

EUGÊNIO SILVA ARAÚJO JÚNIOR

MECANISMOS FISIOLÓGICOS ASSOCIADOS AO PAPEL DA ENXERTIA NA
RESISTÊNCIA DE MUDAS DE CAJUEIRO EXPOSTAS A SALINIDADE

Serra Talhada-PE

2017

A
R
A
Ú
J
O
J
Ú
N
I
O
R

E
S

M
E
C
A
N
I
S
M
O
S

F
I
S
I
O
L
Ó
G
I
C
O
S
·
·
2
0
1
7

EUGÊNIO SILVA ARAÚJO JÚNIOR

MECANISMOS FISIOLÓGICOS ASSOCIADOS AO PAPEL DA ENXERTIA NA
RESISTÊNCIA DE MUDAS DE CAJUEIRO EXPOSTAS A SALINIDADE

Dissertação apresentada à Universidade Federal Rural de Pernambuco, Unidade Acadêmica de Serra Talhada, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal, para obtenção do título de Mestre em Produção Vegetal.

Orientador: Prof. Dr. Sérgio Luiz Ferreira da Silva

Co-orientador: Prof. Dr. Adriano do Nascimento Simões

Serra Talhada-PE

2017

FICHA CATALOGRÁFICA

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Sistema Integrado de Bibliotecas da UFRPE
Biblioteca da UAST, Serra Talhada-PE, Brasil

A658m Araújo Júnior, Eugênio Silva

Mecanismos fisiológicos associados ao papel da
enxertia na resistência de mudas de cajueiro expostas a
salinidade / Eugênio Silva Araújo Júnior.

93 f. : il.

Orientador: Sérgio Luiz Ferreira da Silva.

Coorientador: Adriano do Nascimento Simões.

Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal Rural de
Pernambuco, Programa de Pós-Graduação em Produção
Vegetal, Serra Talhada, PE, 2017.

Inclui referências.

1. Produção vegetal 2. Plantas - bioquímica 3.
Fotossíntese I. Silva, Sérgio Luiz Ferreira da, orient. II.
Simões, Adriano do Nascimento, coorient. III. Título.

CDD

631

EUGÊNIO SILVA ARAÚJO JÚNIOR

MECANISMOS FISIOLÓGICOS ASSOCIADOS AO PAPEL DA ENXERTIA NA
RESISTÊNCIA DE MUDAS DE CAJUEIRO EXPOSTAS A SALINIDADE

Dissertação apresentada à Universidade Federal Rural de Pernambuco, Unidade Acadêmica de Serra Talhada, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal, para obtenção do título de Mestre em Produção Vegetal.

APROVADO em ____/____/_____.

Banca Examinadora

Prof. Dr. Sérgio Luiz Ferreira da Silva – UAST/UFRPE
Orientador

Prof. Dr. Adriano do Nascimento Simões – UAST/UFRPE
Co-orientador, Examinador Interno

Prof. Dr. Josemir Moura Maia – CCHA/UEPB
Examinador Externo

Aos meus pais,
Eugênio Silva Araújo e Francisca Delma Silva Araújo, por todo incentivo,
amor, conselhos e paciência prestadas durante toda minha vida.

A minha Namorada, **Lúdia**
Maria Lívio de Oliveira pelo amor, companheirismo, carinho, amizade e
compreensão, prestados durante todo esse tempo.

As minhas irmãs,
Maria Eulânia Silva Araújo, Francisca Eugênia Silva Araújo, a minha sobrinha **Ana**
Letícia Araújo de Mâcedo pela ajuda, conselhos, carinho e amizade.

Ao nosso grupo de pesquisa em **bioquímica da fotossíntese**, compostos pelos alunos de
Iniciação Científica
Adriana Nunes, Daniel Lopes, Edson Júnior, Fabiana Sabino, Maiany Patriota e
Manuevely Silva e Mestrandos Carlos Alberto Vieira de Souza, Tialla Laranjeira
Amorim, Anselmo Ferreira da Silva e ao nosso Coordenador Professor Dr. Sérgio Luiz
Ferreira da Silva.

DEDICO

AGRADECIMENTOS

Primeiramente a DEUS, pela grande oportunidade de cursar esse mestrado, pela proteção, saúde, coragem e fé por iluminar sempre os caminhos com felicidade.

*Aos meus pais, **Eugênio Silva Araújo** e **Francisca Delma Silva Araújo**, por estar sempre disposto a ajudar no que fosse preciso, pelo amor, apoio, conselhos e ensinamentos dedicados durante toda essa caminhada, acreditando e depositando toda confiança em mim. Muito obrigado por tudo, à presença de vocês foi de fundamental importância para tudo isso acontecer.*

*A minha Namorada, **Lídia Maria Lívio de Oliveira** pelo amor, carinho e companheirismo.*

*As minhas irmãs, **Maria Eulânia Silva Araújo**, **Francisca Eugênia Silva Araújo**, a minha sobrinha **Ana Letícia Araújo de Mâcedo** e ao meu cunhado **Paulo Ayslen Mâcedo** pela ajuda em todos os momentos, conselhos, carinho e união.*

*À **Programa de Pós-Graduação em Produção vegetal** da Universidade Federal Rural de Pernambuco - Unidade Acadêmica de Serra Talhada (UFRPE-UAST), pela oportunidade de experiência, aprendizagem e disponibilidade de realização desse trabalho.*

*Ao meu professor orientador **Dr. Sérgio Luiz Ferreira da Silva**, pela fundamental importância na realização deste trabalho, sempre disposto a ajudar, orientar, com muita paciência e dedicação. Obrigado pelos ensinamentos, experiências vividas durante esse tempo, contribuindo assim para a minha formação. Ao meu co-orientador Professor **Dr. Adriano do Nascimento Simões** que sempre esteve disposto a ajudar, apoiando para o aperfeiçoamento da pesquisa.*

*Ao nosso grupo de pesquisa em **bioquímica da fotossíntese**: compostos pelos alunos de graduação **Edson Luiz Dias Soares Junior**, **Maiany dos Santos**, **Daniel dos Santos Lopes**, **Adriana Nunes**, **Manuevely Creuza da Silva**, **Fabiana Sabino**, **Adriana Nunes** e **Mestrandos Carlos Alberto Vieira de Souza**, **Tialla Laranjeira Amonrim** e **Anselmo Ferreira da Silva**, ao nosso Coordenador Professor **Dr. Sérgio Luiz Ferreira da Silva**.*

*A todos os meus colegas da Pós-Graduação da UFRPE-UAST, destacando-se, **Carlos Alberto Vieira de Souza**, **Tialla Laranjeira Amonrim**, **Anselmo Ferreira da Silva**, **Nathália Bandeira Diniz**, **Ervanis Adelino Bezerra**, **Maria da Penha**, **Pedro**, **Ygor Henrique** e **Adaan** pela amizade durante todo esse tempo.*

*Ao professor **Josemir Moura Maia** pela grande contribuição, dedicação, apoio, amizade durante a condução das análises, fundamental importância para o desenvolvimento da pesquisa.*

A todos meus amigos e familiares que contribuíram de alguma forma para a realização dessa pesquisa.

Muito Obrigado!

RESUMO

O estresse salino pode afetar o metabolismo vegetal devido aos seus efeitos primários, como déficit hídrico, toxicidade iônica e desbalanço nutricional, além de distúrbios secundários pela indução de danos oxidativos. As técnicas para correção da salinidade dos solos são soluções temporárias e requerem investimentos elevados. Assim, uma alternativa eficaz para a exploração agrícola em áreas propensas a salinização é o cultivo de espécies e/ou genótipos resistentes a salinidade. No caso das culturas perenes, como a cajucultura, uma possibilidade é a utilização de enxertos e/ou porta-enxertos mais resistentes a salinidade, produzindo plantas enxertadas mais resistentes. O presente estudo teve como objetivo avaliar a influência de genótipos de enxertos e porta-enxertos de cajueiro anão precoce em mecanismos fisiológicos envolvidos no equilíbrio iônico K^+/Na^+ , na eficiência fotossintética e na proteção oxidativa em condições de salinidade. O experimento realizado em arranjo fatorial 4 x 3, com quatro tipos de mudas enxertadas (combinações de enxerto/porta-enxerto, CCP 76/CCP 76; CCP 76/CCP 09; CCP 09/CCP 09 e CCP 76/CCP 09) e três concentrações de NaCl na solução (0, 50 e 100 mM). Foram avaliados crescimento, conteúdos de Na^+ e K^+ , trocas gasosas e atividade fotoquímica, além de indicadores de danos e proteção oxidativa. Os resultados mostram que dos genótipos avaliados o enxerto do CCP 09 apresentou maior sensibilidade foliar ao sal, caracterizado por um forte ressecamento foliar associado ao menor teor de K^+ nas folhas. Os dois genótipos (CCP 09 e CCP 76) quando utilizados como porta-enxertos para o CCP 09 apresentaram redução do conteúdo de K^+ nas raízes em resposta a salinidade, sugerido que se essas matérias forem empregados na produção de mudas com enxerto do CCP 09 resultará em plantas mais sensíveis ao estresse salino. A fotossíntese líquida foi mais dependente da combinação do enxerto/porta-enxerto que dos genótipos isolados, como mostrado pela maior P_N , g_s e relação P_N/C_i apenas nas mudas de CCP 76/CCP 09. Por outro lado, todas as mudas apresentaram menor atividade fotoquímica associada a proteção foto-oxidativa em resposta a salinidade, indicando que esta foi uma resposta comum a espécie não dependente dos genótipos avaliados. Essa resposta foi relacionada com uma relativa estabilidade nos conteúdos de indicadores de danos oxidativos H_2O_2 e TBARS e atividades das enzimas SOD, APX e POX, além de um pequeno aumento no conteúdo dos antioxidantes não enzimáticos ASC e GSH. Em conjunto, os dados mostram características associadas com a sensibilidade e/ou resistência a salinidade, nas mudas enxertadas de cajueiro. Algumas dessas características são atribuídas ao genótipo do enxerto, outras ao porta-enxerto e interação enxerto/porta-enxerto, além de daquelas que não dependem dos genótipos e são específicas da espécie. Esses resultados revelam parte da complexidade da interação fisiológica entre enxertos e porta-enxertos no processo de enxertia, mecanismos ainda pouco conhecidos, sobretudo em condições de salinidade.

Palavras-chave: *A. occidentale*; enxertia; estresse oxidativo; fotossíntese; salinidade.

ABSTRACT

Soil salinity can affect plant metabolism due to its primary effects, such as water deficit, ionic toxicity and nutritional imbalance, as well as secondary disturbances associate to oxidative damages. Currently the techniques for correction of soil salinity are temporary solutions and require high investments. Thus, an effective alternative for agricultural exploitation in areas prone to salinization is the cultivation of species and/or genotypes that are more resistant to salinity. For perennial crops, such as cashew, one possibility for increase salt resistance is the use of grafts and/or rootstocks that are more resistant to salt stress. The present study aim evaluate the role of genotypes from scion and rootstock of dwarf cashew tree on physiological mechanisms involved with the K^+/Na^+ ion balance, photosynthetic efficiency and oxidative protection under salinity conditions. The experiment was carried out in a 4 x 3 factorial arrangement, with four scion/rootstock combinations (CCP 76/CCP 76, CCP 76/CCP 09, CCP 09/CCP 09 and CCP 76/CCP 09) and three NaCl levels (0, 50 and 100 mM) applied by the nutrient solution. Were evaluated plant growth, Na^+ and K^+ contents, gas exchange and photochemical activity, as well as indicators of damages and protection oxidative. Results show that of evaluated genotypes the scion CCP 09 presented higher sensibility to salt stress, as indicated by a strong leaf-drying associate to low K^+ content. Rootstocks CCP 09 and CCP 76 presented a K^+ content reduced in roots tissue under salinity only when were grafted with scion CCP 09, suggesting that these rootstock can be not used in this combination for growth in salinized areas. Photosynthetic efficiency was more dependent on the graft/rootstock combination than on the cashew-isolated genotypes, as shown by the higher P_N , gS and P_N/C_i ratio observed only in the CCP 76/CCP 09 combination. On the other hand, all combinations showed a low photochemical activity associated with an apparent oxidative protection under salinity. This response was corroborate by relative stability in H_2O_2 and TBARS content, as well as activity of the SOD, APX e POX enzymes, but a slight increase in content of the ASC and GSH non-enzymatic antioxidants. This photo-protection observed for all combinations evaluated, indicated that this characteristic is present in specie and did not depend from scion or rootstock. Together, the data show characteristics associated both salt-sensitivity and salt-resistance in the grafted cashew seedlings. Some these features should be attributed to scion genotype, others to rootstock as well as the scion/rootstock interaction, besides of those not dependent of the genotypes and apparently specie specific. These results display part of the complexity of the physiological interaction between scion and rootstock in the grafting process, mechanisms still little known, mainly under salinity conditions.

Keywords: *Anacardium occidentale*; grafting; oxidative stress; photosynthesis; salinity.

