção de EROs, evitando os efeitos tóxicos de elementos como o Pb. Dentre os antioxidantes enzimáticos estão superóxido dismutase (SOD), catalase (CAT), peroxidase de ascorbato (APX) e peroxidase (POX) (ZHANG et al., 2015; JIANG; LIU, 2010). As enzimas APX e POD são as duas principais enzimas chaves para a remoção de H_2O_2 dos cloroplastos. A CAT é a principal enzima responsável pela eliminação do H_2O_2 dos peroxissomos e a SOD pela dismutação do O_2^- para H_2O_2 (BHARWANA et al., 2013).

Em *Vigna unguiculata* L. Walp, o Pb induziu estresse oxidativo e houve um aumento da atividade de enzimas antioxidativas. Esse aumento foi um importante componente de defesa contra os danos provocados pelo Pb (FONTELE, 2015). Um estudo utilizando *Gossypium barbadense* L. sob estresse com Pb, foram quantificadas quatro enzimas antioxidantes diferentes, SOD, POD, CAT e APX em folhas e raízes. A 50 Mm de Pb, as quatro enzimas aumentaram significativamente sua atividade em comparação ao controle. O estresse causado pelo Pb aumenta a atividade enzimática da planta como forma de remoção de EROs (BHARWANA et al., 2013).

4. Efeito do alagamento do solo nas plantas

Água, temperatura, luz, disponibilidades de O_2 e nutrientes podem ser fatores determinantes no estabelecimento das espécies vegetais (SILVA et al., 2012). No entanto, mesmo após estarem estabelecidas as plantas podem ser submetidas a condições ambientais adversas, que influenciam de forma desvantajosa o

funcionamento normal do organismo, caracterizando uma situação de estresse abiótico (MAFFEI; TAIZ; ZEIGER, 2013).

As respostas das plantas aos estresses abióticos, a exemplo do alagamento do solo, variam de acordo com uma série de fatores, dentre os quais podem incluir a espécie e a idade das plantas, o tempo de duração e a intensidade do estresse (KOZLOWSKI, 1997; LOBO et al., 2000). Desta forma, a sobrevivência, o crescimento e o desenvolvimento das espécies dependem de alterações e de adaptações em nível molecular, bioquímico, morfológico e fisiológico a fim de garantir a homeostase do organismo (KREUZWIESER; RENNENBERG, 2014; LORETI; VAN VEEN; PERATA, 2016).

O excesso de água no solo causa alterações no pH e no potencial redox do solo, sendo comum elevação do pH e diminuição do potencial redox que, afetam diferentes aspectos da fisiologia e desenvolvimento da (CAMARGO; SANTOS; ZONTA, 1999; KOZLOWSKI; PALLARDY, 2002; PEZESHKI, 2001). Conseqüentemente, pode ocorrer a solubilização de óxidos de ferro liberando íons Fe^{2+} para a solução do solo, aumentando sua concentração. Ademais, há liberação de parte do fósforo (P) adsorvido e embora Ca, Mg e K não estejam diretamente envolvidos no processo de redução, o maior teor de Fe^{2+} na solução do solo pode deslocar parte desses cátions que estavam adsorvidos na fase sólida, aumentando sua biodisponibilidade para as plantas (CAMARGO; SANTOS; ZONTA, 1999, HUSSON, 2013; KOZLOWSKI, 1997).

A ausência de O_2 no solo constitui um dos principais problemas relacionados ao alagamento do solo. O O_2 participa da respiração aeróbica, como acceptor final de elétrons na produção de energia para a planta, e em várias rotas biossintéticas cruciais como a síntese de clorofila, de ácidos graxos e de esteróis (DENNIS et al., 2000). Diante da indisponibilidade de oxigênio para a realização da respiração aeróbica, as plantas utilizam rotas alternativas para a produção da energia necessária ao funcionamento do organismo. Plantas suscetíveis, passam a produzir energia por meio da quebra anaeróbia de moléculas de carboidratos que, além da produção de compostos potencialmente fitotóxicos como o lactato, o etanol e a alanina, diminui drasticamente a produção de energia na forma de ATP, de 36 para 2 Moles por Mol de glicose metabolizada (VOESENEK; BAILEY-SERRES, 2015). Para compensar a diminuição na produção de energia, pela via fermentativa, há uma aceleração das

reações envolvidas com a quebra de um número maior de moles de glicose por unidade de tempo. Para isso, há um aumento significativo da atividade de enzimas de rotas fermentativas, principalmente da desidrogenase alcoólica (ADH), responsável pela conversão de acetaldeído em etanol (SACHS; FREELING; OKIMOTO, 1980). Já plantas tolerantes ao alagamento utilizam rota alternativa que leva a produção de malato (ácido fraco), que pode se acumular nos vacúolos, causando pouca alteração no pH citoplasmático. Essa rota alternativa atenua a formação de compostos que podem vir a se tornar tóxicos, dependendo da concentração em que se encontram no meio intracelular (ROCHA et al., 2010; VOESENEK; BAILEY-SERRES, 2015).

