

## **Alterações bioquímicas e fisiológicas relacionadas a matocompetição**

### **Biochemical and physiological responses of weed competition**

Helis Marina Salomão<sup>1\*</sup>, Michelangelo Muzell Trezzi<sup>2</sup>

1 Engenheira Agrônoma, Mestre em Agronomia. Pato Branco – PR. E-mail: helissalomao@gmail.com. \*

2 Engenheiro Agrônomo, Doutor em agronomia, Docente do Programa de Pós-graduação em Agronomia, Universidade Tecnológica Federal do Paraná – Campus Pato Branco – PR. E-mail: trezzim@gmail.com

\* Autor para Correspondência

### **RESUMO**

A competição entre plantas daninhas e cultivadas ou matocompetição, é a forma de estresse biótico que causa maior redução de produtividade dos cultivos agrícolas mundiais. Ela se desenvolve através de um estresse misto, que provoca alterações morfológicas, fisiológicas e no metabolismo secundário das plantas, que causam um alto gasto energético para a remediação de danos causados e consequente desvio de recursos que seriam destinados ao aumento da produtividade. As respostas da matocompetição sobre parâmetros morfológicos e de produtividade já são bem explorados na literatura. Entretanto, poucas informações são encontradas a respeito das influências da matocompetição em parâmetros bioquímicos e fisiológicos das plantas envolvidas, principalmente em alterações no metabolismo secundário. O objetivo do trabalho foi demonstrar as alterações conhecidas provocadas pela presença de plantas daninhas em competição, sobre parâmetros bioquímicos, fisiológicos e no metabolismo secundário das plantas de interesse agrícola. A matocompetição proporciona uma vasta rede de alterações metabólicas nas plantas envolvidas, especialmente para a planta cultivada. Muitas dessas alterações ainda são pouco estudadas e requerem um maior nível de detalhamento, necessitando maior número de pesquisa nessa área. Alterações bioquímicas e no metabolismo secundário também merecem um melhor detalhamento, com uma maior base de referências principalmente quanto as diferentes espécies de plantas daninhas e plantas cultivadas.

**Palavras-chave:** planta daninha, competição, estresse oxidativo, redução de produtividade

### **ABSTRACT**

The competition between weeds and cultivated plants, or weed competition, is the form of biotic stress that causes the greatest reduction in the productivity of agricultural crops worldwide. It develops through a mixed stress, which causes morphological, physiological and secondary metabolism changes in plants, which cause a high energy expenditure for the remediation of damages and consequent diversion of resources that would be destined to increase productivity. Weed competition responses on morphological

and productivity parameters are already well explored in the literature. However, little information is found about the influences of weed competition on biochemical and physiological parameters of the plants involved, mainly on alterations in secondary metabolism.

**Objective:** Demonstrate the known changes caused by the presence of weeds in competition, on biochemical and physiological parameters and on the secondary metabolism of plants of agricultural interest.

**Results:** Weed competition provides a vast network of metabolic changes in the plants involved, especially for the cultivated plant. Many of these changes are still poorly studied and require a greater level of detail, requiring more research in this area.

**Conclusions:** Biochemical alterations and secondary metabolism also deserve a better detail, with a greater base of references mainly regarding the different species of weeds and cultivated plants.

**Keywords:** weed, competition, oxidative stress, reduced productivity

## **INTRODUÇÃO**

A competição entre planta daninha e planta cultivada, também chamada de matocompetição, é uma interação negativa, onde os indivíduos envolvidos utilizam de um mesmo recurso não abundante, resultando em prejuízos que podem ser para ambas as espécies ou serem restritos a espécie menos competitiva (em geral, a planta cultivada). Tais rumos dependem muito das espécies em questão, densidade, distribuição, espaçamento, condições do ambiente, clima, estação de crescimento e período de coexistência (CAVERZAN et al., 2019; RADOSEVICH; HOLT; GHERSA, 2007).

As respostas da matocompetição em parâmetros morfológicos e de produtividade das plantas já são bem explorados na literatura. Entretanto, poucas informações são encontradas a respeito das influências da matocompetição em parâmetros bioquímicos e fisiológicos das plantas envolvidas, principalmente em alterações no metabolismo secundário (ROCKENBACH et al., 2019; ROCKENBACH et al., 2018; SILVA et al., 2014).

A quantificação de alterações bioquímicas no metabolismo das plantas é de extrema importância, pois uma planta pode, morfológicamente, permanecer aparentemente saudável, entretanto a mesma pode estar passando por distúrbios fisiológicos (BARROS et al., 2014). Essas alterações podem levar a uma diminuição de seu desempenho produtivo, que estatisticamente podem não ser identificadas (DA-YONG et al., 2012) ou até mesmo, levar a identificação de genótipos com maior ou menor tolerância a estresse biótico e abiótico (SILVA et al., 2014).