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO II

- Tabela 1 Conteúdo de sódio em tecidos de folhas, caules superior e inferior e raízes de plantas enxertadas de cajueiro obtidas por enxertias recíprocas dos genótipos CCP 76 e CCP 09, submetidas à salinidade pelo aumento da concentração de NaCl (0, 50 e 100 mM) na solução nutritiva durante 30 dias. Médias dentro da mesma coluna, para enxertia, com mesma letra minúscula não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$). Médias dentro da mesma coluna, para salinidade, iguais seguidas da mesma letra maiúscula não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).....60
- Tabela 2 Conteúdo de Potássio em tecidos de folhas, caules superior e inferior e raízes de plantas enxertadas de cajueiro obtidas por enxertias recíprocas dos genótipos CCP 76 e CCP 09, submetidas à salinidade pelo aumento da concentração de NaCl (0, 50 e 100 mM) na solução nutritiva durante 30 dias. Médias dentro da mesma coluna, para enxertia, com mesma letra minúscula não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$). Médias dentro da mesma coluna, para salinidade, iguais seguidas da mesma letra maiúscula não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).....60
- Tabela 3 Relação K^+/Na^+ em tecidos de folhas, caules superior e inferior e raízes de plantas enxertadas de cajueiro obtidas por enxertias recíprocas dos genótipos CCP 76 e CCP 09, submetidas à salinidade pelo aumento da concentração de NaCl (0, 50 e 100 mM) na solução nutritiva durante 30 dias. Os valores representam médias de três repetições \pm desvio padrão. Médias dentro da mesma coluna, para enxertia, com mesma letra minúscula não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$). Médias dentro da mesma coluna, para salinidade, iguais seguidas da mesma letra maiúscula não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).....61

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO I

- Figura 1 Modelo esquemático apresentando os principais transportadores de íons para manter baixa concentração de Na^+ no citosol celular sob salinidade. Pelo modelo proposto, as proteínas quinases SOS2 e SOS3, sensível ao Ca^{2+} , ativam tanto a proteína SOS1 como também a proteína NHX1, ambas envolvidas na exclusão de Na^+ (Adaptado de Zhu, 2003).....17
- Figura 2 Principais locais de produção de espécies reativas de oxigênio (EROs) em células vegetais fotossintéticas (Adaptado de Slesak et al., 2007).....24
- Figura 3 Esquema geral mostrando o ciclo do ascorbato-glutationa na célula vegetal. APX: Peroxidases de ascorbato; MDHA: Redutase de monodehidroascorbato; DHAR: Redutase de dehidroascorbato; GR: Redutase de glutathione. (Adaptado de Gest, 2013).....28

CAPÍTULO II

- Figura 1 Mudanças enxertadas das diferentes combinações de enxerto e porta/enxertos de cajueiro anão precoce (CCP 76/CCP 76), (CCP 76/CCP 09), (CCP 09/CCP 09) e (CCP 09/CCP 76) crescendo em condições de casa de vegetação.....49
- Figura 2 Sintomas visuais de toxicidade (injúrias foliares e restrição de crescimento) em mudas enxertadas de cajueiro anão precoce obtidas por enxertias recíprocas dos clones CCP 76 e CCP 09 cultivadas na ausência (controle) e presença de salinidade com NaCl (50 e 100 mM) durante 30 dias em condições de casa de vegetação. Os sintomas foram registrados em plantas selecionadas entre três repetições representativas dentro de cada tratamento, quanto ao número de folhas, tamanho da parte aérea e injúrias foliares.....55
- Figura 3 Massa fresca da folha (A), caule superior (B), caule inferior (C), caule total (D), da raiz (E) e relação parte aérea/raiz (F) em plantas enxertadas de cajueiro obtidas por enxertias recíprocas dos genótipos CCP 76 e CCP 09, submetidas à salinidade pelo aumento da concentração de NaCl (0, 50 e 100 mM) na solução nutritiva durante 30 dias. Os valores representam médias de três repetições \pm desvio padrão. Médias apresentando a mesma letra

	minúscula dentro dos níveis de sal e maiúscula entre os níveis de sal não diferem pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).....	57
Figura 4	Mudanças nos conteúdos de clorofilas totais (A), clorofilas <i>a</i> (B) e <i>b</i> (C) e relação clorofilas <i>a/b</i> (D) em folhas de plantas enxertadas de cajueiro obtidas por enxertias recíprocas dos genótipos CCP 76 e CCP 09, submetidas à salinidade pelo aumento da concentração de NaCl (0, 50 e 100 mM) na solução nutritiva durante 30 dias. Os valores representam médias de três repetições \pm desvio padrão. Médias apresentando a mesma letra minúscula dentro dos níveis de sal e maiúscula entre os níveis de sal não diferem pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).....	58
Figura 5	Assimilação de CO ₂ (A), condutância estomática (B), eficiência instantânea de carboxilação (C) e eficiência no uso de água (D) em plantas enxertadas de cajueiro obtidas por enxertias recíprocas dos genótipos CCP 76 e CCP 09, submetidas à salinidade pelo aumento da concentração de NaCl (0, 50 e 100 mM) na solução nutritiva durante 30 dias. Os valores representam médias de três repetições \pm desvio padrão. Médias apresentando a mesma letra minúscula dentro dos níveis de sal e maiúscula entre os níveis de sal não diferem pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).....	63
Figura 6	Eficiência quântica máxima (A) e efetiva do PSII (B) taxa aparente de transporte de elétrons (C), quenching fotoquímico (D), quenching não fotoquímico (E) e razão da taxa aparente de transporte de elétrons pela assimilação de CO ₂ (F) em plantas enxertadas de cajueiro obtidas por enxertias recíprocas dos genótipos CCP 76 e CCP 09, submetidas à salinidade pelo aumento da concentração de NaCl (0, 50 e 100 mM) na solução nutritiva durante 30 dias. Os valores representam médias de três repetições \pm desvio padrão. Médias apresentando a mesma letra minúscula dentro dos níveis de sal e maiúscula entre os níveis de sal não diferem pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).....	65
Figura 7	Conteúdo do peróxido de hidrogênio (A) e peroxidação de lipídios (B) em plantas enxertadas de cajueiro obtidas por enxertias recíprocas dos genótipos CCP 76 e CCP 09, submetidas à salinidade pelo aumento da concentração de NaCl (0, 50 e 100 mM) na solução nutritiva durante 30 dias. Os valores representam médias de três repetições \pm desvio padrão. Médias apresentando	

	a mesma letra minúscula dentro dos níveis de sal e maiúscula entre os níveis de sal não diferem pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).....	67
Figura 8	Atividade da superóxido dismutase (A), peroxidase do ascorbato (B) e Peroxidase de Fenóis (C) em plantas enxertadas de cajueiro obtidas por enxertias recíprocas dos genótipos CCP 76 e CCP 09, submetidas à salinidade pelo aumento da concentração de NaCl (0, 50 e 100 mM) na solução nutritiva durante 30 dias. Os valores representam médias de três repetições \pm desvio padrão. Médias apresentando a mesma letra minúscula dentro dos níveis de sal e maiúscula entre os níveis de sal não diferem pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).....	69
Figura 9	Conteúdos de ascorbato (A) e glutathiona (B) reduzido em plantas enxertadas de cajueiro obtidas por enxertias recíprocas dos genótipos CCP 76 e CCP 09, submetidas à salinidade pelo aumento da concentração de NaCl (0, 50 e 100 mM) na solução nutritiva durante 30 dias. Os valores representam médias de três repetições \pm desvio padrão. Médias apresentando a mesma letra minúscula dentro dos níveis de sal e maiúscula entre os níveis de sal não diferem pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).....	70

SUMÁRIO

CAPÍTULO I – REVISÃO DE LITERATURA	17
DISTÚRBIOS METABÓLICOS E MECANISMOS DE PROTEÇÃO EM PLANTAS SUBMETIDAS AO ESTRESSE SALINO	17
1-REVISÃO DE LITERATURA	13
1.1-Salinidade no solo e água.....	13
1.2-Distúrbios metabólicos induzidos pela salinidade em plantas	15
1.2.1-Relações hídricas e ajustamento osmótico	15
1.2.2-Homeostase iônica	16
1.2.3-Eficiência Fotossintética	18
1.2.4-Modulação fotorrespiratória	20
1.3-Alterações no metabolismo foto-oxidativo.....	23
1.3.1-Produção de EROs na célula vegetal	23
1.3.2 - Danos oxidativos.....	24
1.3.3-Sistema de proteção oxidativo.....	25
1.4 - O modelo vegetal e papel da enxertia na tolerância a salinidade	28
2-REFERÊNCIAS	32
CAPÍTULO II - MECANISMOS FISIOLÓGICOS ASSOCIADOS AO PAPEL DA ENXERTIA NA PROTEÇÃO DE MUDAS ENXERTADAS DE CAJUEIRO SUBMETIDAS AO ESTRESSE SALINO	44
1-INTRODUÇÃO	45
2-MATERIAL E MÉTODOS	47
2.1-Material vegetal e aplicação dos tratamentos	47
2.2-Mensurações realizadas.....	49
2.2.1-Conteúdo de massa fresca	49
2.2.2-Conteúdos de sódio e potássio.....	49
2.2.3-Método clorofilas	49
2.2.4-Trocas gasosas e de fluorescência da clorofila <i>a</i>	50
2.2.5-Conteúdo de peróxido de hidrogênio (H ₂ O ₂).....	51
2.2.6-Conteúdo de TBARS.....	51
2.3-Extração de proteínas para ensaios enzimáticos	52
2.3.1-Atividade da peroxidase de ascorbato (APX).....	52
2.3.2-Atividade da dismutase do superóxido (SOD)	52
2.3.3-Atividade da peroxidase de fenóis (POX)	53
2.4-Extração e dosagem de antioxidantes não enzimáticos	53

2.4.1-Conteúdo de glutathiona reduzida (GSH).....	53
2.4.2-Conteúdo de ascorbato reduzido (ASA).....	53
2.5-Delineamento estatístico e análise dos dados	54
3-RESULTADOS	54
3.1-Characterização fisiológica das plantas de cajueiro em respostas ao estresse salino	54
3.2-Alocação iônica (Na ⁺ e K ⁺) em plantas de cajueiro submetidas ao estresse salino	59
3.3- Mudanças fotossintéticas influenciadas pelos genótipos do enxerto e porta-enxerto associadas ao estresse salino	61
3.4-Danos e proteção oxidativas em respostas ao estresse salino em plantas de cajueiro	65
4-DISCUSSÃO	71
4.1-Characterização fisiológica das plantas de cajueiro em respostas ao estresse salino	71
4.2-Alocação iônica (Na ⁺ e K ⁺) em plantas de cajueiro submetidas ao estresse salino	73
4.3- Mudanças fotossintéticas influenciadas pelos genótipos do enxerto e porta-enxerto associadas ao estresse salino	75
4.4-Danos e proteção oxidativas em respostas ao estresse salino em plantas de cajueiro	76
5-CONCLUSÕES	78
6-REFERÊNCIAS	79

CAPÍTULO I – REVISÃO DE LITERATURA

**DISTÚRBIOS METABÓLICOS E MECANISMOS DE PROTEÇÃO EM PLANTAS
SUBMETIDAS AO ESTRESSE SALINO**

1-REVISÃO DE LITERATURA

1.1-Salinidade no solo e água

A salinidade causada pelo excesso de sais na solução dos solos ocorre principalmente em regiões áridas e semiáridas do mundo, resultando em prejuízos para a agricultura. Esse problema tem levado ao abandono de terras agrícolas por produtores em perímetros irrigados do Nordeste brasileiro (PATEL et al., 2010). Essa adversidade climática, típica do ambiente semiárido, está em parte associada a baixa frequência de chuvas na região, o que tem sido intensificada por mudanças climáticas, além ao manejo inadequado da adubação e irrigação em áreas agrícolas, agravando a problemática da salinização dos solos. Esse cenário tem resultado em condições extremamente adversas ao cultivo rentável nessas áreas, devido aos distúrbios metabólicos ocasionado pela salinidade nas espécies agrícolas (FLOWERS, 2004; BARTELS e DINAKAR, 2013).

Com o crescimento das áreas agrícolas, com a elevada demanda por alimentos e de águas de boa qualidade, têm ocorrido a necessidade do uso de águas de qualidade inferior na agricultura. Esse crescimento ocorre principalmente em regiões semiáridas do mundo e do Brasil, onde a água de irrigação quase sempre possui concentração salina elevada, diminuindo sua qualidade, o que diminui e compromete a exploração agrícola (MALHASHI et al., 2008; CAVALCANTE et al., 2010). Diversos fatores possibilitam o acúmulo de sais em solos, como: drenagem deficiente, riqueza do material de origem, condições climáticas onde os índices de evapotranspiração superam os de precipitação (própria de regiões de clima árido e semiárido).

A adequada prática da irrigação é de fundamental importância para uma agricultura bem sucedida, mas em decorrência a isso, tem ocasionado áreas afetadas por sais em todo mundo. Devido ao avanço da irrigação nessas regiões em áreas de terras marginais, tem enriquecido o acúmulo de sais no solo, devido ao uso de águas de baixa qualidade, ocasionando sua degradação (RIBEIRO, 2010). Além desses fatores, o uso inapropriado de fertilizantes, tem ocasionado também os problemas relacionados com a salinidade, prejudicando assim a produtividade das culturas (CAVALVANTI et al., 2011).

Os efeitos negativos dos sais sobre o crescimento das plantas têm sido associados ao efeito osmótico, provocado pela diminuição do potencial hídrico de água no solo e pela restrição de absorção de água pelas raízes (OLIVEIRA et al., 2011). Originando-se desbalanço nutricional e toxicidade, prejudicando os processos metabólicos e fisiológicos, entre

eles, a fotossíntese (PAK et al., 2009). A salinidade causa sérios prejuízos às plantas, como desequilíbrio nutricional, causando redução na absorção de nutrientes essenciais, devido a disputa na absorção e transporte, e as alterações estruturais na membrana e inibição da atividade de várias enzimas do metabolismo (ARAGÃO et al., 2010).

Desse modo esses efeitos ocasionam à redução do crescimento e da produtividade das culturas que estão relacionados como: (1) alta concentração de Na^+ no solo reduz a disponibilidade de K^+ , Ca^{2+} e Mg^{2+} , ou quando o Na^+ desloca o Ca^{2+} ligado às membranas, alterando a sua integridade estrutural e funcional, ocorrendo desbalanço nutricional; (2) à toxidez por íons, quando o Na^+ , em altas concentrações na planta, interfere na estrutura e na função de algumas enzimas ou na função do K^+ ; (3) ao efeito osmótico, restringindo a absorção de água pelas raízes, sob baixo potencial hídrico da solução do solo, o que pode ocasionar queda no potencial de turgescência das células, comprometendo o crescimento e desenvolvimento das plantas (EPSTEIN; BLOOM, 2006).