Com a diminuição da eficiência energética (devido a alteração para o metabolismo anaeróbico), a porção submersa da planta é severamente afetada por não conseguir suprir a demanda energética. Como consequência, pode ocorrer injúrias ou morte de tecidos radiculares, prejudicando a absorção de água e de nutrientes, bem como, a condutividade hidráulica da planta como um todo (KREUZWIESER; RENNENBERG, 2014). A diminuição da condutividade hidráulica tem sido relacionada com o fechamento estomático, que ocorre logo nos primeiros momentos após o alagamento do solo, sendo, portanto fator determinante na diminuição da atividade fotossintética da planta (KOZLOWSKI, 1997; PEZESHKI, 2001). Além disso, o fechamento estomático pode ser atribuído às alterações hormonais que se iniciam com aumento da síntese de etileno, que por sua vez, atua como modulador e desencadeia uma série de reações em cascata, alterando também as concentrações do ácido abscísico (ABA), do ácido giberélico (GA) e da auxina (FUKAO; BAILEY-SERRES, 2008; KAZAN; LYONS, 2014; DAWOOD et al., 2016). O aumento nas concentrações de etileno, também está diretamente relacionado os processos de formação de aerênquima, já uma maior concentração de GA e auxinas, podem contribuir para a promoção de hipertrofia de lenticelas e a formação de raízes adventícias. Estas alterações morfoanatômicas se caracterizam como um eficiente mecanismo para difusão de gases na planta (KAZAN; LYONS, 2014, LORETI; VAN; PERATA, 2016).

As lenticelas ocorrem, geralmente, na base do caule, caracterizando-se como pequenos pontos de ruptura no tecido suberoso, que aparecem como orifícios na superfície do caule e fazem contato entre o meio ambiente e as células do parênquima, tendo como origem a elevada atividade felogênica (YAMAUCHI et al., 2018) Ao passo que, a formação de aerênquima está associada ao crescimento radial de células do

córtex (esquizogenia) e pelo mecanismo de morte celular programada (lisogenia) desencadeado em condições de estresses abióticos, sobretudo, a partir da produção de espécies reativas de oxigênio e aumento da síntese do etileno (VOESENEK; BAILEY-SERRES, 2015). Em plantas tolerantes, submetidas à condição de anoxia, verifica-se, o surgimento destas estruturas, que proporcionam produção de espaços intercelulares ou de poros alternativos, facilitando a difusão de gases no interior da planta e, com a atmosfera (BAILEY-SERRES; COLMER, 2014; LORETI; VAN; PERATA, 2016; BAILEY-SERRES; VOESENEKI, 2008). Já as raízes adventícias são mais porosas que as raízes principais, possuem uma maior quantidade de aerênquimas e localizam-se na superfície, próximo ao nível d'água, o que facilita a difusão de gases e liberação de compostos fitotóxicos. Além disso, contribuem para a absorção de água e nutrientes pela planta, uma vez que sob hipoxia, ocorre morte de parte do sistema radicular principal (YAMAUCHI et al., 2018).

O fechamento dos estômatos é uma resposta inicial da planta ao estresse hídrico, e minimiza a perda de água através do processo de transpiração (HERRERA; RENGIFO; TEZARA, 2010). No entanto, esta medida preventiva altera a condutância estomática e, conseqüentemente, limita a absorção de CO₂, provocando a diminuição das concentrações no interior da folha, impondo, portanto, limitações ao processo fotossintético (MAFFEI; TAIZ; ZEIGER, 2013). O fechamento estomático, enquanto medida restritiva do efluxo de água para a atmosfera, altera a condutividade hidráulica da planta por completo, com isso, a nutrição da planta fica prejudicada, pois os sais minerais e os produtos da fotossíntese não são translocados de forma satisfatória para outras partes da planta (KOZLOWSKI; PALLARDY, 1984).