O estresse misto causado pela matocompetição desregula o metabolismo interno da planta, a ponto de externar alterações morfológicas e em sua produtividade. Essas alterações no mecanismo fisiológico das plantas produzem mudanças no uso de recursos, principalmente na captação de água e nutrição (GALAL e SHEHATA, 2015). Tais alterações são reguladas pela expressão de genes responsivos a estresse, que irão trabalhar na tentativa de remediar os danos provocados pela matocompetição.

Alterações na constituição bioquímica das plantas são formas de defesa mediante fatores estressantes, que procuram remediar ao máximo os danos sofridos, entretanto tais estímulos podem não ser totalmente eficientes, e ainda, competem com o rendimento da cultura, através do gasto energético para sua assimilação (METLEN; ASCHEHOUG; CALLAWAY, 2008, ROCKENBACH et al., 2018).

A revisão teve como objetivo, demonstrar as alterações conhecidas provocadas pela presença de plantas daninhas em competição, sobre parâmetros bioquímicos, fisiológicos e no metabolismo secundário das plantas de interesse agrícola.

## **Alterações fisiológicas**

A luz solar é um recurso essencial para o crescimento das plantas, fornecendo a energia necessária para a fotossíntese. Algumas das primeiras e mais imediatas respostas de plantas submetidas a matocompetição, são alterações nos parâmetros fotossintéticos (SILVA et al., 2014), bem como a captação da energia luminosa é alterada de acordo com o arranjo da população (LIU et al., 2011). Uma interceptação de luz baixa provoca redução da eficiência fotossintética (STEWART et al., 2003), o que pode afetar a fisiologia das plantas. Essas alterações podem interferir na disponibilidade de CO<sub>2</sub> no mesófilo foliar e no fluxo de gases nas células, afetando a fotossíntese e a transpiração e, conseqüentemente, na produtividade (MESSINGER et al., 2006; BARROS et al., 2017).

Plantas daninhas e plantas invasoras naturalmente possuem maiores taxas de assimilação de CO<sub>2</sub> (A), condutância estomática (gs), transpiração (E), fluorescência da clorofila, eficiência de uso de água (WUA) e conseqüentemente um melhor desempenho fotossintético (PATEL, ANUP, MUNDA, 2020; FAHEY, ZHOU, CALLAHAN, 2017), o que as tornam mais competitivas.

A coexistência de plantas da mesma espécie também provoca alterações nos parâmetros fotossintéticos das mesmas. A A, gs, WUA e a E em plantas de *Atriplex prostrate*, quando mantidas em baixas populações, foi significativamente superior em comparação com populações crescentes da mesma espécie (WANG et al., 2005).

## **Alterações bioquímicas**

Mediante alterações ou paralização na fase fotoquímica da fotossíntese e paralização na entrada de CO<sub>2</sub> para o mesófilo foliar, a absorção de energia solar pelas clorofilas ainda continua ocorrendo, causando uma excitação das moléculas e aumento no acúmulo de elétrons que necessitam ser dissipados de alguma forma. A planta possui basicamente quatro vias de dissipação de elétrons, ambas descritas no Diagrama de Jablonski. A primeira delas é através do início da fase fotoquímica da fotossíntese, normal em uma planta em boas condições. Entretanto, se ela estiver com seus estômatos fechados devido a algum estresse tal dissipação será reduzida. Outras vias de dissipação são a dissipação na forma de calor (*Quenching*) ou de fluorescência da clorofila, que conseguem amenizar em parte os problemas, entretanto, se as condições de estresse perdurarem, ocorre a formação de espécies reativas de oxigênio (ROS) (TAIS et al., 2017).

Naturalmente, plantas são afetadas por situações adversas a seu desenvolvimento, induzindo a formação de ROS, ou mesmo na fotossíntese e a respiração. Entretanto, seu aparato bioquímico antioxidante é capaz de detoxificar esses compostos reativos para seu estado basal, impedindo tanto a desregulação do funcionamento celular, quanto os danos as células, peroxidação lipídica e desestruturação de membranas (HUANG et al., 2013; SUCHORONCZEK, 2016). Em plantas sob estresse, o sistema antioxidante pode não ser eficiente na detoxificação de todos as ROS produzidos, e se mantidos em níveis não muito elevados provocam aumento da sua atividade e atuam como mensageiro secundário de defesa (CARVALHO, 2008; SALOMÃO, 2019; SALOMÃO et al., 2021).