Esses distúrbios metabólicos afetam negativamente a atividade fotossintética e capacidade produtiva das plantas, ocasionando redução no crescimento e no desenvolvimento dos vegetais, pela redução da área radicular e foliar (MUNNS e TESTER; 2008; DIAS & BLANCO, 2010; PINHEIRO et al., 2008; RIGON et al., 2012). De forma variada as plantas podem comportar de forma diferente aos limites de tolerância à salinidade, sendo que, dentro de uma mesma espécie pode haver variações entre genótipos, nos quais os efeitos podem variar entre as fases de crescimento e desenvolvimento (NEVES et al., 2008).

Os efeitos do estresse salino moderado limitam o crescimento e o desenvolvimento das plantas e a produtividade das culturas, e em casos extremos pode levar a morte da planta (SOBHANIAN et al., 2011). Geralmente, esse estresse desencadeia algumas reações comuns, que levam a desidratação celular com simultâneas alterações osmóticas, além de diminuição dos volumes citosólico e vacuolares (WANG et al., 2009). Provocando déficit hídrico na planta, reduzindo a taxa de fotossíntese e superexposição energética dos cloroplastos, ocasionando estresse oxidativo que acelera a produção de espécies reativas de oxigênio (EROS) e, posteriormente, altera o equilíbrio entre a formação e remoção dessas espécies, que tem um efeito negativo nas estruturas e metabolismo celulares (WANG et al., 2009; SOBHANIAN et al., 2011). Nessas condições com a reduzida fixação de CO_2 pode resultar em um aumento da relação $\text{NADPH}/\text{NADP}^+$ no estroma dos cloroplastos, devido ao menor uso de poder redutor (NADPH) associado com uma menor atividade do Ciclo de Calvin (FOYER et al., 2012).

As plantas apresentam sintomas de alterações causados pelos estresses, apresentando modificação no estado funcional das membranas dos tilacóides dos cloroplastos, alterando as características dos sinais de fluorescência, mensurados pelo rendimento quântico potencial (F_v/F_m), fluorescência inicial (F_0), máxima (F_m) e variável (F_v) da clorofila *a* (CHAUM; KIRMANEE, 2011; SILVA et al., 2011).

1.2-Distúrbios metabólicos induzidos pela salinidade em plantas

1.2.1-Relações hídricas e ajustamento osmótico

Um dos fatores mais limitantes para a produtividade das culturas é a seca, e os recursos hídricos para a agricultura são cada vez mais escassos. Algumas espécies de plantas quando submetidas ao déficit hídrico possui capacidade de ajustar osmoticamente suas células, em respostas fisiológicas (CHAVES et al., 2009). Esse ajuste pode ser conseguido pela adição de osmolitos, tais como: compostos orgânicos, aminoácidos (prolina), aminas (glicina e poliaminas) e uma variedade de açúcares e álcoois de açúcar (manitol, trealose e galactinol), diminuindo assim o potencial osmótico, mantendo potencial de água no solo e turgescência inalterados (VALLIYODAN; NGUYEN, 2006). A manutenção do ajustamento osmótico na pressão de turgescência positiva é de fundamental importância para que as plantas possam crescer em ambientes salinos. Portanto, as células devem possuir concentração total de soluto maior do que a da solução externa (BOYER, 2009).

Importante fator de mecanismos de tolerância ao sal em plantas em resposta adaptativas celulares, é um eficiente sistemas de eliminação de espécies reativas de oxigênio (EROs), como também a capacidade das células para ajustar osmoticamente (CHINNUSAMY et al., 2005). Esses solutos proporcionam inúmeros benefícios às plantas e são descritos como osmoprotetores, e proporcionam: (1) melhora no potencial osmótico da célula (2) efeitos positivos nos componentes e a integridade da membrana (3) manutenção da estrutura subcelular e turgescência celular plantas submetidas a condições estresse (SAKAMOTO e MURATA, 2002; ASHRAF e FOOLAD, 2007). Dentre os solutos osmóticos-protetores incluem a prolina e composto quartenário como a glicina betaína (BELKHEIRI e MULAS, 2011).

O declínio no turgor foliar, o déficit de pressão de vapor elevada e os sinais químicos gerados na raiz proporcionam o fechamento estomático, sendo este último comum a

salinidade e a seca, prejudicando o fornecimento de CO₂ a rubisco, o que aumenta da dissipação de energia no aparato fotossintético (CHAVES et al., 2009).

1.2.2-Homeostase iônica

A salinidade pode influenciar na realocação de íons, como Ca²⁺, K⁺ e Na⁺, criando uma nova homeostase. O estresse salino influencia severamente a homeostase do K⁺, devido à semelhança química com o Na⁺. Os sintomas de deficiência de K⁺ e a interrupção dos processos fisiológicos mediados pelo K⁺ tais como, síntese de proteínas e reação enzimática, é influenciada significativamente pela alta concentração de sódio. Adequada manutenção da relação Na⁺/K⁺ é fator primordial para sobrevivência de uma planta. Alterações na relação de Na⁺/K⁺ celular sob condições de salinidade, causa distúrbios, pela competição do Na⁺ com K⁺, para locais de captação localizados na membrana plasmática tais como transportadores NSCCs (canais de cátions não seletivos) e HKT_s (transportadores de potássio). O aumento do Na⁺, resulta na redução de K⁺ tornando-se termodinamicamente desfavorável, aumentando o efluxo de K⁺ através de canais fora de retificação. Além disso, o estresse salino altera a síntese de solutos compatíveis, que consome grande quantidade de adenosina-trifosfato (ATP), levando a inibição da absorção K⁺ de alta afinidade, o que resulta no aumento da relação Na⁺/K⁺ (SHABALA e CUIN, 2007; ADAMS e SHIN, 2014).

Sob estresse salino ocorre elevada concentração de Ca²⁺, que é lido por SOS3, um sensor de Ca²⁺ (Figura 1). Ativado esse sensor, a proteína SOS3 interage a proteína quinase SOS2 e o complexo SOS3-SOS2, ativando também proteína SOS1, que funciona como um transportador do tipo antiporte Na⁺/H⁺ localizado na membrana plasmática, estabelecendo assim a homeostase de Na⁺ nas células (KADER e LINDBERG, 2010). Esses sinalizadores, como os canais de cálcio, podem ser ativados por variações de pH induzidas pela atividade de SOSs (CHUNG et al., 2008), e esses sinais subjacentes se multiplicam em informações, evidenciando a complexidade da sinalização do estresse (KADER e LINDBERG, 2010). O Ca²⁺ citosólico está diretamente envolvido na homeostase de íons, como também participando de quase todas as respostas a estresse pela cascata MAPK (Mitogen-activated protein kinases), atuando no balanço entre a produção e remoção de EROs no estabelecimento da homeostase (PANG e WANG, 2008).

A homeostase de íons de K⁺ no citosol, tornou-se importante mecanismo de tolerância permitindo atividade de muitas enzimas citosólicas, regulação do volume celular e manutenção da integridade das membranas (MUNNS e TESTER, 2008). O potássio como

sendo uma macronutriente fundamental para planta e o cátion mais abundante, que pode compreender até 10% de matéria seca da planta. Sendo um cofator importante para muitos processos biossintéticos (MAATHUIS e PODAR, 2011).

As plantas podem sofrer efeito triplo, com elevados teores de sal do solo: desequilíbrio de íons, reduzida disponibilidade de nutrientes, ocasionando a seca fisiológica devido ao potencial hídrico reduzido (MUNNS e TESTER, 2008; RUIZ-LOZANO et al., 2012; PLAUT et al., 2013). Em ambientes salinos, as plantas removem quantidades excessivas de Na^+ no custo de K^+ , em que o cálcio é o motivo mais importante na luta entre o sódio e potássio. Pois o Ca^{2+} mantém transporte de K^+ e eliminando diretamente importação de sódio mediada por canais de íons não-seletivos. Muitas vezes as plantas cultivadas, no solo salino, tentam evitar o acúmulo de sal por mecanismos que realmente exclui o Na^+ e Cl^- a partir de raízes e parte aérea, enquanto ocorre a retomada da água pelo solo (MUNNS e TESTER, 2008).

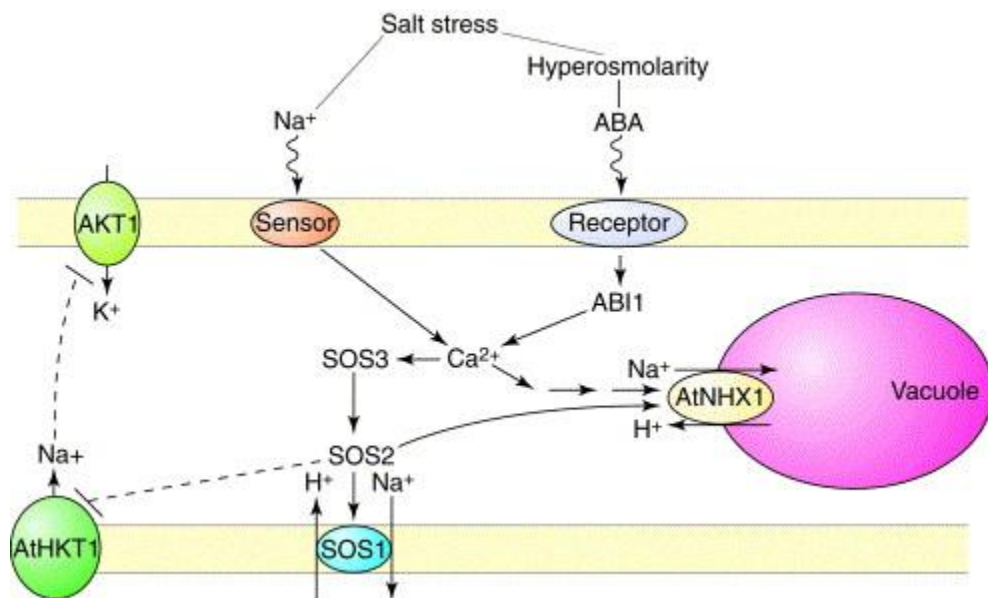


Figura 1. Modelo esquemático apresentando os principais transportadores de íons para manter baixa concentração de Na^+ no citosol celular sob salinidade. Pelo modelo proposto, as proteínas quinases SOS2 e SOS3, sensível ao Ca^{2+} , ativam tanto a proteína SOS1 como também a proteína NHX1, ambas envolvidas na exclusão de Na^+ (Adaptado de Zhu, 2003).

1.2.3-Eficiência Fotossintética

Os conhecimentos de como as plantas respondem a estresses abióticos como a seca e a salinidade é fundamental para desenvolvimento de culturas mais tolerantes e produtivas (MUNNS, 2002), já que as mesmas estão submetidas em condições de campo a ciclos de escassez hídrica durante seu crescimento e desenvolvimento. Além disso, solos salinos especialmente em regiões áridas e semiáridas são condições comuns no globo terrestre (CHAVES et al., 2009). Devido o aumento populacional mundial, as culturas agrícolas de importância econômica precisam possuir um melhor desempenho produtivo nestes ambientes (RAINES, 2011).

Os efeitos são mais nítidos em glicófitas e dependem da duração e da intensidade do estresse. Sob condições salinas as plantas sofrem inicialmente o efeito osmótico, e em seguida ocorre o efeito iônico e desbalanço nutricional que é atribuído à toxicidade pelo acúmulo de íons como o Na^+ e Cl^- em seus órgãos (APSE e BLUMWALD, 2007). Essa redução na absorção de água, e esses efeitos atribuídos à toxicidade iônica prejudicam processos primários essenciais ao crescimento e produtividade das culturas como a fotossíntese, primeiro processo a ser afetado nestas condições (FENG et al., 2014). Além disso, pigmentos responsáveis pela captação de energia luminosa como as clorofilas e carotenóides são também afetados pela salinidade (FENG et al., 2014; HUANG et al., 2015).

Existem diferenças fotossintéticas entre as plantas superiores pela variabilidade de ambientes e ecossistemas que os vegetais tiveram que explorar para sobrevivência (EVANS, 2013). São conhecidas nas plantas três vias fotossintéticas para fixação de carbono, as quais podem ser denominadas de plantas de metabolismo C3, C4 ou CAM (metabolismo ácido das crassuláceas) (YAMORI et al., 2014). Nestas três vias, exceto as suas particularidades, as diferentes espécies vegetais usam a enzima Rubisco para assimilação de CO_2 no ciclo de Calvin-Benson (GOWIK e WESTHOF, 2011). Esta enzima possui uma característica bifuncional, pode catalisar tanto a carboxilação como a oxigenação dependendo das condições ambientais (EVANS, 2013). A maioria das culturas de importância econômica são plantas C3 que o seu ciclo compreende três fases: carboxilação, redução e regeneração (BETTI et al., 2016).

A fase de carboxilação tem início pela ação da enzima Rubisco, que catalisa a carboxilação da ribulose-1,5-bifosfato (RuBP) com o CO_2 atmosférico, utilizando produtos das reações fotoquímicas ATP e NADPH (ASADA, 2006). O 3-PGA formado na reação é usado para formar as trioses fosfato, gliceraldeído fosfato (3-GP) e dihidroxicetona fosfato,

via duas reações que consomem energia (fase de redução). Na fase regenerativa, uma série de reações regeneram a molécula aceptora do CO₂ (RuBP) do ciclo a partir de trioses fosfatos. Os compostos de carbono produzidos nestas reações são essenciais para o crescimento e desenvolvimento das plantas.