A alteração na condutividade hidráulica, provoca uma distribuição insuficiente de nutrientes para os diversos órgãos da planta, com isso, danos relacionados a deficiência nutricional são comuns em plantas alagadas (LOBO et al., 2000). Dentre os principais problemas causados pela indisponibilidade de nutrientes, destacam-se as deficiências de nitrogênio (N), ferro (Fe) e o magnésio (Mg) que estão envolvidos na formação da molécula de clorofila, de extrema importância para a etapa fotoquímica da fotossíntese (DREW, 1997; KOZLOWSKI; PALLARDY, 1984; PEZESHKI, 1994). Outro elemento essencial é o fósforo, na forma de fosfato PO₄-3, um dos principais componentes celulares e dos carboidratos. Os sintomas deficiência de fósforo

aparecem em folhas mais velhas, na forma de manchas com coloração tipicamente arroxeadas, causadas pelo acúmulo de antocianinas (MARSCHNER, 2011).

Com a continuidade do estresse, as limitações ao processo de fotossíntese não decorrem apenas por fatores estomáticos, mas também, por fatores bioquímicos que envolvem mudanças em enzimas carboxilativas e perda de clorofila (DREW, 1997; KOZLOWSKI, 1997). A diminuição na atividade da ribulose-1,5-bifosfato carboxilase-oxigenase (RUBISCO), enzima responsável pela assimilação de CO₂ na fase bioquímica da fotossíntese, contribui para perdas na capacidade fotossintética e, conseqüentemente, diminuição na produção de fotoassimilado (FERNER; KREUZWIESER; RENNENBERG, 2012; PEZESHKI, 1994).

A diminuição do teor da clorofila pode estar relacionada a fatores como deficiência nutricional (N, P e K) ou fatores hormonais ligados ao estresse, como o aumento na síntese do etileno que, potencializa a ação da enzima clorofilase e degrada a clorofila presente nas folhas (GOMES; KOZLOWSKI, 1988). Com isso, perde-se eficiência fotossintética já na etapa fotoquímica, uma vez que há diminuição na absorção de energia luminosa. A eficiência da utilização da luz está relacionada com a capacidade de fixação de CO₂ (etapa bioquímica) e o conseqüente consumo de NADPH e de ATP produzidos na etapa fotoquímica (BERTAMINI et al., 2006). Caso haja limitação na etapa bioquímica, por conseqüência, não haverá um aproveitamento integral da energia luminosa sendo necessário, que a planta promova dissipação da energia excedente. A energia luminosa, absorvida pelas moléculas de clorofila, podem seguir três destinos: (i) ser usada para direcionar a fotossíntese (etapa fotoquímica); (ii) dissipada na forma de calor; e (iii) ser reemitida como fluorescência da clorofila a. Estes eventos ocorrem em competição e, quando a fotossíntese é máxima, a emissão de fluorescência e de calor é mínima, já quando a fluorescência da clorofila aumenta, o rendimento quântico fotossintético é reduzido (KRAUSE; WEIS, 1991; MAXWEL; JOHNSON, 2000).

Plantas submetidas a estresse, normalmente, manifestam alterações nas variáveis da fluorescência da clorofila a, sobretudo com aumento da fluorescência inicial (Fo), e diminuição da eficiência quântica do fotossistema - FSII (Fv/Fm). Fo reflete o estado da clorofila a do complexo antena, que é responsável pela captura de fótons e transferência da excitação, na forma de fluxo de elétrons, até os pigmentos de

clorofila a associados ao centro de reação do fotossistema (FSII) logo, F_0 é uma medida inicial da energia, antes da chegada ao centro de reação do FSII (BOLHÀR-NORDENKAMPF; OQUIST, 1993). A fluorescência máxima (F_m), é definida como a intensidade de fluorescência em que todos os centros de reação estão abertos, isto é, a extinção fotoquímica é nula (VAN KOOTEN; SNEL, 1990). A fluorescência variável é o resultado da diferença entre a fluorescência máxima e mínima e, se origina das moléculas de clorofilas do FSII e se mostra sensível à taxa de transporte de elétrons através do centro de reação e às mudanças estruturais da membrana do tilacóide (GEORGIEVA; YORDANOV, 1993) e, por fim, F_v/F_m expressa a eficiência de captura da energia pelos centros de reação abertos do FSII o que pode representar a eficiência quântica do transporte de elétrons através do FSII (KRAUSE; WEIS, 1991).