O oxigênio molecular, em seu estado fundamental ( $^3\text{O}_2$ ) possui baixa reatividade com dois elétrons não paralelos, a ativação e rotação de um dos elétrons desemparelhados pode ser revertida por excitação e formar oxigênio singlete ( $^1\text{O}_2$ ). Esta conformação impõe redução do  $\text{O}_2$ , efetuada por transferências consecutivas de um elétron. Os produtos resultantes da redução do  $\text{O}_2$  são altamente reativos, os ROS. ROS são subprodutos de reações redox que se apresentam tanto como radicais livres, como na forma molecular. Essas moléculas podem ser geradas como resultado de excitação, formando oxigênio singlete, ou de sucessivas adições de elétrons ao  $\text{O}_2$ , reduzindo-o ao radical aniônico superóxido  $\text{O}_2^{*-}$  ou peróxido de hidrogênio ( $\text{H}_2\text{O}_2$ ) e radical hidroxila ( $\text{OH}^*$ ) (BORELLA et al., 2019; CAVERZAN et al., 2019; CAVERZAN et al., 2016).

As reações de Habel-Weiss são as responsáveis pela transformação do  $\text{O}_2^{*-}$ , o  $\text{H}_2\text{O}_2$  e o  $\text{Fe}^{2+}$ , e a reação de Fenton a responsável pela oxidação do  $\text{H}_2\text{O}_2$  pelo  $\text{Fe}^{2+}$ , ambas ocorrendo na presença de íons Fe ou Cu (BORELLA et al., 2019; GILL, TUTEJA, 2010). O  $\text{H}_2\text{O}_2$  é uma ROS moderadamente reativo e de meia-vida relativamente longa, com pequeno tamanho que lhe permite atravessar membranas celulares difundindo seus danos e também atuando como mensageiro (CAVERZAN et al., 2019; CAVERZAN et al., 2016).

Segundo Borella et al. (2019) e Tais et al. (2017) em baixas concentrações, o  $\text{H}_2\text{O}_2$  atua na sinalização de aclimação, promovendo tolerância a vários estresses bióticos e abióticos. Entretanto, em altas concentrações, leva a apoptose celular (MA et al., 2013). Além dessas funções, o  $\text{H}_2\text{O}_2$  atua como regulador chave de processos fisiológicos, como a senescência (PENG et al., 2005), fotorrespiração e fotossíntese (NOCTOR, FOYER, 1998), movimento estomático (BRIGHT et al., 2006), ciclo celular, crescimento e desenvolvimento (MITTLER et al., 2004).

O excesso de  $\text{H}_2\text{O}_2$ , é também prejudicial por participar da reação de formação de  $\text{OH}^*$ , o oxidante mais reativo das ROS. Sua alta reatividade resulta em reações rápidas e inespecíficas com distintos substratos, com potencial de reação e danos em todas as moléculas biológicas (BORELLA et al., 2019; CAVERZAN et al., 2019).

Em condições altamente estressantes, como a aplicação de um herbicida (que bloqueia a cadeia de transporte de elétrons) ou mesmo na fotorrespiração (plantas C3), o acúmulo de elétrons é tão elevado que impede a redução da plastoquinona a seu estado base, associado a ineficiência da dissipação por calor e fluorescência que atinge um nível máximo, provocando um acúmulo de clorofila na forma mais instável, clorofila tripleto ( $^3\text{Chl}^*$ ) (FUFEZAN et al., 2002). O excesso de clorofila tripleto pode reagir com o oxigênio e formar o oxigênio singlete, altamente reativo, o qual induz a perda de pigmentos e peroxidação lipídica (DEVINE et al., 1993; BORELLA et al., 2019; CAVERZAN et al., 2019).

Os mecanismos de proteção desenvolvidos pelas plantas podem ser classificados em sistema antioxidante enzimático e não enzimático (MITTLER, 2002), que incluem enzimas antioxidantes e metabólitos que detoxificam essas formas de ROS, além de mecanismos que dissipam o excesso de energia absorvida antes da formação de oxigênio singlete. A partição entre estes dois sistemas sob condições de estresse pode ser regulada pela concentração de  $O_2$  no sistema (BLOKHINA et al., 2003; BORELLA et al., 2019).