Um processo que compete com a fotossíntese e representa uma significativa perda de carbono que restringe o crescimento é a fotorrespiração (FOYER et al., 2009). O estresse salino juntamente com outras condições ambientais restritivas para fotossíntese favorece a oxigenação da Rubisco e o aumento da via fotorrespiratória (VOSS et al., 2013). Esse aumento da fotorrespiração é consequência da limitação estomática, devido o fechamento estomático que reduz a fixação de CO₂ e favorece o consumo do oxigênio, além de diminuir a transpiração. Outro efeito negativo na fotossíntese imposta pela salinidade é a limitação de natureza metabólica, resultado do acúmulo da concentração de Na⁺ e Cl⁻ em folhas (MUNNS et al., 2006).

Existe uma similaridade química grande entre K⁺ e Na⁺ juntamente com a falta de seletividade pelas células das raízes a estes íons o que pode induzir a absorção e acúmulo de Na⁺ (BENITO et al., 2014). Um maior acúmulo de Na⁺ restringe a absorção de K⁺, um macronutriente essencial para inúmeros processos fisiológicos dentro os quais podemos citar a regulação da abertura estomática, estritamente relacionada com a performance da fotossíntese. Dos mecanismos relacionados com a tolerância ao estresse salino, a capacidade de distribuição e de exclusão de íons tóxicos (Na⁺ e Cl⁻) dos tecidos é considerada de fundamental importância para a caracterização da resistência ao estresse em espécies e/ou genótipos de interesse (PARANYCHIANAKIS e ANGELAKIS, 2008; MUNNS et al., 2012). A eficiência desses mecanismos de distribuição e exclusão iônica em condições de salinidade pode levar a uma restrição do excesso de íons tóxicos, o que ocorre associado com uma adequada nutrição potássica, considerada essencial para a manutenção de uma homeostase K⁺/Na⁺ em meios salinizados (APSE e BLUMWALD, 2007).

Além de distúrbios associados à toxicidade iônica em plantas expostas a salinidade, estudos também têm demonstrado que o estresse salino pode levar a ocorrência de danos oxidativos, causando intensa peroxidação de lipídios de membranas e consequente morte de células e tecidos (MAIA et al., 2010). Esses danos oxidativos apesar de ter ocorrido em raiz, pode também ocorrer em tecidos fotossinteticamente ativos como folhas. A redução fotossintética pelo estresse salino pode levar ao desvio de elétrons para o oxigênio molecular levando a formação de espécies reativas de oxigênio (EROs) e pode aumentar a atividade de

enzimas que atuam na proteção oxidativa como a dismutase de superóxido (SOD), catalase (CAT) e peroxidase do ascorbato (APX) (MOLLER, 2007).

EROs são radicais livres do oxigênio produzidos como subprodutos normais de reações de oxidação-redução (reações redox), em vários processos metabólicos (H_2O_2 não é um radical). Essas moléculas podem ser geradas como resultado de excitação, formando oxigênio singlete (1O_2), ou de sucessivas adições de elétrons ao oxigênio molecular O_2 formando as espécies reativas de oxigênio (GILL e TUTEJA, 2010; SHARMA et al., 2012; BARBOSA et al., 2014). Quando seus níveis são baixos, são conhecidos também por atuarem como moléculas de sinalização importantes (FOYER e NOCTOR, 2003).

Das EROs formados o radical superóxido é formado na etapa fotoquímica da fotossíntese na cadeia transportadora de elétrons (CTE) no fotossistema I (PSI) pelo desvio de elétrons quando a quantidade de fótons excede a capacidade para fixar o CO_2 (ASADA, 2006; TAKASHI e BAGDER, 2011). A SOD é a primeira linha de defesa contra este radical, atua dismutando o superóxido em H_2O_2 e oxigênio. Em sequência as peroxidases compostas pela CAT-APX e também a POX atuam promovendo a quebra do H_2O_2 em oxigênio e água e assim mantendo a homeostase redox no sistema (MITTLER, 2002; SHIGEOKA et al., 2002; ZHANG et al., 2016; MAIA et al., 2012 e 2013). Recentes estudos tem sugerido que o aumento da capacidade antioxidante é uma importante característica que é associada à tolerância das culturas a estresses abióticos como a salinidade (FERREIRA-SILVA et al., 2012).

1.2.4-Modulação fotorrespiratória

As plantas são expostas a um grande número de estresses abióticos devido ao seu estilo de vida incapaz de locomover-se (SUZUKI et al., 2014). Destes fatores, a seca, calor, alta luminosidade e salinidade promovem impactos negativos no metabolismo vegetal restringindo a produção e qualidade das culturas em diversas partes do mundo (WANG e FREY, 2011). Nas regiões áridas e semiáridas, a salinidade é o maior fator ambiental que limita o crescimento e o rendimento das culturas. O crescente aumento da demanda por alimentos tem levado há uma expansão da agricultura nestas áreas com um uso intensivo da irrigação, ocasionado salinização destas áreas. Este processo é o resultado do desbalanço entre a água aplicada no solo e a usada pelas culturas na transpiração (CHAVES et al., 2009).

O conhecimento de como as plantas responde a salinidade é fundamental para uma melhor performance das culturas nestes ambientes salinos, que futuramente ocorrerá um

aumento das regiões áridas e semiáridas devido às mudanças climáticas (IPCC, 2007). Nas plantas, vários processos fisiológicos e bioquímicos são afetados pelo estresse salino, incluindo a fotossíntese (FENG et al., 2014), metabolismo de lipídios e oxidação de proteínas (FERREIRA-SILVA et al., 2012) e conteúdos de clorofilas e carotenóides (FENG et al., 2014; HUANG et al., 2015). Entretanto, a resposta das plantas ao estresse salino depende da espécie e os sintomas são mais notados em glicófitas (MUNNS et al., 2006). Sob condições normais, as plantas utilizam a energia luminosa na forma de fótons para impulsionar as reações fotoquímicas da fotossíntese. Com a oxidação da molécula de água no PSII, tem início o fluxo de elétrons que gera energia (ATP) e poder redutor (NADPH) para fixação do CO₂ no Ciclo de Calvin (ASADA, 2006; TAKASHI e MURATA, 2008).

A limitação na assimilação de CO₂ pelo ciclo de Calvin imposta pela salinidade pode levar a uma redução no principal aceptor de elétrons (NADP⁺) oriundos da oxidação da molécula de água no fotossistema II (PSII) na cadeia transportadora de elétrons. Essa redução de NADP⁺ leva ao desvio de elétrons para o oxigênio molecular, produzindo espécies reativas de oxigênio (EROs) (FOYER e NOCTOR, 2000; TAKASHI e BAGDER, 2011). Em todas as plantas, a fotorrespiração pode atuar como rota alternativa de elétrons prevenindo e regulando a produção de EROs fazendo parte das respostas adaptativa a salinidade (VOSS, et al., 2013). Apesar deste benefício, esta via metabólica tem sido reconhecida como a maior geradora de peróxido de hidrogênio (H₂O₂), uma espécie reativa de oxigênio que quando produzida em excesso pode ocasionar dano oxidativo em moléculas importantes como DNA, lipídios e proteínas (FOYER e NOCTOR, 2003; MOLLER, 2007).

A fotorrespiração tem início com a oxigenação da enzima bifuncional Rubisco (carboxilase/oxigenase). Nos cloroplastos a reação do O₂ com a ribulose 1,5 bifosfato (RuBP), que é catalisada pela atividade de oxigenase da ribulose 1,5 bifosfato carboxilase/oxigenase (WINGLER et al., 2000; BAWUER et al., 2010). Como produtos dessa reação do O₂ com a RuBP, ocorre a produção de uma molécula de 3-fosfoglicerato e uma de 2-fosfoglicolato. A molécula de 3-fosfoglicerato é incorporada ao ciclo de Calvin para regenerar o açúcar (RuBP) (PETERHANSEL e MAURINO, 2011). No entanto, o 2-fosfoglicolato não pode ser incorporado neste ciclo. Dessa forma ocorre a defosforilação do 2-fosfoglicolato no cloroplasto que a leva a produção do glicolato o qual é transportado para o peroxissomo, onde é oxidado a glioxilato (EISENHUT, et al., 2014). A oxidação do glicolato à glioxilato nos peroxissomos é uma reação catalisada pela enzima oxidase do glicolato (GO; EC, 1.1.3.15), uma proteína que contém a flavina adenina mononucleotídeo (FMN) como cofator (ZELITCH

e OCHOA, 1953). Essa enzima está localizada nos peroxissomos, onde realiza um passo essencial no funcionamento do ciclo fotorrespiratório (RIO et al., 2006).

A fotorrespiração há décadas tem sido alvo de muitas pesquisas visando o aumento da produtividade das culturas com foco em maneiras de abolir esta via porque desperdiça carbono e limita a fotossíntese (OGREN, 1984). Nenhum resultado satisfatório foi encontrado quanto ao aumento da produtividade, mas sim uma presença do fenótipo fotorrespiratório nas plantas (QUEVAL et al., 2007; XU et al., 2009). Todavia, quando se buscou tolerar a fotorrespiração e diminuir apenas o fluxo desta via, resultados animadores foram encontrados (KEBEISH et al., 2007; NOLKE et al., 2014; DALAL et al., 2015).

Esses recentes resultados têm sugerido a importância da fotorrespiração como processo necessário para o metabolismo vegetal e também tem sido reconhecida por interagir com outras vias, como o metabolismo do nitrogênio e a respiração (BAUWE et al., 2010). Alguns estudos têm dado contribuições importantes sobre o conhecimento e relação desta via metabólica com a fotossíntese (XU et al., 2009). Apesar das inúmeras pesquisas, o conhecimento sobre a fotorrespiração ainda é muito fragmentado (BETTI et al., 2016; TIMM et al., 2016).

No meio científico, há muitas discussões sobre os benefícios e malefícios desta via. Dos benefícios que são amplamente citados na literatura, a atuação como uma rota alternativa de elétrons para proteção do aparato fotossintético é bem conhecida em resposta a estresses abióticos como a salinidade (VOSS et al., 2013). Em halófitas, plantas tolerantes a salinidade, são grandes excretoras de sal por glândulas (FLOWERS et al., 2015), o aumento da fotorrespiração faz parte da resposta adaptativa nestas condições (YU et al., 2011).

Em estudo recente com *Puccinellia tenuiflora*, uma halófito, os dados têm mostrado que o aumento dos mecanismos de eliminação das espécies reativas de oxigênio está também incluído nestas respostas o aumento da fotorrespiração sob moderada salinidade, principalmente porque a salinidade diminui a disponibilidade de água e assimilação de CO₂. Na literatura, o aumento das taxas de glicina e serina, aminoácidos produzidos na mitocôndria durante a fotorrespiração, e o glioxilato, são marcadores que indicam aumento da via fotorrespiratória (FAHNENSTICH et al., 2008).

1.3-Alterações no metabolismo foto-oxidativo

1.3.1-Produção de EROs na célula vegetal

As células vegetais produzem uma diversidade de EROs, durante o metabolismo fotossintético e respiratório normal. A produção dessas espécies aumenta demasiadamente quando as plantas estão sob condições de estresse (CHOUDHURY et al., 2016). Essas espécies, contendo oxigênio e sendo moléculas quimicamente reativas, podem reagir com DNA, lipídios, proteínas, aumentando a fuga de elétrons, causando senescência e morte celular (SHARMA e DAVIS, 1997; DIETZ, 2016), ocorrendo principalmente em mitocôndrias, cloroplastos e peroxissomos (Figura 2) (BHATTACHARJEE, 2010; KARUPPANAPANDIAN et al., 2011). Efeitos extremamente nocivos ocorrem com a acumulação excessiva dessas EROs (GECHEV et al., 2006 ; SHARMA et al., 2012), diante disso as plantas desenvolveram sistemas de defesa eficiente, envolvendo moléculas antioxidantes, protegendo de danos oxidativos, balanceando a produção e eliminação dessas espécies (GECHEV et al., 2006 ; WRZACZEK et al., 2013).

As principais EROs são oxigênio singlete (1O_2), radical hidroxil (OH^\cdot), peróxido de hidrogênio (H_2O_2) e ânion superóxido ($O_2^{\cdot-}$) estando diretamente envolvidos nos processos biológicos das plantas. Acredita-se que as mitocôndrias sejam uma verdadeira fábrica de produção de EROs (VANLERBERGHE, 2013). Como também os cloroplastos por ser um importante local de produção dessas espécies (HIDEG et al., 2006). Todas essas espécies reativas de oxigênio são formadas no decorrer das reações de transporte de elétrons na respiração e fotossíntese (DAS et al., 2015).

Apesar dos cloroplastos suprir células fotossintetizantes com energia, eles produzem quantidade significativa de EROs, em resposta a várias mudanças ambientais, que afeta diretamente a expressão do gene celular (LEE et al., 2007; SHAPIGUZOV et al., 2012; SIERLA et al., 2013; VOSS et al., 2013). A produção dessas espécies pode ser induzida pela baixa concentração de CO_2 , em resposta ao fechamento estomático, resultante de condições adversas como temperatura elevada, salinidade e déficit hídrico (DABROWSKA et al., 2007). Com a deficiência de CO_2 no ciclo de Calvin, ocorre diminuição da oxidação do NADPH. Fazendo com que o elétron da ferredoxina reduzida que seria transferido para o NADP vai para o O_2 , formando o $O_2^{\cdot-}$ (AHMAD et al., 2008).