Diante do comprometimento do processo fotossintético, em decorrência do estresse imposto, e a conseqüente diminuição da produção de fotoassimilados, inevitavelmente ocorre menor incremento de massa total à planta. Constata-se ainda, alteração na alocação de massa para as raízes e supressão da formação e expansão das folhas e entrenós, causando a senescência e abscisão prematura das folhas (KOZLOWSKI, 1997). No caule, apesar do aumento no diâmetro ser comum em plantas alagadas, a massa para algumas espécies não se altera de forma considerável, uma vez que, em regiões próximas a zona hipóxica, o caule normalmente é estruturado com intensa formação de aerênquima e, sendo este tecido de baixa densidade pouco contribui para incremento da massa do caule. A massa de raiz é, sem dúvida, a parte mais afetada da planta pelo alagamento, sobretudo com a morte de tecido em virtude da baixa disponibilidade de O_2 na zona hipóxica (PEZESHKI; 1994).

Plantas tolerantes ao alagamento do solo manifestam diversas estratégias para a sobrevivência e desenvolvimento em condições de hipoxia e anoxia. Bailey-Serres e Voesenek (2008) dividiram estas estratégias em duas: low oxygen escape syndrome (LOES) ou síndrome de escape à deficiência de oxigênio, caracterizada pelas alterações morfológicas e anatômicas que facilitam a difusão do O_2 e as trocas de gases entre a planta e o meio submerso, e low oxygen quiescence syndrome (LOQS) ou síndrome de quiescência à deficiência de oxigênio, caracterizada pela limitação do crescimento e conservação da energia e carboidrato. Eventualmente, pode ainda ocorrer, a manifestação de ambas as estratégias, de forma simultânea e complementares (COLMER; VOESENECK, 2009).

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Para as plantas, significa um grande desafio sobreviver em um ambiente com transformações constantes e, muitas vezes, intensa, a exemplo de alagamentos em regiões, que atualmente não ocorrem, e a presença de metais pesados. Entretanto, plantas apresentam diferentes estratégias para sobreviverem em ambientes desfavoráveis ao seu desenvolvimento. O conhecimento dos mecanismos de tolerância utilizados pelas plantas, ao estresse ocasionado por metais pesados e pelo alagamento do solo, é de extrema importância, pois, podem contribuir para a preservação ambiental ao fornecer bases teóricas para aplicações na agricultura e em programas de restauração de matas ciliares.

Referências

AHMAD, M.; YONG, S. O.; ANUSHKA, U. R.; JUNG, E. L.; BYUNG, Y. K.; JAE, A.; YOUNG, H L.; MOHAMMAD, I. W.; SUNG, L.; SANG, S. L. Lead and copper immobilization in a shooting range soil using soybean stover- and pine needle-derived biochars: Chemical, microbial and spectroscopic assessments. *Journal of Hazardous Materials*, v. 301, p. 179–186, 2011.

ALMEIDA, A. A.F.; VALLE, R.R.; MIELKE, M.S.; GOMES, F.P. Tolerance and prospection of phytoremediator woody species of Cd, Pb, Cu and Cr. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, v. 19, p. 83–98, 2007.

AMAYA, D. L.; HERRERA-LÓPEZ, E. J.; ARRIZON, J.; ARELLANO-PLAZA, M.; GSCHAEDLER, A. Performance evaluation of *Pichia kluyveri*, *Kluyveromyces marxianus* and *Saccharomyces cerevisiae* in industrial tequila fermentation. *World J Microbiol Biotechnol*, v.29, p.875-81, 2013.

AUGUSTO, A. S.; BERTOLI, A. C.; CANNATA, M. G.; CARVALHO, R.; BASTOS, A. R. R. Bioacumulação de Metais Pesados em *Brassica juncea*: Relação de Toxicidade com Elementos Essenciais. *Rev. Virtual Quim*, v. 6, p. 1221-1236, 2014.

BABIN, F; ANAND, J. Patterns of insect communities along a stress gradient following decommissioning of a Cu-Ni smelter. *Environ Pollut*, v.159, n.10, p. 3036-43, Fev. 2011.

BAGUL, K. R.; DESHMUKH, S. B.; BAGUL, M. K.; DESHMUKH, P. S. Psychiatric morbidity and marital quality among wives of patients with alcohol dependence syndrome. *J Evid Based Med Healthc*, v. 2, p. 3284–95, 2015.