As enzimas superóxido dismutase (SOD), ascorbato peroxidase (APX) e catalase (CAT) são as mais importantes no mecanismo de detoxificação das ROS. Elas podem ser induzidas, inibidas ou ativadas por efetores endógenos, sendo que o balanço entre as atividades da SOD, peroxidases (POX) e CAT, é crucial para a determinação dos níveis basais de radicais  $O_2^{\bullet-}$  e  $H_2O_2$ . Este balanço aliado com o sequestro de íons metálicos impedem a formação de  $OH^{\bullet}$  nas reações de Haber-Weiss e Fenton (MITTLER, 2002; BORELLA et al., 2019). As SODs são um conjunto de enzimas que atuam na primeira linha de defesa contra os ROS, elas catalisam a dismutação de dois radicais  $O_2^{\bullet-}$ , produzindo  $H_2O_2$ , impedindo a formação de formas mais reativas de oxigênio. Elas participam da modulação do nível de  $H_2O_2$  em cloroplastos, mitocôndrias, citosol e peroxissomos (MITTLER, 2002; ZHONG et al., 2014; CAVERZAN et al., 2019).

SODs são classificadas de acordo com seus cofatores metálicos: cobre e zinco (Cu/Zn-SOD), manganês (Mn-SOD) e ferro (Fe-SOD). Em geral, as plantas contêm uma Mn-SOD localizada na matriz mitocondrial e uma Cu/Zn-SOD no citosol, com Fe-SOD e/ou Cu/Zn-SOD, presentes no estroma do cloroplasto (GILL e TUJETA, 2010).

A CAT se localiza nos peroxissomos, glioxissomos e mitocôndrias sendo uma das principais enzimas que atuam na eliminação do  $H_2O_2$  gerado pelas SODs e durante a fotorrespiração e a oxidação dos ácidos graxos, elas convertem duas moléculas de  $H_2O_2$  a  $H_2O$  e oxigênio molecular (DUBEY, 2011). Existem várias isoformas de CAT, as quais podem dismutar diretamente o  $H_2O_2$  como um agente redutor ou oxidar substratos (SHARMA et al., 2012). A atividade da CAT é considerada indispensável para a detoxificação de ROS, principalmente em condições de estresse severo, no entanto, ela é menos sensível que as peroxidases, sendo o estresse muitas vezes insuficiente para sua ativação. Em situações de elevado estresse oxidativo pode ocorrer ainda a inibição de sua síntese ou mudança na conformação de suas subunidades (BORELLA et al., 2019). Juntamente com a APX, são consideradas as enzimas mais importantes dentre os componentes de desintoxicação do  $H_2O_2$  (BHATT, TRIPATHI, 2011).

As POX, são um grupo de enzimas capazes de catalisar a oxidação de componentes celulares ou peróxidos orgânicos. Dentre elas tem-se a APX, a qual, possui função de proteção antioxidativa. A atividade de peroxidases pode aumentar em plantas submetidas a diversos tipos de estresse bióticos e abióticos. Elas catalisam a transferência de elétrons ao  $H_2O_2$ , sua atividade aumenta em resposta a estresses, participam no catabolismo de auxinas e na síntese de parede celular como a oxidação de fenóis, suberização e lignificação (SYROS et al., 2004). O ascorbato é o mais importante redutor para o  $H_2O_2$  em plantas, a APX usa duas moléculas de ascorbato para reduzir o  $H_2O_2$  à  $H_2O$ , além de possuir uma alta afinidade com, permitindo a eliminação mesmo em baixas concentrações (LOCATO et al., 2010).

## **Alterações no metabolismo secundário**

No sistema antioxidante não enzimático encontra-se principalmente o grupo dos compostos fenólicos, que são sintetizados pelas plantas em resposta a estresse (SILVA et al., 2014). Além destes, são encontrados em todos os compartimentos celulares outras substâncias sendo os mais importantes o ácido ascórbico (vitamina C) e a glutatona (GSH), os quais têm propriedades hidrofílicas, que impedem a formação de  $^1O_2$  (BORELLA et al., 2019; CAVERZAN et al., 2019).

Alterações no metabolismo secundário são observadas em plantas de soja em competição com plantas daninhas, como o aumento no acúmulo de fenóis totais são observados em soja competindo com *Conyza*, indicando ativação no mecanismo de defesa secundária (GAL et al., 2015; SILVA et al., 2014). São exemplos de compostos do metabolismo secundário produzidos por plantas em competição, a produção de aleloquímicos, conteúdo de fenóis, antocianinas, flavonoides e saponinas (ROCKENBACH et al., 2018; ROCKENBACH et al., 2019)

Os carotenoides constituem outro grupo de antioxidantes hidrofóbicos, são longas cadeias de hidrocarbonetos com duplas ligações conjugadas, que possibilita a ancoragem nas membranas fosfolipídicas e também permite deslocar elétrons desemparelhados e atuar como doadora de elétrons (HAVAUX, NIYOGI, 1999; BORELLA et al., 2019).