Cada tipo de EROs possui suas propriedades químicas distintas e seus sistemas de produção e eliminação necessita de ativação específica (MØLLER et al., 2007). Iniciando uma comunicação com componentes de sinalização apoplásticas, várias proteínas redox-

sensíveis, quinases citosólicas, fosfatases e fatores de transcrição, todos envolvidos diretamente para crescimento e desenvolvimento das plantas, em respostas as diferentes estresses ambientais (FOYER e NOCTOR, 2013 ; WRZACZEK et al., 2013)

Para manutenção adequada no controle dos níveis de EROs, as plantas desenvolveram algumas mecanismos de balanceamento dessas espécies que é regulada por sistemas enzimáticos e não enzimáticos (APEL e HIRT, 2004 ; MITTLER et al., 2011). Através de mecanismos que desencadeia redes de sinalização diferentes, esse equilíbrio permite rápidas e dinâmicas mudanças na concentração de EROs, que pode depender de diversos fatores, como: intensidade e duração do sinal, local de produção de EROs, o estágio de desenvolvimento da planta, a concentração local destes radicais, identidade química de EROs e interação com outras moléculas de sinalização (GECHEV et al., 2006; VELLOSILO et al., 2010; MITTLER et al., 2011; CHAUDHURI et al., 2013; BAXTER et al., 2014; MOR et al., 2015).

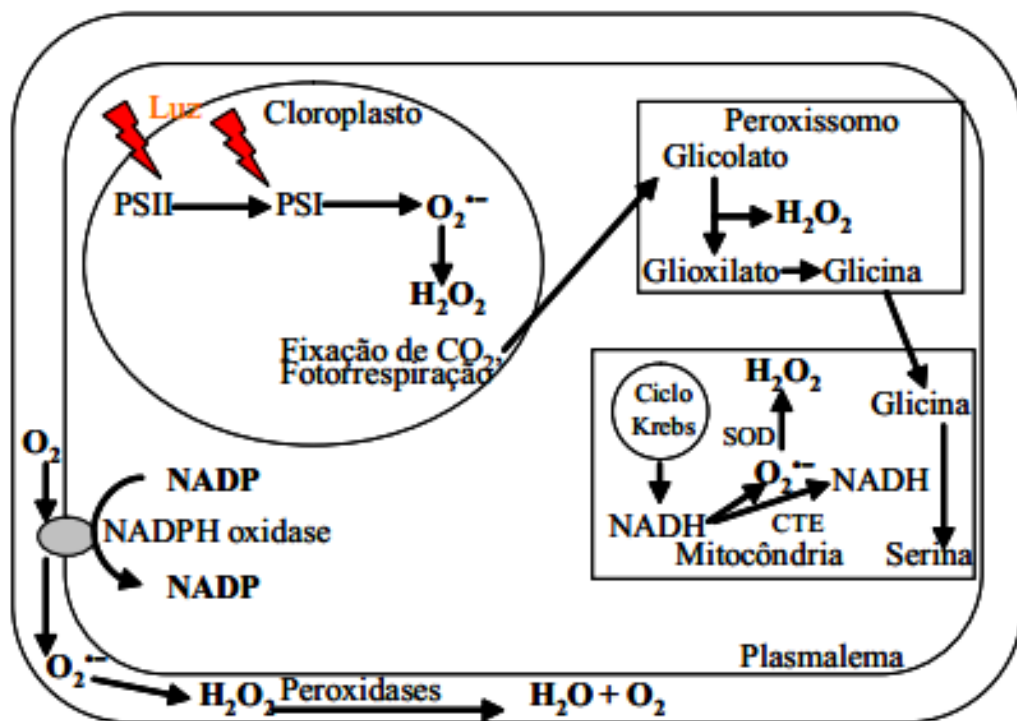


Figura 2. Principais locais de produção de espécies reativas de oxigênio (EROs) em células vegetais fotossintéticas (Adaptado de Slesak et al., 2007).

1.3.2 - Danos oxidativos

As espécies reativas de oxigênio, como o 1O_2 , OH^\cdot , H_2O_2 e $O_2^{\cdot-}$ estão diretamente envolvidas na indução de estresse oxidativo, causando danos em proteínas, peroxidação de lipídios e efeitos danosos no DNA (APEL e HIRT, 2004). Esse estresse ocorre quando há

uma desordem entre os mecanismos de produção e eliminação dessas espécies reativas (PEREZ e BROWN, 2014). Altas concentrações de EROs tem efeito negativo sobre as plantas, embora que em concentrações determinadas essas espécies podem desempenhar papel importante na sinalização celular. O que pode criar um ambiente oxidativo que afeta diretamente o equilíbrio redox da célula, causando inúmeras consequências que afeta as funções celulares e vias de sinalização celular que regulam a divisão celular (CHIU e DAWES, 2012). Esses danos oxidativos são comuns em plantas expostas a estresses abióticos de seca, salinidade e temperaturas elevadas, condições comumente encontradas na agricultura (GILL e TUTEJA, 2010).

Umas das espécies reativas de oxigênio com meia-vida relativamente longa (1 ms) é o peróxido de hidrogênio (H_2O_2), com tamanho que permite-lhe permear membranas celulares e migrar em diferentes compartimentos. Desse modo, atuando como mensageiro de condição de estresse e danos. O peróxido possui efeito danoso, por participar da reação formadora de OH^\bullet , que é um oxidante mais reativo das EROs, além de ser capaz de inativar enzimas por oxidação de seus grupos tiol (GADJEV et al., 2008; KARUPPANAPANDIAN et al., 2011). O H_2O_2 também funciona como molécula de sinalização em plantas ligada na regulação da expressão gênica causada pelos estresses abióticos (NEILL et al., 2002). Podendo induzir fechamento estomático (DESIKAN et al., 2004).

1.3.3-Sistema de proteção oxidativo

As plantas desenvolveram muitos mecanismos de defesa para aumentar a sua tolerância e sobrevivência a ambiente em condições extremas. Dentre esses mecanismos está a tolerância aos estresses, que necessita ser ativado por atividades metabólicas, que inclui as vias antioxidantes e os sistemas de eliminação de EROs, contribuindo para o crescimento da planta sob estresse (EL-MASHAD e MOHAMED, 2012). Apesar disso, é bem admitido que as EROs não possuem apenas efeito deletério, mas também são componente chave para muitos processos fundamentais, como alterações da modulação da atividade da proteína, resposta ao ambiente, fechamento dos estômatos e expressão do gene (MØLLER et al., 2007; APEL et al., 2004).

As EROs são subprodutos normais do metabolismo aeróbico celular e em baixas concentrações participam de eventos celulares necessários ao desenvolvimento normal das plantas (FOYER, et al., 2008). Esse nível não tóxico de EROs na célula, o qual é compatível com processos de sinalização, é mantido por um eficiente equilíbrio entre os mecanismos de

produção e de remoção (CHOUDHURY, et al.,2016). Assim, a célula vegetal deve dispor de sistemas antioxidante capazes de proteger dos eventuais danos que possam comprometer o desenvolvimento vegetal quando ocorre excesso da produção de EROs (MITTLER, 2002). Diante disso, uma execução bem ajustada e equilibrada é fundamental para a permanência das plantas sob estresses abióticos. Como fundamentada, os sistemas antioxidantes são alterados sob estresse salino, e maior capacidade antioxidante se associa diretamente com a tolerância ao sal (MISHRA et al, 2013).

1.3.3.1-Sistema enzimático

O complexo sistema de defesa das plantas envolve mecanismos enzimáticos e não enzimáticos, que atua na proteção oxidativa na célula vegetal (FOYER e NOCTOR, 2005). Os sistemas de proteção enzimáticos atuam como barreiras fisiológicas para eliminar os radicais livres, que inclui a atividade superóxido dismutase (SOD), peroxidases ascorbato (APX), catalases (CAT), peroxidase de fenóis (POX), (BONNEFOY et al., 2002). A atuação conjunta destas enzimas, nos diferentes compartimentos celulares, faz com que ocorra um equilíbrio entre a taxa de formação e remoção dessas espécies reativas de oxigênio, mantendo os níveis de (H_2O_2) ideais para sinalização celular (MUNNS e TESTER, 2008).

A primeira linha de defesa contra as EROs, são as SODs, que atua catalisando a dismutação do superóxido ($O_2^{\cdot -}$), gerando H_2O_2 e O_2 . Participando da modulação dos níveis de H_2O_2 em cloroplastos, mitocôndrias, citosol e peroxissomos (MITTLER, 2002; BHATTACHARJEE, 2010). As SODs podem ser classificadas de acordo com seus cofatores metálicos: cobre e zinco (Cu/Zn-SOD), manganês (Mn-SOD) e ferro (Fe-SOD). As Cu/Zn-SOD encontram-se no citoplasma, as Mn-SOD nas mitocôndrias e peroxissomos das células eucariotas e Fe-SOD nos cloroplastos (GILL e TUJETA, 2010).

Existem duas enzimas mais importantes dentre os processos de desintoxicação do H_2O_2 , é a peroxidase ascorbato (APX) e a catalase (CAT), (BHATT e TRIPATHI, 2011). Elas agem na remoção do peróxido diferindo apenas quanto à localização e pela APX utilizar o ascorbato como redutor (SHIGEOKA et al., 2002). A APX é uma heme-proteína, caracterizada por ser da família das peroxidase da classe I, possuindo diferentes formas isoenzimáticas. Essas isoformas podem ser encontradas em citosol, nas mitocôndrias, nos peroxissomos, em cloroplastos e parede celular (DABROWSKA et al., 2007; DE GARA, 2004). A APX possui alta afinidade com o peróxido, com constante de Michaelis-Menten (KM) na ordem de μM , permitindo a eliminação do H_2O_2 mesmo em concentrações muito

baixas (LOCATO et al., 2010; SHARMA et al., 2012). Fazendo parte no ciclo ascorbato-glutationa, no qual o H_2O_2 formado pela ação da SOD é reduzido pelo ascorbato, ocorrendo nos cloroplastos e mitocôndrias (MITTLER, 2002; LOCATO et al., 2010).

1.3.3.2-Sistema não enzimático

O sistema de defesa não enzimático inclui moléculas de ascorbato (ASC), glutathione (GSH), tocoferol, alcaloide, carotenóides e flavonóides (APEL e HIRT, 2004; HERNÁNDEZ et al., 2009). As concentrações da atividade de enzimas de biossíntese de GSH e GSH aumentam em resposta aos estresses que estão sendo submetidos. Essas enzimas desempenham um importante papel na eliminação do H_2O_2 operando nos cloroplastos e citosol, fazendo parte do ciclo ascorbato-glutationa (NOCTOR et al., 2002).

Nesse sistema o ascorbato é utilizado pela APX para converter H_2O_2 em água. No entanto, o ascorbato faz a remoção do H_2O_2 , podendo ocasionar mudanças no seu estado redox modificando o movimento estomático (ZHANG et al., 2001). O funcionamento do ciclo ascorbato-glutationa é crucial para manter as formas ativas reduzidas de ASC e GSH em níveis ideais, para manter o potencial redox ajustado, participando assim da desintoxicação das EROs (MUNNE-BOSCH, 2005; POTTERS et al., 2010).

Durante a remoção das EROs no ciclo ASC-GSH, o ASC é oxidado para monodehidroascorbato (MDHA) que é desprotonado em ASC e ácido dehidroascórbico (DHA), (Figura 3). Em seguida o ASC oxidado é reciclado para sua forma reduzida, onde a atividade da monodehidroascorbato redutase (MDHAR) é essencial para realizar a regeneração dependente de NADPH de ASC e MDHA (ANJUM et al., 2014). A glutathione redutase (GR) catalisa a redução da GSH oxidada (GSSG) para sua forma reduzida (GSH) com a oxidação simultâneo de NADPH. Dessa forma, ajudando a manter o equilíbrio redox celular essencial na sinalização sob estresse (ANJUM et al., 2012; GILL e TUTEJA, 2010).

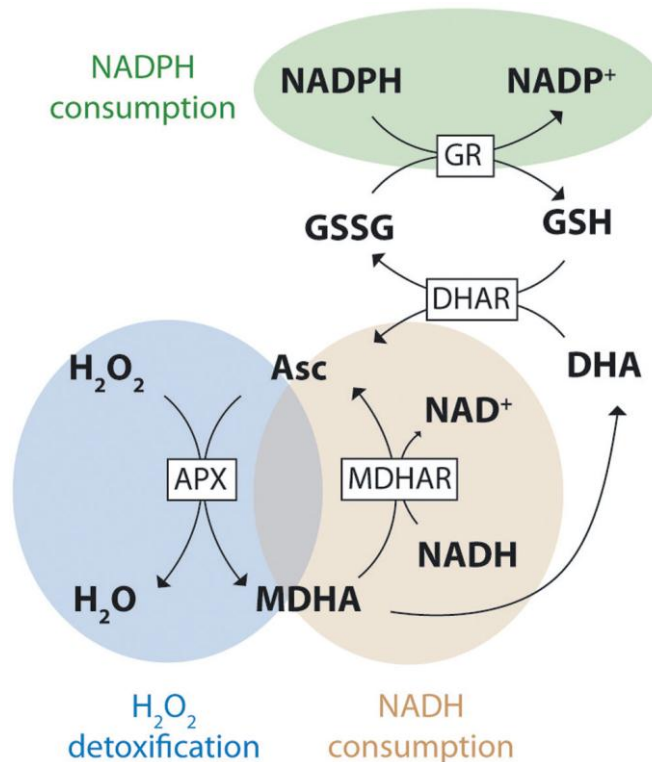


Figura 3. Esquema geral mostrando o ciclo do ascorbato-glutationa na célula vegetal. APX: Peroxidases de ascorbato; MDHA: Redutase de monodehidroascorbato; DHAR: Redutase de dehidroascorbato; GR: Redutase de glutatona. (Adaptado de Gest, 2013).