BAILEY-SERRES, J.; VOESENEK, L. A. C. J. Flooding stress: acclimations and genetic diversity. *Annu. Rev. Plant Biol.*, v. 59, p. 313-339, 2008.

BAILEY-SERRES, J.; COLMER, T. D. Plant tolerance of flooding stress—recent advances. *Plant, cell & environment*, v. 37, n. 10, p. 2211-2215, 2014.

BERTAMINI, M.; MUTHUCHELIAN, K.; RUBINIGG, M.; ZORER, R.; VELASCO, R.; NEDUNCHEZHIAN, N. Low-night temperature increased the photoinhibition of photosynthesis in grapevine (*Vitis vinifera* L. cv. Riesling) leaves. *Environmental and experimental botany*, 57.1-2: 25-31, 2006.

BERTOLI, A. C.; CANNATA, M. G.; CARVALHO, R.; BASTOS, A. R. R.; FREITAS, M. P.; AUGUSTO, A. S. *Lycopersicon esculentum* submitted to Cd-stressful conditions in nutrition solution: Nutrient contents and translocation. *Ecotoxicology Environmental Safety*, v.86, p.176, 2012.

BHARWANA, S. A.; ALI, S.; FAROOQ, M. A; IQBAL, N; ABBAS, F.; AHMAD, M. S. A. Alleviation of Lead Toxicity by Silicon is Related to Elevated Photosynthesis, Antioxidant Enzymes Suppressed Lead Uptake and Oxidative Stress in Cotton. *J Bioremed Biodeg* 4: 187, 2013.

BHAVANI, S.; HILLIKER, A. J. Biological and behavioral effects of heavy metals in *Drosophila melanogaster* adults and larvae. *Journal of Insect Behavior*, v.22, p.399–411, 2014.

BOLHÀR-NORDENKAMPF, H. R.; ÖQUIST, G. Chlorophyll fluorescence as a tool in photosynthesis research. In: *Photosynthesis and production in a changing environment*. Springer, Dordrecht, p. 193-206, 1993.

BRASIL, Resolução N° 357, de 28 de dezembro de 2005. Conselho Nacional do Meio Ambiente. *Diário Oficial União*, Brasília, DF, 30 dez, n. 357, p. 81-84. 2005.

CAMARGO, F. A. O.; SANTOS, G. A.; ZONTA, E. Alterações eletroquímicas em solos inundados. *Ciência Rural*, v. 29, n. 1, p. 171-180, 1999.

CAPELLINI, V. L. M. F.; RODRIGUES, O. M. P. R.; MELCHIORI, L. E.; VALLE, T. G. M. Crianças contaminadas por chumbo: Estudo comparativo sobre desempenho escolar. *Estudos em Avaliação Educacional*, v. 19, n. 39, p. 155-180, 2013.

CHAVES, C. L. Avaliação das concentrações de metais pesados em áreas de deposições de lixo no Município de Ji-Paraná – Rondônia. Trabalho de conclusão de curso (Bacharel em Engenharia ambiental) - Universidade Federal de Rondônia, Ji-Paraná, 2013.

COLMER, T. D.; VOESENEK, L. A. C. J. Flooding tolerance: suites of plant traits in variable environments. *Functional Plant Biology*, 36.8: 665-681, 2009.

DAWOOD, T.; YANG, X.; VISSER, E. J.; TE BEEK, T. A.; KENSCHKE, P. R.; CRISTESCU, S. M.; RIEU, I. A co-opted hormonal cascade activates dormant adventitious root primordia upon flooding in *Solanum dulcamara*. *Plant physiology*, v. 170, n. 4, p. 2351-2364, 2016.

DENNIS, E. S.; DOLFERUS, R.; ELLIS, M.; RAHMAN, M.; WU, Y.; HOEREN, F. U.; PEACOCK, W. J. Molecular strategies for improving waterlogging tolerance in plants. *Journal of experimental botany*, v. 51, n. 342, p. 89-97, 2000.

DREW, M. C. Oxygen deficiency and root metabolism: injury and acclimation under hypoxia and anoxia. *Annual review of plant biology*, v. 48, n. 1, p. 223-250, 1997.