Os aminoácidos presentes em altas concentrações, também pode auxiliar na detoxificação das ROS, alguns aminoácidos como triptofano, tirosina, histidina e cisteína são particularmente sensíveis. Possíveis explicações sobre os aumentos de teores de aminoácido sem plantas estressadas incluem a inibição da síntese de proteínas, aumento da hidrólise de proteínas, decréscimo do uso de aminoácidos como fonte de carbono respiratório e o aumento da biossíntese de aminoácidos (COOLEY, FOY, 1992; BORELLA et al., 2019).

Outro mecanismo que as plantas possuem, mais eficiente entre os aminoácidos, é a deposição de prolina. A sua biossíntese ocorre no citoplasma celular ou no cloroplasto, está envolvida na regulação do potencial redox intracelular, no armazenamento e transferência de energia e poder redutor, possui funções de osmólito, detoxificador de radicais, dreno de elétrons, estabilizador de macromoléculas e componente da parede celular (SHARMA et al., 2012; MATYSIK et al., 2002; SIGNORELLI et al., 2014; BORELLA et al., 2019; DARMANTI et al., 2017). A prolina é sintetizada a partir de glutamato em três reações exergônicas, consumindo ATP e NADPH, tal consumo constitui um mecanismo de canalização do excesso de elétrons (HELDT, 1997). Plantas impostas a estresses abióticos acumulam prolina, principalmente em condições de déficit hídrico, salinidade, temperaturas extremas e alguns outros estresses ambientais, especialmente aqueles provocados por metais de transição Cu, Cd e Zn (CHEN et al., 2001).

## **Alguns resultados encontrados na literatura**

Em experimentos de matocompetição com buva (*Conyza* sp.) na cultura da soja, os parâmetros fotossintéticos de taxa de assimilação de  $CO_2$ , a condutância estomática e taxa de transpiração foram reduzidas pela interferência das plantas daninhas (SILVA et al., 2014). Um mecanismo de compensação,

quando se reduz a qualidade de luz (detecção da presença de vizinhas pela captação de uma maior relação entre a razão de comprimentos de onda vermelho e vermelho distante), ou sob estresse hídrico, as plantas tendem a fechar os estômatos, buscando reduzir a transpiração e conseqüentemente a perda de água e a fotossíntese (SILVA et al., 2014; AFIFI, SWANTON, 2012; COCHARD et al., 2002; CONCENÇO et al. 2007).

FREITAS et al. (2020) observou redução na A, gs e E de plantas de milho submetidas a competição com plantas daninhas de *Bidens pilosa* e *Urochloa decumbens*, sendo que a última propiciou maiores reduções, sendo ela mais competitiva. Resultados semelhantes foram encontrados por Barros et al. (2017), em plantas de milho competindo com *Urochloa brizantha* e *Sorghum arundinaceum*, sendo tal redução proveniente de alterações morfológicas nas plantas e sombreamento o que reduziu a incidência luminosa e a assimilação de luz.

Xu et al. (2018) detectou que as características fotossintéticas e de produtividade do arroz cultivado são severamente afetadas pela alta densidade de plantas daninhas, sendo as perdas de produtividade decorrentes da redução de atividade fotossintetizante e acúmulo de produtos fotossintéticos.

DARMANTI et al. (2017) em estudos com plantas soja em restrição hídrica e sob interferência com *Cyperus rotundus*, constatou que tanto a restrição quanto a matocompetição provocaram aumento no acúmulo de prolina na soja, sinalizando um mecanismo de tolerância contra a interferência e a seca.

WANG et al. (2018a) constataram que o mecanismo de tolerância de milho a nicosulfuron é devido a associação de taxa fotossintética, metabolismo de espécies reativas de oxigênio e mecanismos de proteção. Através do aumento da A, aumento da atividade da SOD, CAT, POX, APX e maior deposição de prolina, constatando ainda redução na peroxidação lipídica (MDA) nas plantas resistentes.