1.4 - O modelo vegetal e papel da enxertia na tolerância a salinidade

O cajueiro (*Anacardium occidentale* L.) é uma espécie amplamente cultivada no Semiárido Nordeste e representa uma importante fonte de emprego e renda nos estados do Ceará, Piauí e Rio Grande do Norte, os quais são localizados em áreas sujeitas à salinização dos solos e da água. Apesar de o cajueiro ser cultivado em condições semiáridas e apresentar resistência moderada à salinidade, diversos estudos demonstram que o estresse salino afeta severamente as fases de germinação (VOIGT et al., 2009), crescimento inicial (FERREIRA-SILVA et al., 2008), enxertia (BEZERRA et al., 2002) e prefloração (CARNEIRO et al., 2007), além de induzir distúrbios metabólicos relacionados à mobilização de reservas (VOIGT et al., 2009), à fotossíntese (BEZERRA et al., 2007), ao metabolismo do nitrogênio (VIÉGAS et al., 2004) e à homeostase iônica (VIÉGAS et al., 2001).

A produção de várias culturas é reduzida severamente devido à salinização do solo. Dos 1,5 bilhões de hectares cultivados, cerca de 5% ou 77 milhões de hectares são afetados pela salinização (MUNNS e TESTER, 2008). Muitos são os tipos de estresses que os vegetais podem enfrentar, como oscilações drásticas de temperatura, umidade, radiação solar, ataque

de pestes ou patógenos, salinidade, dentre outros. As plantas conseguem mudar a constituição de compostos moleculares, como um mecanismo de resposta a fatores ambientais e muitas dessas alterações estão diretamente relacionadas com a proteção. Para sobreviver, durante sua evolução, os vegetais desenvolveram mecanismos de resposta contra danos e doenças que, quando acionados, reconhecem a agressão. (SHEWRY e LUCAS, 1997; DE WIT, 2007).

A salinidade é um dos estresses abióticos que mais limitam a produção agrícola, em razão de seus efeitos no crescimento e desenvolvimento vegetal, os quais podem ser de natureza iônica e/ou osmótica (HASEGAWA et al., 2000). Os efeitos iônicos resultam da elevada absorção de íons, especialmente Na^+ e Cl^- que alteram a homeostase da célula quando em altas concentrações, enquanto os efeitos osmóticos, decorrentes da redução do potencial hídrico do meio de crescimento, acarretam a diminuição da disponibilidade de água para a semente, plântula ou planta (HASEGAWA et al., 2000; ZHU, 2003).

Na região semiárida aproximadamente 30% dos perímetros irrigados se encontram com problemas de salinidade dos solos (LOPES et al., 2008), ocasionada muitas vezes pela falta de drenagem (natural e/ou artificial), manejo inadequado da irrigação e água de qualidade inferior, contribuindo para a salinização e/ou sodificação dos solos, comprometendo o desenvolvimento de várias culturas (LEITE et al., 2010).

Nestas regiões, a salinidade do solo é aumentada por fatores climáticos, como altas temperaturas, baixa pluviosidade e intensa evaporação, além de irrigação e adubação inadequadas (AMORIM et al., 2002; SMITH et al., 2009). Os relatos têm demonstrado que o estresse salino afeta drasticamente o balanço nutricional do cajueiro, ocorrendo um forte acúmulo dos íons Na^+ e Cl^- em todos os órgãos da planta e promovendo significativa redução do conteúdo de potássio radicular da espécie (ALVES et al., 2008). Esse efeito tóxico do NaCl é atribuído em parte ao desequilíbrio de aquisição de nutrientes pelas raízes, um distúrbio fisiológico em plantas sob salinidade que apesar de exaustivamente estudado ainda é pouco caracterizado (HALPERIN e LYNCH, 2003).

O excesso de sais pode perturbar as funções fisiológicas e bioquímicas das plantas, causando estresse osmótico, o que resulta em distúrbios das relações hídricas, alterações na absorção e utilização de nutrientes essenciais além do acúmulo de íons tóxicos. Entretanto, as respostas das plantas a salinidade são complexas e de difícil compreensão por envolverem vários genes e diversos mecanismos fisiológicos e bioquímicos (HASEGAWA et al., 2000).

A cajucultura moderna utiliza plantas de cajueiro obtidas principalmente a partir de mudas enxertadas (propagação assexuada). Porém, ao contrário das outras frutíferas

exploradas comercialmente, as mudas cultivadas de cajueiro anão precoce são produzidas a partir da enxertia empregando poucos tipos de porta-enxerto, sendo o clone CCP 06 aquele utilizado em maior escala. Algumas pesquisas sobre enxertia utilizando certos tipos de clones de cajueiro não demonstraram efeitos contrastantes nas mudas enxertadas que pudessem ser atribuídos ao tipo de porta-enxerto, envolvendo variáveis relacionadas com a variação de crescimento ou incompatibilidade genotípica entre porta-enxerto e enxerto (Barros et al., 2000). Apesar disso, alguns estudos já demonstraram a existência de variabilidade genética, entre alguns genótipos de cajueiro, em relação a caracteres bioquímicos e fisiológicos envolvidos na resistência a salinidade (FERREIRA-SILVA et al., 2009, FERREIRA-SILVA et al., 2010, PONTE et al., 2011).

Possibilidade para obtenção de materiais mais resistentes (plantas enxertadas de cajueiro) à salinidade, em relação à fotossíntese e certos processos metabólicos, poderia ser a combinação de enxertos (parte aérea) com porta-enxertos que apresentem melhor capacidade fotossintética em condições salinas. Embora ainda preliminares, esse tipo de estudo sugere a necessidade de pesquisas visando uma melhor caracterização desses marcadores metabólicos envolvidos com processos fisiológicos chave para a produção vegetal em condições de estresses abióticos, como uma melhor eficiência fotossintética e proteção foto-oxidativa.

Dessa maneira tentando ajudar a realidade da nossa região semiárida, o cajueiro pode vir a se encaixar como um modelo vegetal em estudos fisiológicos, já tendo sido explorado em alguns trabalhos quanto a sua tolerância à salinidade (MATOS et al., 2003; FERREIRA-SILVA et al., 2011; PONTE et al., 2011) assim como em trabalhos técnicos do programa de melhoramento desenvolvido pela EMBRAPA, que investiu no desenvolvimento do cajueiro anão precoce, obtendo cultivares mais produtivas em diversos ambientes (CRISÓSTOMO et al., 2002).

As folhas de cajueiro têm um eficiente mecanismo antioxidante sob estresse salino, aparentemente mais eficaz na prevenção da peroxidação lipídica e na acumulação de H_2O_2 , apresentando também uma manutenção da atividade da SOD em concerto com a estimulação da atividade da enzima catalase (FERREIRA-SILVA et al., 2012). Outros resultados também indicam que a temperatura elevada é aparentemente necessária para auto regulação da defesa oxidativa em plantas de cajueiro sob estresse salino (FERREIRA-SILVA et al., 2011).

Com estudos fisiológicos sobre o comportamento desta espécie no semiárido poderemos entender o funcionamento destes mecanismos, podendo maximizar suas respostas. Pensando nisso, tentado entender o comportamento dessa espécie, sobretudo ao se tentar atenuar os

efeitos do estresse salino, bem como descobrir a combinação de enxertos (parte aérea) com porta-enxertos que apresentem melhor capacidade fotossintética em condições salinas, obtendo plantas mais resistentes as condições desfavoráveis de clima e solos.

2-REFERÊNCIAS

- ADAMS, E.; SHIN R.; Transport, signaling, and homeostasis of potassium and sodium in plants. **Plant Biology**, v. 56, p. 231-249, 2014.
- AHMAD, P. Reactive oxygen species, antioxidants and signaling in plants. **Journal of Plant Biology**, v. 51, p. 167-173, 2008.
- ALVES, F.A.L.; SILVA, S.L.F.; SILVA, E.N.; SILVEIRA, J.A.G. Clones de cajueiro-anão precoce expostos ao estresse salino e ao acúmulo de potássio e sódio. **Revista Ciência Agronômica**, v. 39, p. 422-428, 2008.
- AMORIM, J. R. DE A.; FERNANDES, P. D.; GHEYI, H. R.; AZEVEDO, N. C. de. Efeito da salinidade e modo de aplicação da água de irrigação no crescimento e produção de alho. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 37, p.167-176, 2002.
- ANJUM NA, AHMAD I, MOHMOOD I, PACHECO M, DUARTE AC et al. Modulation of glutathione and its related enzymes in plants' responses to toxic metals and metalloids - a review. **Environmental Experimental Botany**, v. 75, p. 307-324, 2012.
- ANJUM NA, GILL SS, GILL R, HASANUZZAMAN M, DUARTE AC et al (2014) Metal/metalloid stress tolerance in plants: role of ascorbate, its redox couple and associated enzymes. **Protoplasma**, v. 251, p. 1265-1283, 2014.
- APEL K, HIRT H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. **Annual Review of Plant Biology**, v. 55, p. 373-399, 2004.
- APSE, M. P.; BLUMWALD, E. Na⁺ transport in plants. **FEBS Letters**, v. 581, p. 2247-2254, 2007.
- ARAGÃO, R. M.; SILVEIRA, J. A. G.; SILVA, E. N.; LOBO, A. K. M.; DUTRA, A. T. B. Absorção, fluxo no xilema e assimilação do nitrato em feijão-caupi submetido à salinidade. **Revista Ciência Agronômica**, v. 14, p. 100-106, 2010.
- ASADA, K. Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions. **Plant Physiology**, v. 141, p. 391-396, 2006.
- ASHRAF M, FOOLAD MR. Roles of glycinebetaine and proline in improving plant abiotic stress tolerance. **Environmental Experimental Botany**, v. 59, p. 206-216, 2007.
- BARBOSA, M. R.; SILVA, M. M. A.; WILLADINO, L.; ULISSES, C.; CAMARA, T. R. Geração e desintoxicação enzimática de espécies reativas de oxigênio em plantas. **Ciência Rural, Santa Maria**, v. 44, p. 453-460, 2014.
- BARTELS, D., DINAKAR, C. Balancing salinity stress responses in halophytes and non-halophytes: a comparison between *Thellungiella* and *Arabidopsis thaliana*. **Functional Plant Biology**, v. 40, p. 819-831, 2013.
- BAUWE, H.; HAGEMANN, M.; FERNIE, A. R. Photorespiration: players, partners and origin. **Trends in Plant Science**, v. 15, p. 330-336, 2010.

BAXTER A, MITTLER R, SUZUKI N. ROS as key players in plant stress signalling. **Journal of Experimental Botany**, v. 65, p. 1229-1240, 2014.

BELKHEIRI O, MULAS M. The effects of salt stress on growth, water relations and ion accumulation in two halophyte *Atriplex* species. **Environmental Botany**, v. 86, p. 17-28, 2011.

BENITO, B.; HARO, R.; AMTMANN, A.; CUIN, T. A.; DREYER, I. The twins K⁺ and Na⁺ in plants. **Journal of Plant Physiology**, v. 171, p. 723-731, 2014.

BETTI, M.; BAUWE, H.; BUSCH, F. A.; FERNIE, A. R.; KEECH, O.; LEVEY, M.; ORT, D. R.; PARRY, M. A. J.; SAGE, R.; TIMM, S.; WALKER, B.; WEBER, A. P. M. Manipulating photorespiration to increase plant productivity: recent advances and perspectives for crop improvement. **Journal of Experimental Botany**, v. 67, p. 2977-2988, 2016.

BEZERRA, I.L.; GHEYI, H.R.; FERNANDES, P.D.; SANTOS, F.J. de S.; GURGEL, M.T.; NOBRE, R.G. Germinação, formação de porta-enxertos e enxertia de cajueiro anão precoce, sob estresse salino. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 6, p. 420-424, 2002.

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

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

BONNEFOY E, LAPOSTOLLE F, LEIZOROVICZ A, et al. Primary angioplasty versus prehospital fibrinolysis in acute myocardial infarction: a randomised study. **Lancet**, v. 360, p. 825-829, 2002.

BOYER JS. Cell wall biosynthesis and the molecular mechanism of plant enlargement. **Functional Plant Biology**, v. 36, p. 383-394, 2009.

CARNEIRO, P.T.; CAVALCANTI, M.L.F.; BRITO, M.E.B.; GOMES, A.H.S.; FERNANDES, P.D.; GHEYI, H.R. Sensibilidade do cajueiro anão precoce ao estresse salino na pré-floração. **Revista Brasileira de Ciências Agrárias**, v. 2, p. 150-155, 2007.

CAVALCANTE, L.F.; VIEIRA, M.S.; SANTOS, A.; OLIVEIRA, W.M.; NASCIMENTO, J.A.M. Água salina e esterco líquido de bovino na formação de mudas de goiabeira Paluma. **Revista Brasileira de Fruticultura**, Jaboticabal, v. 32, p. 251-261, 2010.

CAVALCANTI, L.F. *et al.* Irrigação com águas salinas e uso de biofertilizante bovino na formação de mudas de pinhão-manso. **Revista Irriga**, v. 16, p. 288-300, 2011.

CHAUDHURI A, SINGH KL, KAR RK. Interaction of hormones with reactive oxygen species in regulating seed germination of *Vigna radiata* (L.) Wilczek. **Journal of Plant Biochemistry & Physiology**, v. 1, p. 103, 2013.