FERNANDES, J. D.; DANTAS, E. R. B.; BARBOSA, J. N.; BARBOSA, E. A. Estudo AGRARIAN ACADEMY, Centro Científico Conhecer – Goiânia. Impactos ambientais em solos: o caso da reciclagem de baterias automotivas usadas, tipo chumbo-ácido. *Revista Brasileira de Gestão e Desenvolvimento Regional*, v. 7, n. 1, p. 231-255, 2011.

FERNER, E.; RENNENBERG, H.; KREUZWIESER, J. Effect of flooding on C metabolism of flood-tolerant (*Quercus robur*) and non-tolerant (*Fagus sylvatica*) tree species. *Tree physiology*, v. 32, n. 2, p. 135-145, 2012.

FONTELE, N. M. B. The effects of lead in cultivars of *Vigna unguiculata* L. Walp: biochemical approach, physiological and molecular. Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, 2015.

FU, F.; WANG, Q.; Removal of heavy metal ions from wastewaters: a review. *Journal of Environmental Management*, v. 92, p. 407-418, 2015.

FUKAO, T.; BAILEY-SERRES, J. Ethylene a key regulator of submergence responses in rice. *Plant Science*, v. 175, n. 1-2, p. 43-51, 2008.

GEORGIEVA, K.; YORDANOV, I. Temperature dependence of chlorophyll fluorescence parameters of pea seedlings. *Journal of Plant Physiology*, v.142, n. 2, p. 151-155,1993.

GOMES, A. R. S.; KOZLOWSKI, T. T. Physiological and growth responses to flooding of seedlings of *Hevea brasiliensis*. *Biotropica*, p. 286-293, 1988.

GRIGOLETTO, T. L. B. Chumbo na água de consumo de Ribeirão Preto (SP): fatores químicos, físicos e possíveis correlações com a contaminação de crianças. Dissertação (Mestrado em Química) - Universidade de São Paulo, São Paulo, 2011.

GUANTER, L. et al. Global and time-resolved monitoring of crop photosynthesis with chlorophyll fluorescence. *National Academy of Sciences*,v.111, n.14, Fev. 2014.

HALL, J. L. Cellular mechanisms for heavy metal detoxification and tolerance. *Journal of Experimental Botany*, v.53, n.366, p.1-11, 2002.

HERRERA, A.; RENGIFO, E.; TEZARA, W. Physiological responses to flooding in tropical tolerant trees. *Ecosistemas*, v. 19, n. 1, p. 37-51, 2010.

HUSSON, O. Redox potential (Eh) and pH as drivers of soil/plant/microorganism systems: a transdisciplinary overview pointing to integrative opportunities for agronomy. *Plant and Soil*, v. 362, n. 1-2, p. 389-417, 2013.

JIANG, W.; LIU, D. Pb-induced cellular defense system in the root meristematic cells of *Allium sativum* L. *Plant Biology*, v.10, p.1-8, 2010.

KALAJI, HAZEM, M. et al. Frequently asked questions about chlorophyll fluorescence, the sequel. *Photosynthesis Research*, v. 132, n. 1, p. 13-66, 2017.

KAZAN, K.; LYONS, R. Intervention of phytohormone pathways by pathogen effectors. *The Plant Cell*, v. 26, n. 6, p. 2285-2309, 2014.

KEMERICH, P. D. C.; FLORES, C. E. B.; BORBA, W. F.; GERHARDT, A. E.; FLORES, B. A.; RODRIGUES, A. C.; BARROS, G. Indicativo de contaminação ambiental por

metais pesados em aterro sanitário. Revista Monografias Ambientais, v. 13, n. 4, p. 3744-3755, 2014.

KIBRIA, M. G; ISLAM, M; OSMAN, K. T. Effects of lead on growth and mineral nutrition of *Amaranthus gangeticus* L. and *Amaranthus oleracea* L. Soil Environ, v.28, p.1, 2009.

KOZLOWSKI, T. T. Responses of woody plants to flooding and salinity. Tree physiology, v. 17, n. 7, p. 490, 1997.

KOZLOWSKI, T. T.; PALLARDY, S. G. Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses. The botanical review, v. 68, n. 2, p. 270-334, 2002.

KOZLOWSKI, T. T.; PALLARDY, S. G. Effect of flooding on water, carbohydrate, and mineral relations. Flooding and plant growth, p. 165-193, 1984.

KRAUSE, G. H.; WEIS, E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. Annual review of plant biology, v. 42, n. 1, p. 313-349, 1991.