Segundo Carvezan et al. (2019) estudos demonstraram alterações na produção de ROS nas culturas como resposta à interferência de plantas daninhas, bem como alterações na atividade enzimática e na expressão gênica de componentes antioxidantes (AFIFI, SWANTON, 2012; AGOSTINETTO et al., 2017; PIASECKI et al., 2018a; PIASECKI et al., 2018b; GAL et al., 2015). Entretanto, os resultados encontrados na literatura permanecem inconsistentes sobre qual a resposta das culturas à interferência das plantas daninhas. Na soja e no feijão, Piasecki et al. (2018a) e Piasecki et al. (2018b) mostraram que os níveis de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, APX e atividade de CAT diminuíram com o aumento da densidade de milho voluntário, enquanto a atividade de SOD aumentou proporcional à densidade de plantas daninhas. Outro estudo com interferência da *Euphorbia heterophylla* na soja não resultou em nenhum dano celular ou alteração na atividade das enzimas SOD, CAT e APX na soja (ULGUIM et al., 2017). Darmanti et al. (2016) em estudos de soja competindo com *Cyperus rotundus* L encontrou atividades reduzidas de SOD, CAT e APX na soja. Em trabalhos realizados com soja e trigo sob a interferência de *Lolium multiflorum* foram constatados danos oxidativos e aumentaram a atividade das enzimas SOD, CAT e APX (AGOSTINETTO et al., 2017; AGOSTINETTO et al., 2016).

Januskaitiene et al. (2018) detectou maiores parâmetros de biomassa e trocas gasosas e menor atividade antioxidante para cevada cultivada sob efeito de competição interespecífica. Já em clima quente e sob condições de competição entre cevada e capim-arroz, as plantas de capim-arroz apresentaram maior

eficiência no uso da água, maior desempenho fotossintético, menor fluxo de energia dissipada e menor atividade de enzimas antioxidantes em comparação à cevada.

## CONCLUSÕES

A matocompetição proporciona uma vasta rede de alterações metabólicas nas plantas envolvidas, especialmente para a planta cultivada. Muitas dessas alterações ainda são pouco estudadas e requerem um maior nível de detalhamento, necessitando maior número de pesquisa nessa área. Alterações bioquímicas e no metabolismo secundário também merecem um melhor detalhamento, com uma maior base de referências principalmente quanto as diferentes espécies de plantas daninhas e plantas cultivadas.

## REFERENCIAS

AFIFI, M., SWANTON, C. Early Physiological Mechanisms of Weed Competition. **Weed Science**, 60(04), 542–551, 2012. 10.1614/ws-d-12-00013.1

AGOSTINETTO D. et al. Change in physiological features in ryegrass biotypes in competition with soybean due resistance to glyphosate. **Planta Daninha**. 2016; 34:517–526. 10.1590/s0100-83582016340300012.

AGOSTINETTO D. et al. Metabolic activity of wheat and ryegrass plants in competition. **Planta Daninha**. 2017; 35:e017155463. 10.1590/s0100-83582017350100044

BARROS R.E. *et al.* Physiological response of eucalyptus species grown in soil treated with Auxin-Mimetic herbicides. **Planta Daninha**; 32:629-38, 2014.

BARROS R.E. *et al.* Physiological response of eucalyptus species grown in soil treated with Auxin-Mimetic herbicides. **Planta Daninha**. 32:629-38, 2014.

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

BLOKHINA, O. et al. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review. **Annals of Botany**, v. 91, p. 179-194, 2003.

BORELLA, J. *et al.* Estresse em plantas pela aplicação de herbicidas. DOI 10.22533/at.ed.0851918061. In: SANTAS, C.A.; RIBEIRO, J.C. **Desafios e sustentabilidade no manejo de plantas**. Ponta Grossa: Atena Editora, 2019.

BRIGHT, J. et al. ABA-induced NO generation and stomatal closure in *Arabidopsis* are dependent on H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> synthesis. The **Plant Journal**, v. 45, p. 113-122, 2006.

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



CAVERZAN, A. *et al.* Defenses against ROS in crops and weeds: The effects of interference and herbicides. **J. Mol. Sci.**, v. 20, n. 1086, 2019.

CAVERZAN, A. *et al.* Reactive Oxygen Species and Antioxidant Enzymes Involved in Plant Tolerance to Stress. In: SHANKER, A. K.; SHANKER, C. (Ed.) **Abiotic and Biotic Stress in Plants – Recent Advances and Future Perspectives**, 2016.

CHEN, C.T. *et al.* Regulation of proline accumulation in detached rice leaves exposed to excess copper. **Plant Science**, v. 160, p. 283-290, 2001.

COCHARD, H. *et al.* Unraveling the effects of plant hydraulics on stomatal closure during water stress in walnut. **Plant Physiology**, v.128, p.282-290, 2002. <http://dx.doi.org/10.1104/pp.010400>

CONCENÇO, G. *et al.* Uso da água em biótipos de azevém (*Lolium multiflorum*) em condição de competição. **Planta Daninha**, v.25, p.449-455, 2007

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

DARMANTI, S. *et al.* Purple Nutsedge (*Cyperus rotundus* L.) Interference and Drought Effect on Proline Accumulation in Soybean (*Glycine max* L.) **Leaves. Advanced Science Letters**, v. 23, n. 7, p. 6487-6489(3), 2017. <https://doi.org/10.1166/asl.2017.9661>

DA-YONG, L. *et al.* Comparison of net photosynthetic rate in leaves of soybean with different yield levels. **J North Agric Univ**, v. 19, p.14-19, 2012.