- CHA-UM, S.; KIRDMANEE, C. Remediation of salt-affected soil by the addition of organic matter: an investigation into improving glutinous rice productivity. **Scientia Agricola**. v. 68, p. 406-410, 2011.
- CHAVES, M. M.; FLEXAS, J.; PINHEIRO, C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. **Annals of Botany**. v. 103, p. 551-560, 2009.
- CHINNUSAMY V, JAGENDORF A, ZHU J. Understanding and improving salt tolerance in plants. **Crop Science**, v. 45, p. 437-448, 2005.
- CHIU, J., AND DAWES, I. W. Redox control of cell proliferation. **Trends Cell Biol**, v. 22, p. 592-601, 2012.
- CHOUDHURY, F.K; RIVERO, R.M.; BLUMWALD, E. RON MITTLER, R. Reactive oxygen species, abiotic stress and stress combination. **The Plant Journal**, 2016.
- CHUNG, J.S.; ZHU, J.K.; BRESSAN, R.A.; HASEGAWA, P.M.; SHI, H. H. Reactive oxygen species mediate Na⁺ induced SOS1 mRNA stability in Arabidopsis. **Plant Journal**, v.53, p. 554-565, 2008.
- CRISÓSTOMO, J.R.; CAVALCANTI, J.J.V.; BARROS, L.M.; ALVES, R.E.; FREITAS, J.G.; OLIVEIRA, J.N. Melhoramento do cajueiro-anão-precoce: avaliação da qualidade do pedúnculo e a heterose dos seus híbridos. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 24, p. 477-480, 2002.
- DABROWSKA, G. et al. Characteristics of the plant ascorbate peroxidase family. **Acta Biologica Cracoviensia**, v. 49, p.7-17, 2007.
- DALAL, J.; LOPEZ, H.; VASANI, N. B.; HU, Z.; SWIFT, J. E.;YALAMANCHILI, R.; DVORA, M.; LIN, X.; XIE, D.; QU, R.; SEDEROFF, H. W. A photorespiratory bypass increases plant growth and seed yield in biofuel crop *Camelina sativa*. **Biotechnology for Biofuels**, v. 8, p. 2-22, 2015.
- DAS P, NUTAN KK, SINGLA-PAREEK SL, PAREEK A. Oxidative environment and redox homeostasis in plants: dissecting out significant contribution of major cellular organelles. **Frontiers in Environmental Science** v. 2, p. 70, 2015.
- DE GARA, L. Class III peroxidases and ascorbate metabolism in plants. **Phytochemistry Reviews**, v. 3, p. 195-205, 2004.
- DE WIT, P.J. How plants recognize pathogens and defend themselves. **Cellular and Molecular Life Science**, 2007.
- DESIKAN R, CHEUNG MK, CLARKE A, GOLDING S, SAGI M, FLUHR R, ROCK C, HANCOCK J, NEILL S. Hydrogen peroxide is a common signal for darkness- and ABA-induced stomatal closure in *Pisum sativum*. **Functional Plant Biology**, v. 31, p. 913-920, 2004.

DIAS, N. S.; BLANCO, F. F. Efeitos dos sais no solo e na planta. In: GHEYI, H. R.; DIAS, N. S.; LACERDA, C. F. (ed.). Manejo da salinidade na agricultura: estudos básicos e aplicados. Fortaleza: **INCT Sal**, p. 129-141, 2010.

DIETZ, K.J. Thiol-based peroxidases and ascorbate peroxidases: why plants rely on multiple peroxidase systems in the photosynthesizing chloroplast?. **Mol. Cells**, v. 39, p. 20-25, 2016.

EISENHUT, M.; HOCKEN N.; WEBER A. P.M. Plastidial metabolite transporters integrate photorespiration with carbon, nitrogen, and sulfur metabolism. **Cell Calcium**, 2014.

EL-MASHAD, A., AND MOHAMED, H. *Brassinolide alleviates salt stress and increases antioxidant activity of cowpea plants (Vigna sinensis)*. **Protoplasma**, v. 249, p. 625-635, 2012.

EPSTEIN, E.; BLOOM, A. J. **Nutrição mineral de plantas: Princípios e perspectivas**. 2. ed. Londrina: Planta, p. 403, 2006.

EVANS, J. R. Improving Photosynthesis. **Plant Physiology**, v. 162, p. 1780-1793, 2013.

FAHNENSTICH, H.; SCARPECI, T. E.; VALLE, E. M.; FLUGGE, U. I.; MAURINO, V. G. Generation of Hydrogen Peroxide in Chloroplasts of *Arabidopsis* Overexpressing Glycolate Oxidase as an Inducible System to Study Oxidative Stress. **Plant Physiology**, v. 148, p. 719-729, 2008.

FENG, Z. T.; DENG, Y. Q.; FAN, H.; SUN, Q. J.; SUI, N.; WANG, B. S. Effects of NaCl stress on the growth and photosynthetic characteristics of *Ulmus pumila* L. seedlings in sand culture. **Photosynthetica**, v. 52, p. 313-320, 2014.

FERREIRA-SILVA S. L.; VOIGTB, E. L.; SILVA, E. N.; MAIA, J. M.; FONTENELE, A. V.; SILVEIRA, J. A. G. High temperature positively modulates oxidative protection in salt-stressed cashew plants. **Environmental and Experimental Botany**, v. 74, p.162-170, 2011.

FERREIRA-SILVA, S. L; VOIGT; E. L; SILVA, E. N.; MAIA, J. M.; ARAGÃO, T. C. R.; SILVEIRA, J. A. G. Partial oxidative protection by enzymatic and non enzymatic components in cashew leaves under high salinity. **Biologia Plantarum**, v. 56, p. 172-176, 2012.

FERREIRA-SILVA, S.L.; SILVA, E.N.; CARVALHO, F.E.L.; LIMA, C.S.; ALVES, F.A.L.; SILVEIRA, J.A.G. Physiological alterations modulated by rootstock and scion combination in cashew under salinity, **Scientia Horticulturae**, v. 127, p. 39-45, 2010.

FERREIRA-SILVA, S.L.; SILVEIRA, J.A.G; VOIGT, E.L.; SOARES, L.S.P; VIÉGAS, R.A. Changes in physiological indicators associated with salt tolerance in two contrasting cashew rootstocks. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 20, p. 51-59, 2008.

FERREIRA-SILVA, S.L.; VOIGT, E.L.; VIÉGAS, R.A.; PAIVA, J.R.; SILVEIRA, J.A.G. Influência de porta-enxertos na resistência de mudas de cajueiro ao estresse salino. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 44, p. 361-367, 2009.

FLOWERS, T. J.; COLMER, T. D. Plant salt tolerance: Adaptations in halophytes. **Annals of Botany**, v. 115, p. 327-331, 2015.

FLOWERS, T.J. Improving crop salt tolerance. **Journal of Experimental Botany**, v. 55, p. 307-319, 2004.

FOYER CH & NOCTOR G. Redox homeostasis and antioxidant signaling: A metabolic interface between stress perception and physiological responses. **The Plant Cell**, v. 17, p. 1866-1875, 2005.

FOYER CH, NOCTOR GD. **Redox signaling in plants**. Antioxidants Redox Signal, v. 18, p. 2087-2090, 2013.

FOYER, C. H.; BLOOM, A. J.; QUEVAL, G.; NOCTOR, G. Photorespiratory metabolism: genes, mutants, energetics, and redox signaling. **Annual review of plant biology**, v. 60, p. 455-484, 2009.

FOYER, C. H.; NOCTOR, G. Redox sensing and signalling associated with reactive oxygen in chloroplasts, peroxisomes and mitochondria. **Physiologia Plantarum**, v. 119, p. 355-364, 2003.

FOYER, C.; NOCTOR, G. Oxygen processing in photosynthesis: regulation and signaling. **New Phytol.**, v. 146, p. 359-388, 2000.

FOYER, C.H.; NEUKERMANS, J.; QUEVAL, G.; NOCTOR, G.; HARBINSON, J. Photosynthetic control of electron transport and the regulation of gene expression. **Journal of experimental botany**, v, 63, p. 1637-61, 2012.

GADJEV, I. et al. Programmed cell death in plants: new insights into redox regulation and the role of hydrogen peroxide. **International Review of Cell and Molecular Biology**, v. 270, p. 87-144, 2008.

GECHEV TS, VAN BREUSEGEM F, STONE JM, DENEV I, LALOI C. Reactive oxygen species as signals that modulate plant stress responses and programmed cell death. **Bio Essays**, v. 28, p. 1091-1101, 2006.

GEST, N., GAUTIER, H., STEVENS, R. Ascorbate as seen through plant evolution: the rise of a successful molecule? **Journal of Experimental Botany**, v. 64, p. 33-53, 2013.

GIL, 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.

GOWIK, U.; WESTHOFF, P. The Path from C3 to C4 Photosynthesis. **Plant Physiology**, v. 155, p. 56-63, 2011.

HALPERIN, S. J.; LYNCH, J. P. Effects of salinity on cytosolic Na⁺ and K⁺ in root hairs of *Arabidopsis thaliana*: *in vivo* measurements using the fluorescent dyes SBFI and PBFI. **Journal of Experimental Botany**, London, v. 54, p. 2035-2043, 2003.

HASEGAWA, P. M. *et al.* Plant cellular and molecular responses to high salinity. **Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology**, v. 51, p. 463-499, 2000.

HERNÁNDEZ I, ALEGRE L, VAN BREUSEGEM F, MUNNÉ-BOSCH S. How relevant are flavonoids as antioxidants in plants? **Trends in Plant Science**, v. 14, p. 125-132, 2009.

HIDEG E., KALAI T., KOS P. B., ASADA K., HIDEG K. Singlet oxygen in plants-its significance and possible detection with double (fluorescent and spin) indicator reagents. **Photochem. Photobiol**, v. 82, p. 1211-1218, 2006.

HUANG, C. J.; WEI, G.; JIE, Y. C.; XU, J. J.; ZHAO, S. Y.; WANG, L. C.; ANJUM, S. A. Responses of gas exchange, chlorophyll synthesis and ROS-scavenging systems to salinity stress in two ramie (*Boehmeria nivea* L.) cultivars. **Photosynthetica**, v. 53, p. 455-463, 2015.

IPCC; SOLOMON, S.; QIN, D.; MANNING, M.; CHEN, Z.; MARQUIS, M.; AVERYT, K. B.; TIGNOR, M.; MILLER, H. L. Contribution of Working Group I to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, UK & New York, NY, USA: Cambridge University Press, eds. **Climate change: the physical science basis**, 2007.

KADER, M. A.; LINDBERG, S. Cytosolic calcium and pH signaling in plants under salinity stress. **Plant Signaling & Behavior**, v. 5, p. 233-238, 2010.

KARUPPANAPANDIAN, T. et al. Reactive oxygen species in plants: their generation, signal transduction, and scavenging mechanisms. **Australian Journal of Crop Science**, v. 5, p. 709-725, 2011.

KEBEISH, R.; NIESSEN, M.; THIRUVEEDHI, K.; BARI, R.; HIRSCH, H. J.; ROSENKRANZ, R.; STABLER, N.; SCHONFELD, B.; KREUZALER, F.; PETERHANSEL, C. Chloroplastic photorespiratory bypass increases photosynthesis and biomass production in *Arabidopsis thaliana*. **Nature**, v. 25, p. 593-599, 2007.

LEE KP, KIM C, LANDGRAF K, APEL K. EXECUTER1- and EXECUTER2-dependent transfer of stress-related signals from the plastid to the nucleus of *Arabidopsis thaliana*. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 104, p. 10270-10275, 2007.

LEITE, E. M.; DINIZ, A. A.; CAVALCANTE, L. F.; GHEYI, H. R.; CAMPOS, V. B. Redução da sodicidade em solo sendo irrigado com a utilização de ácido sulfúrico e gesso agrícola. **Revista Caatinga**, v. 23, p. 110-116, 2010.

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. Enfi eld: **Science Publishers**, p .45-64, 2010.

LOPES, J. F. B.; ANDRADE, E. DE; CHAVES, L. C. G. impacto da irrigação sobre os solos de perímetros irrigados na bacia do Acaraú, Ceará, Brasil. **Engenharia Agrícola**, v. 28, p. 34-43, 2008.

MAATHUIS FJM, PODAR D. Uptake, distribution, and physiological functions of potassium, calcium, and magnesium. In: Hawkesford MJ, Barraclough P, eds. The molecular and physiological basis of nutrient use efficiency in crops. **Wiley-Blackwell**, p. 265-293, 2011.

MAIA, J. M.; FERREIRA-SILVA, S. L.; VOIGT, E. L.; MACEDO, C. E. C.; PONTE, L. F. A.; SILVEIRA, J. A. G. Atividade de enzimas antioxidantes e inibição do crescimento radicular de feijão caupi sob diferentes níveis de salinidade. **Acta Botanica Brasilica**, v. 26, p. 342-349, 2012.

MAIA, J. M.; VOIGT, E. L.; FERREIRA-SILVA, S. L.; FONTENELE, A. V.; MACEDO, C. E. C.; SILVEIRA, J. A. G. Differences in Cowpea Root Growth Triggered by Salinity and Dehydration are Associated with Oxidative Modulation Involving Types I and III Peroxidases and Apoplastic Ascorbate. **J. Plant Growth Regul.**, v. 32, p. 376-387, 2013.

MAIA, J. M.; VOIGT, E. L.; MACÊDO, C. E. C.; FERREIRA-SILVA, S. L.; SILVEIRA, J. A. G. Salt-induced changes in antioxidative enzyme activities in root tissues do not account for the differential salt tolerance of two cowpea cultivars. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 22, p. 113-122, 2010.

MALASH, N.M.; ALI, F.A.; FATAHALLA, M.A.; KHATAB, ENTSAR A.; HATEM, M.K.; TAWFIC, S. Response of tomato to irrigation with saline water applied by different irrigation methods and water management strategies. **International Journal of Plant Production**, Iran, v.2, p.101-116, 2008.

MATOS, N.N.; TEXEIRA, J.A.C., SILVEIRA, J.A.G. Influência do porta-enxerto no comportamento fisiológico de mudas de cajueiro (*A. occidentale* L.) submetidas a estresses. **Revista Brasileira Fruticultura**, v. 25, p. 27-31, 2003.

MISHRA P, BHOOMIKA K, DUBEY RS. Differential responses of antioxidative defense system to prolonged salinity stress in salt tolerant and salt-sensitive Indica rice (*Oryza sativa* L.) seedlings. **Protoplasma**, v. 250, p. 3-19, 2013.