KREUZWIESER, J.; RENNENBERG, H. Molecular and physiological responses of trees to waterlogging stress. Plant, cell & environment, v. 37, n. 10, p. 2245-2259, 2014.

KUNDU, A.; GUPTA, B.S.; HANSHIM, M. A.; REDZWAN G. J. C. Cleaner, v 105, p. 420-427, 2016.

KURSCHEIDT, E. C. D. S. Avaliação da fitorremediação como alternativa de pós tratamento de lixiviado de aterro sanitário utilizando macrófitas. Dissertação (Mestrado em Engenharia de Recursos Hídricos e Ambiental) Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2013.

LASAT, M. M. Phytoextraction of toxic metals: a review of biological mechanisms. J Environ Qual, v.31, p. 109-120, 2002.

LI, X.; YANG, Y.; ZHANG, J.; JIA, L.; LI, Q.; ZHANG, T.; QIAO, K.; MA, S. Zinc induced phytotoxicity mechanism involved in root growth of *Triticum aestivum* L. Ecotoxicology and environmental safety, v. 86, p. 198-203, 2013.

LOBO, P. C.; JOLY, C. A.; RODRIGUES, R. R. Aspectos ecofisiológicos da vegetação de mata ciliar do sudeste do Brasil. Matas ciliares: conservação e recuperação, v. 1, 2000.

LORETI, E.; VAN, V. H.; PERATA, P. Plant responses to flooding stress. *Current opinion in plant biology*, v. 33, p. 64-71, 2016.

MALKOWSKI, E.; KITA, A.; GALAS, W.; KARCOZ, W.; KUPERBERG, M. Lead distribution in corn seedlings (*Zea mays* L.) and its effect on growth and the concentrations of potassium and calcium. *Plant Growth Regul*, v.37, p.69–76, 2002.

MARSCHNER, H. *Marschner's mineral nutrition of higher plants*. Academic press, 2011.

MAXWELL, K.; JOHNSON, G. N. Chlorophyll fluorescence - a practical guide. *Journal of experimental botany*, v. 51, n. 345, p. 659-668, 2000.

MIAO, Y.; XI-YUAN, X.; XU-FENG, M.; ZHAO-HUI, G.; FENG-YONG, W. Effect of amendments on growth and metal uptake of giant reed (*Arundo donax* L.) grown on soil contaminated by arsenic, cadmium and lead. *T Nonferr Metal SOC*, v. 22, p.1462-1469, 2012.

MORAES, C. L. Alterações bioquímicas, fisiológicas e ultra estruturais em sementes e plantas de tomate expostas ao chumbo. Tese (Doutorado em Fisiologia Vegetal) - Universidade Federal de Pelotas, Pelotas, 2011.

NEILSON, S.; RAJAKARUNA, N. Roles of rhizospheric processes and plant physiology in applied phytoremediation of contaminated soils using *Brassica* oilseeds. In: *The plant family Brassicaceae*. Springer, Dordrecht, 2012. p. 313-330.

NELSON, N.; YOCUM, C.F. Structure and Function of Photosystems I and II. *The Annual Review of Plant Biology*, v. 57, p. 521–65, 2006.

OMS – ORGANIZAÇÃO MUNDIAL DA SAÚDE. Comité Codex Alimentarius. Norma general del Codex para los contaminantes y las toxinas presentes en los alimentos y piensos. *Codex Stan 193-1995, Rev. 4*, 2009.

PATRA, M.; BHOWMIK, N.; BANDOPADHYAY, B.; SHARMA, A. Comparison of mercury, lead and arsenic with respect to genotoxic effects on plant systems and the development of genetic tolerance. *Environ. Exp. Bot*, v.52, p.199-223, 2004.

PEREIRA, F. J. Características anatômicas e fisiológicas de aguapé e índice de fitorremediação de alface d'água cultivados na presença de arsênio, cádmio e chumbo.

Tese (Doutorado em Agronomia/Fisiologia) - Universidade Federal de Lavras, Lavras 2014.

PEZESHKI, S. R. Wetland plant responses to soil flooding. *Environmental and Experimental Botany*, v. 46, n. 3, p. 299-312, 2001.

PEZESHKI, S.R, Responses of baldcypress (*Taxodium distichum*) seedlings to hypoxia: leaf protein content, ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase activity and photosynthesis. *Photosynthetica*. V.30, p. 59-68, 1994.