DEVINE, M. *et al.* Physiology of herbicide action. New Jersey: **PTR Prentice Hall**, 441p, 1993.

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

FAHEY, A. L. *et al.* Comparison of Leaf Water Potential, Stomatal Conductance, and Chlorophyll Fluorescence between an Invasive Weed, *Schinus molle*, and a native Chaparral Shrub, *Ceanothus spinosus*, in the Santa Monica Mountains. In: Research and Scholarly Achievement Symposium. **Malibu**, EUA, 2017

FREITAS, C.D.M. *et al.* Gaseous exchanges of corn and weeds under competition and water regimes. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, v.24, n.7, p.465-473, 2020. <http://dx.doi.org/10.1590/1807-1929/agriambi.v24n7p465-473>

FUFEZAN, C. *et al.* Singlet oxygen production in herbicide-treated photosystem II. **FEBS Letters**, v. 532, p. 407-410, 2002

GAL J. *et al.* Detection of neighboring weeds alters soybean seedling roots and nodulation. **Weed Sci**;63:888–900, 2015. 10.1614/WS-D-15-00039.1

- GALAL T.M., SHEHATA H.S. Impact of nutrients and heavy metals capture by weeds on the growth and production of rice (*Oryza sativa* L.) irrigated with different water sources. **Ecol Indic**, 54:108-15, 2015.
- GILL, S.S.; TUTEJA, N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 48, p. 909-930, 2010
- HAVAUX, M.; NIYOGI, K.K. The violaxanthin cycle protects plants from photooxidative damage by more than one mechanism. **Proceedings of the National Academy of Science USA**, v. 96, p. 8762–8767, 1999.
- HELDT, H. Plant biochemistry and molecular biology. New York: **Oxford University Press**, 1997. 522 p.
- HUANG, Y. W. *et al.* Exogenous glucose regulates activities of antioxidant enzyme, soluble acid invertase and neutral invertase and alleviates dehydration stress of cucumber seedlings. **Scientia Horticulturae**, v. 162, p. 20–30, 2013.
- JANUSKAITIENE, I. *et al.* Interspecific competition changes photosynthetic and oxidative stress response of barley and barnyard grass to elevated CO<sub>2</sub> and temperature. **Agricultural and Food Science**, 27(1), 50–62, 2018. <https://doi.org/10.23986/afsci.67840>
- LIU, T. *et al.* Canopy structure, light interception, and photosynthetic characteristics under different narrow-wide planting patterns in maize at silking stage. **Spanish J Agric Res**, 9:1249-61, 2011.
- LOCATO, V. *et al.* Reactive oxygen species and ascorbateglutathione interplay in signaling and stress responses. In: GUPTA, S.D. Reactive oxygen species and antioxidants in higher plants. **Enfield: Science Publishers**, p.45-64, 2010.
- MA, N.L. *et al.* A review of the “omics” approach to biomarkers of oxidative stress in *Oryza sativa*. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 14, p. 7515-7541, 2013
- MATYSIK, J. *et al.* Molecular mechanisms of quenching of reactive oxygen species by praline under stress in plants. **Current Science**, v. 82, p. 525-532, 2002
- MESSINGER S.M. *et al.* Evidence for involvement of photosynthetic processes in the stomatal response to CO<sub>2</sub>. **Plant Physiol**, 140:771-8, 2006
- METLEN, K.L; ASCHEHOUG, E.T.; CALLAWAY, R.M. Plant behavioural ecology: dynamic plasticity in secundar metabolites. **Plant. Cell e environment**, v.32, n.6, p.641-653, 2008.
- MITTLER, R. *et al.* Reactive oxygen gene network of plants. **Trends in Plant Science**, v. 9, p. 490-498, 2004
- MITTLER, R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. **Plant Science**, v. 7, p. 405-410, 2002

NOCTOR, G.; FOYER, C.H. A re-evaluation of the ATP: NADPH budget during C3 photosynthesis. A contribution from nitrate assimilation and its associated respiratory activity? **Journal of Experimental Botany**, v. 49, p. 1895-1908, 1998

PATEL; D. P.; ANUP Das; MUNDA, G. C. Physiological Efficiency of some Weeds Species under Hill Farming Systems of Subtropical Meghalaya. In: International Glassland Congresses, Track 2-2-1: plant diseases, insect pests and weed management. **New Delhi**, Índia, 2020.

PENG, C.L. et al. Response to high temperature in flag leaves of super high-yielding rice Pei'ai 64S/E32 and Liangyoupeijiu. **Rice Science**, v. 12, p. 179-186, 2005

PIASECKI C. et al. Does the interference of GR® volunteer corn alter stress metabolism on soybean? **Planta Daninha**. 2018a; 36:e018171955. 10.1590/s0100-83582018360100018.

PIASECKI C. et al. Interference of volunteer corn on stress metabolism and yield of dry bean. **Planta Daninha**. 2018b; 36:e018176669. 10.1590/s0100-83582018360100112

RADOSEVICH S.R., HOLT J.S., GHERSA C.M. **Ecology of Weeds and Invasive Plants: Relationship to Agriculture and Natural Resource Management**. 3rd ed. John Wiley, Sons; Hoboken, NJ, USA: 2007.

ROCKENBACH, A.P. et al. Do Weeds From Seeds or Regrowth in Coexistence Periods Alter Biochemical and Yield Characteristics of Soybeans? **Journal of Agricultural Science**; v. 11, n. 10; 2019. <https://doi.org/10.5539/jas.v11n10p264>

ROCKENBACH, A.P. et al. Interferência entre plantas daninhas e a cultura: alterações no metabolismo secundário. **Revista Brasileira de Herbicidas**, v.17, n.1, p.59-70, 2018.

SALOMÃO, H.M. Eficácia de herbicidas no controle de *Ipomoea grandifolia* sob diferentes doses, horários de aplicação e condições hídricas do solo. **Monografia** (Trabalho de Conclusão de Curso) - Universidade Tecnológica Federal do Paraná. Pato Branco. UTFPR, 2019. 66 f.

SALOMÃO, H.M. et al. Herbicides and water conditions on *Ipomoea grandifolia* control and enzyme activity. **Communications in plant science**, v. 11, p. 30-38, 2021.

SHARMA, P. et al. Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions. **Journal of botany**, v. 2012, 2012.

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

SILVA, D.R.O. et al. Glyphosate-resistant hairy fleabane competition in RR® soybean. **Bragantia**, Campinas, v. 73, n. 4, p. 451-457. 2014. <http://dx.doi.org/10.1590/1678-4499.0200>.

STEWART D.W. et al. Canopy structure, light interception and photosynthesis in maize. **Agron J**. 95:1465-74, 2003.

SUCHORONCZEK, A. Qualidade pós-colheita e alterações bioquímicas de duas cultivares de batata submetidas a estresse térmico. 65 p. **Dissertação** (Mestrado) — Universidade Estadual do Centro-Oeste, Programa de Pós-Graduação em Agronomia, Guarapuava, 2016.

SYROS, T. et al. Activity and isoforms of peroxidases, lignin and anatomy, during adventitious rooting in cuttings of *Ebenus cretica* L. **Journal of Plant Physiology**, v. 161, p. 69–77, 2004.

TAIS, Lincoln *et al.* **Fisiologia e desenvolvimento vegetal**. 6. ed. Porto Alegre: Artmed, 2017. 858 p. ISBN 9788582713662

ULGUIM A.R. et al. Does competition between soybeans and Wild Poinsettia with low-level resistance or susceptibility to glyphosate affect physiology and secondary metabolism? **Semina**. 38:1133–1144, 2017. 10.5433/1679-0359.2017v38n3p1133

WANG, J. et al. Photosynthesis and physiology responses of paired near-isogenic lines in waxy maize (*Zea mays* L.) to nicosulfuron. **Photosynthetica**, 56, 1059–1068 (2018a). <https://doi.org/10.1007/s11099-018-0816-6>

WANG, J. et al. Photosynthesis and physiology responses of paired near-isogenic lines in waxy maize (*Zea mays* L.) to nicosulfuron. **Photosynthetica** 56 (4): 1059-1068, 2018b. DOI: 10.1007/s11099-018-0816-6

WANG, L. et al. Effects of intraspecific competition on growth and photosynthesis of Atriplex prostrate. **Aquatic Botany**, v.83, p.187-192, 2005. <http://dx.doi.org/10.1016/j.aquabot.2005.06.005>

XU, X.M. et al. Effect of weedy rice at different densities on photosynthetic characteristics and yield of cultivated rice. **Photosynthetica**, 56 (2): 520-526, 2018. 10.1007/s11099-017-0707-2

ZHONG, X.M. et al. Photosynthesis and chlorophyll fluorescence of infertile and fertile stalks of paired near-isogenic lines in maize (*Zea mays* L.) under shade conditions. – **Photosynthetica**, 52: 597-603, 2014.