PIO, M.; SOUZA, K.; SANTANA, G. Ability of *Lemna aequinoctialis* for removing heavy metals from wastewater. *Acta Amazon*, v.43, p. 203, 2013.

REIS G.S.M.; ALMEIDA A.A. F.; ALMEIDA, N.M.; CASTRO A.V.; MANGABEIRA P.A.O.; PIROVANI C,P. Molecular, Biochemical and Ultrastructural Changes Induced by Pb Toxicity in Seedlings of *Theobroma cacao* L.. *PLoS ONE*, v.13, n.7, p. e0129696, julho, 2015.

ROCHA, M., LICAUSI, F., ARAUJO, W. L., NUNES-NESI, A., SODEK, L., FERNIE, A. R., & VAN DONGEN, J. T. Glycolysis and the tricarboxylic acid cycle are linked by alanine aminotransferase during hypoxia induced by waterlogging of *Lotus japonicus*. *Plant Physiology*, v. 152, n. 3, p. 1501-1513, 2010.

RODRIGUES, A. C. D.; SANTOS, A. M.; SANTOS, F. S.; PEREIRA, A. C. C.; SOBRINHO, N. M. B. A. Mecanismos de Respostas das Plantas à Poluição por Metais Pesados: Possibilidade de Uso de Macrófitas para Remediação de Ambientes Aquáticos Contaminados. *Rev. Virtual Química*, v.8, nº. 1, p. 262-276, jan./Fev. 2016

SACHS, M. M.; FREELING, MICHAEL; OKIMOTO, RONALD. The anaerobic proteins of maize. *Cell*, v. 20, n. 3, p. 761-767, 1980.

SAUTER, M. Root responses to flooding. *Current Opinion in Plant Biology*, v. 16, n. 3, p. 282-286, 2013.

SHARMA P.; DUBEY R. S. Toxicidade de chumbo em plantas. *Braz. J. Physiol Plant*, v.17, p. 35-52, 2005.

SILVA, A. C.; HIGUSHI, P.; VAN DEN BERG, E.; NUNES, M. H.; CARVALHO, D. A. D. Florestas Inundáveis: ecologia, florística e adaptações das espécies. da UFLA, 2012a, 2012.

SILVA, P. R. C. Avaliação da fito-e genotoxicidade do chumbo em *Lactuca sativa* L. Dissertação (Mestrado em Genética Molecular Comparativa e Tecnológica) - Universidade de Trás-os-Montes e Alto Douro, Vila Real, 2014.

SINHA, P.; DUBE, B.K.; SRIASTAVA, P.; CHATTERJEE, C. Alteration in uptake and translocation of essential nutrients in cabbage by excess lead. *Chemosphere*, v.65, p.651-656, 2006.

SOUZA, E. P. D.; SILVA, I. D. F. D.; FERREIRA, L. E. Mecanismos de tolerância a estresses por metais pesados em plantas. *Current Agricultural Science and Technology*, v.17, p.167, 2013.

SOUZA, V.L.; ALMEIDA, A. A. F.; LIMA, S.G.C.; CASCARDO, J.C.M.; SILVA, D.C.; MANGABEIRA, P.A.O.; GOMES, F.P. Morphophysiological responses and programmed cell death induced by cadmium in *Genipa americana* L. (Rubiaceae). *Biometals*, v. 24, p. 59-71, 2011.

SRINIVASAN V.; LILL, R.; PIERIK, J. A. Crystal structures of nucleotide-free and glutathione-bound mitochondrial ABC transporter Atm1. *Science*, v.343, p.1137-40, 2014.

TAIZ, L.; ZEIGER, E.; MAFFEI, M. *Fisiologia vegetal*. Piccin, 2013.

VAN KOOT, O.; SNEL, J. F. H. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynthesis research*, 25.3: 147-150, 1990.

VOESENEK, L. C. J.; BAILEY-SERRES, J. Flood adaptive traits and processes: an overview. *New Phytologist*, v. 206, n. 1, p. 57-73, 2015.

YAMAUCHI, T. et al. Regulation of root traits for internal aeration and tolerance to soil waterlogging-flooding stress. *Plant physiology*, v. 176, n. 2, p. 1118-1130, 2018.

ZHANG, Q.; VISSER, E. J. W.; KROON, H.; HUBER, H. Life cycle stage and water depth affect flooding-induced adventitious root formation in the terrestrial species *Solanum dulcamara*. *Annals of Botany*, v. 116, p. 279 - 290, 2015.