MITTLER R, VANDERAUWERA S, SUZUKI N, MILLER G, TOGNETTI VB, VANDEPOELE K, GOLLERY M, SHULAEV V, VAN BREUSEGEM F. ROS signaling: the new wave? **Trends in Plant Science**, v. 16, p. 300-309, 2011.

MITTLER, R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. **Trends in Plant Science**, v. 7, p. 405-410, 2002.

MØLLER IM, JENSEN PE, HANSSON A. Oxidative modifications to cellular components in plants. **Annual Review of Plant Biology**, v. 58, p. 459-481, 2007.

MOR A, KOH E, WEINER L, ROSENWASSER S, SIBONY-BENYAMINI, FLUHR R. Singlet oxygen signatures are detected independent of light or chloroplasts in response to multiple stresses. **Plant Physiology**, v. 165, p. 249-261, 2015.

MUNNE-BOSCH S. The role of α -tocopherol in plant stress tolerance. **J Plant Physiol**, v. 162, p. 743-748, 2005.

MUNNS R, TESTER M. Mechanisms of salinity tolerance. **Annual Review of Plant Biology**, v. 59, p. 651-681, 2008.

MUNNS, R. Comparative physiology of salt and water stress. **Plant Cell & Environmental**, v. 25, p. 239-250, 2002.

- MUNNS, R.; JAMES, R. A.; LÄUCHLI, A. Approaches to increasing the salt tolerance of wheat and other cereals. **Jornal Experimental Botany**, v. 57, p. 1025-1043, 2006.
- MUNNS, R.; JAMES, R. A.; XU, B.; ATHMAN, A.; CONN, S. J.; JORDANS, C.; BYRT, C. S.; HARE, R. A.; TYERMAN, S. D.; TESTER, M.; PLETT, D.; GILLIHAM, M. Wheat grain yield on saline soils is improved by an ancestral Na⁺ transporter gene. **Nature**, v. 30, p. 360-364, 2012.
- MUNNS, R.; TESTER, M. Mechanisms of Salinity Tolerance. **Annual Review of Plant Biology**, v. 59, p. 651-681, 2008.
- NEILL SJ, DESIKAN R, CLARKE A, HURST RD, HANCOCK JT. Hydrogen peroxide and nitric oxide as signalling molecules in plants. **Journal of Experimental Botany**, v. 53, p. 1237-1247, 2002.
- NEVES, A. L. R. et al. Tamanho e composição mineral de sementes de feijão-de-corda irrigado com água salina. **Revista Ciência Agronômica**, Fortaleza, v. 39, p. 569-574, 2008.
- NOCTOR G, GOMEZ L, VANACKER H, FOYER CH. Interactions between biosynthesis, compartmentation and transport in the control of glutathione homeostasis and signalling. **Journal of Experimental Botany**, v. 53, p. 1283-1304, 2002.
- NÖLKE, G.; HOUDELET, M.; KREUZALER, F.; PETERHÄNSEL, C.; SCHILLBERG, S. The expression of a recombinant glycolate dehydrogenase polyprotein in potato (*Solanum tuberosum*) plastids strongly enhances photosynthesis and tuber yield. **Plant Biotechnology Journal**, v. 12, p. 734-742, 2014.
- OGREN, W. L. Photorespiration: pathways, regulation, and modification. **Annu Rev Plant Physiol**, v. 35, p. 415-422, 1984.
- OLIVEIRA, A. B.; ALENCAR, N. L. M.; PRISCO, J. T.; GOMES-FILHO, E. Accumulation of organic and inorganic solutes in NaCl-stressed sorghum seedlings from aged and primed seeds. **Scientia Agrícola**, v. 68, p. 632-637, 2011.
- PAK, V.A.; NABIPOUR, M.; MESKARBASHEE, M. Effect of Salt Stress on Chlorophyll Content, Fluorescence, Na⁺ and K⁺ Ions Content in Rape Plants (*Brassica napus* L.). **Asian Journal of Agricultural Research**, Malaysia, v. 2, p. 28-37, 2009.
- PANG, C. A.; WANG, B. Oxidative Stress and Salt Tolerance in Plants. **Progress in Botany**. v. 69, p. 231-246, 2008.
- PARANYCHIANAKIS, N.V.; ANGELAKIS, A. N. The effect of water stress and rootstock on the development of leaf injuries in grapevines irrigated with saline effluent. **Agricultural Water Management**, v. 95, p. 375-382, 2008.
- PATEL, P. R.; KAJAL, S. S.; PATEL, V. R.; PATEL, V. J.; KHRISTI, S. M. Impact of saline water stress on nutrient uptake and growth of cowpea. **Brazilian Journal Plant Physiology**, v. 22, p. 43-48, 2010.

PÉREZ-CHACA MV, RODRÍGUEZ-SERRANO M, MOLINA AS, PEDRANZANI HE, ZIRULNIK F, SANDALIO LM, ROMERO-PUERTAS MC. Cadmium induces two waves of reactive oxygen species in *Glycine max* (L.) roots. **Plant Cell Environ**, v. 37, p. 1672-1687, 2014.

PETERHANSEL, C.; MAURINO, V. G. Photorespiration Redesigned. **Plant Physiology**, v. 155, p. 49-55, 2011.

PINHEIRO, H. A.; SILVA, J. V.; ENDRES, L.; FERREIRA, V. M.; CÂMARA, C. DE A.; CABRAL, F. F.; OLIVEIRA, J. F.; CARVALHO, L. W. T. DE; SANTOS, J. M. DOS; SANTOS FILHO, B. G. DOS. Leaf gas exchange, chloroplastic pigments and dry matter accumulation in castor bean (*Ricinus communis* L.) seedlings subjected to salt stress conditions. **Industrial Crops and Products**, v. 27, p. 385-392, 2008.

PLAUT Z, EDELSTEIN M, BEN-HUR M. Overcoming salinity barriers to crop production using traditional methods. **Crit Rev Plant Science**, v. 32, p. 250-291, 2013.

PONTE, L. F. A. ; FERREIRA, O. S. ; ALVES, FRANCISCO A. L. ; FERREIRA-SILVA, S. L. ; PEREIRA, V. L. A. ; SILVEIRA, J. A. G. Variabilidade de indicadores fisiológicos de resistência à salinidade entre genótipos de cajueiro-anão e gigante. **Pesquisa Agropecuária Brasileira** , v. 46, p. 1-8, 2011.

POTTERS G, HOREMANS N, JANSEN MAK. The cellular redox state in plant stress biology-a charging concept. **Plant Physiol Biochem**, v. 48, p. 292-300, 2010.

QUEVAL, G.; ISSAKIDIS-BOURGUET, E.; HOEBERICHTS, F. A.; VANDORPE, M.; GAKIERE, B.; VANACKER, H.; MIGINIAC-MASLOW, M.; BREUSEGEM, F. V.; NOCTOR, G. Conditional oxidative stress responses in the Arabidopsis photorespiratory mutant *cat2* demonstrate that redox state is a key modulator of daylength-dependent gene expression, and define photoperiod as a crucial factor in the regulation of H₂O₂-induced cell death. **The Plant Journal**, v. 52, p. 640-657, 2007.

RAINES, C. A. Increasing Photosynthetic Carbon Assimilation in C₃ Plants to Improve Crop Yield: Current and Future Strategies. **Plant Physiology**, v. 155, p. 36-42, 2011.

RIBEIRO, M. R. Origem e classificação dos solos afetados por sais. In: Gheyi, H. R.; Dias, N. da S.; Lacerda, C. F. de (ed). Manejo da salinidade na agricultura: Estudos básicos e aplicados. Fortaleza, **INCTSal**, p. 11-19, 2010.

RIGON, J. P. G.; BELTRÃO, N. E DE M.; CAPUANI, S.; BRITO NETO, J. F. DE; SILVA, F. V. DE F. Análise não destrutiva de pigmentos fotossintéticos em folhas de gergelim. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 16, p. 258-261, 2012.

RIO, L. A. D.; SANDALIO, L. M.; CORPAS, F. J.; PALMA, J. M.; BARROSO, J. B. Reactive Oxygen Species and Reactive Nitrogen Species in Peroxisomes. Production, Scavenging, and Role in Cell Signaling. **Plant Physiology**, v. 141, p. 330-335, 2006.

RUIZ-LOZANO JM, PORCEL R, AZCÓN C, AROCA R. Regulation by arbuscular mycorrhizae of the integrated physiological response to salinity in plants: new challenges in physiological and molecular studies. **J Exp Bot**, v. 63, p. 4033-4044, 2012.

SAKAMOTO M, MURATA N. The role of glycinebetaine in the protection of plants from stress: clues from transgenic plants. **Plant Cell Environmental**, v. 25, p. 163-171, 2002.

SHABALA S, CUIN TA. Potassium transport and plant salt tolerance. **Physiol Plant**, v. 133, p. 651-669, 2007.

SHAFIGUZOV A, VAINONEN JP, WRZACZEK M, KANGASJÄRVI J. 2012. ROS talk—how the apoplast, the chloroplast, and the nucleus get the message through. **Frontiers in Plant Science**, v. 3, p. 292, 2012.

SHARMA P, JHA AB, DUBEY RS, PESSARAKLI M. Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions. **Journal of Botany**, p. 1-26, 2012.

SHARMA YK, DAVIS KR. The effects of ozone on antioxidant responses in plants. **Free Radic Biol Med**, v. 23, p. 480-488, 1997.

SHEWRY, P.R.; LUCAS, J.A. Plant proteins that confer resistance to pests and pathogens. **Advances In Botanical Research Incorporating Advances In Plant Pathology**, v. 26, p. 135-192, 1997.

SHIGEOKA, S.; ISHIKAWA, T.; TAMOI, M.; MIYAGAWA, Y.; TAKEDA, T.; YABUTA, Y.; YOSHIMURA, T. Regulation and function of ascorbate peroxidase isoenzymes. **Journal of Experimental Botany**, v. 53, p. 1305-1319, 2002.

SIERLA M, RAHIKAINEN M, SALOJÄRVI J, KANGASJÄRVI J, KANGASJÄRVI S. Apoplastic and chloroplastic redox signaling networks in plant stress responses. **Antioxidants and redox signaling**, v. 18, p. 2220-2239, 2013.

SILVA, E. N. *et al.* Salt stress induced damages on the photosynthesis of physic nut young plants. **Scientia Agricola**. v. 68, p. 62-68, 2011.

SLESIAK, I.; LIBIK, M.; KARPINSKA, B.; KARPINSKI, S.; MISZALSKI, Z. The role of hydrogen peroxide in regulation of plant metabolism and cellular signalling in response to environmental stresses. **Acta Biochimica Polonica**, v. 54, p. 39-50, 2007.

SMITH, A. P.; CHEN, D.; CHALK, P. M. N₂ fixation by faba bean (*Vicia faba* L.) in a gypsum-amended sodic soil. **Biology and Fertility of Soils**, v. 45, p. 329-333, 2009.

SOBHANIAN, H.; AGHAEI, K. & KOMATSU, S. Changes in the plant proteome resulting from salt stress: toward the creation of salt-tolerant crops? **Journal of proteomics**, v. 74, p. 1323-1337, 2011.

SUZUKI, N.; RIVERO, R. M.; SHULAEV, V.; BLUMWALD, E.; MITTLER, R. Abiotic and biotic stress combinations. **New Phytologist**, v. 203, p. 32-43, 2014.

TAKAHASHI, S.; BADGER, M. R. Photoprotection in plants: a new light on photosystem II damage. **Trends in Plant Science**, v. 16, p. 53-60, 2011.

TAKAHASHI, S.; MURATA, N. How do environmental stresses accelerate photoinhibition? **Trends in Plant Science**, v. 13, p. 178-182, 2008.

TIMM, S.; FLORIAN, A.; FERNIE, A. R.; BAUWE, H. The regulatory interplay between photorespiration and photosynthesis. **Journal of Experimental Botany**, v. 67, p. 2923-2929, 2016.

VALLIYODAN, B.; NGUYEN, H. T. Understanding regulatory networks and engineering for enhanced drought tolerance in plants. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 9, p. 189-195, 2006.

VANLERBERGHE G. C. Alternative oxidase: a mitochondrial respiratory pathway to maintain metabolic and signaling homeostasis during abiotic and biotic stress in plants. **Int. J. Mol. Science**, v. 14, p. 6805-6847, 2013.

VELLOSILLO T, VICENTE J, KULASEKARAN S, HAMBERG M, CASTRESANA C. Emerging complexity in reactive oxygen species production and signaling during the response of plants to pathogens. **Plant Physiology**, v. 154, p. 444-448, 2010.

VIÉGAS, R.A.; SILVEIRA, J.A.G. da; LIMA JÚNIOR, A.R. de; QUEIROZ, J.E.; FAUSTO, M.J.M. Effects of NaCl-salinity on growth and inorganic solute accumulation in young cashew plants. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 5, p. 216-222, 2001.

VIÉGAS, R.A.; SILVEIRA, J.A.G. da; SILVA, L.M. de M.; VIÉGAS, P.R.A.; QUEIROZ, J.E.; ROCHA, I.M.A. Redução assimilatória de NO_3^- em plantas de cajueiros cultivados em meio salinizado. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 8, p. 189-195, 2004.

VOIGT, E.L.; ALMEIDA, T.D.; CHAGAS, R.M.; PONTE, L.F.A.; VIÉGAS, R.A.; SILVEIRA, J.A.G. Source-sink regulation of cotyledonary reserve mobilization during cashew (*Anacardium occidentale*) seedling establishment under NaCl salinity. **Journal of Plant Physiology**, v. 166, p. 80-89, 2009.

VOSS I, SUNIL B, SCHEIBE R, RAGHAVENDRA AS. Emerging concept for the role of photorespiration as an important part of abiotic stress response. **Plant Biology**, v. 15, p. 713-722, 2013.

WANG, W.; KIM, Y.; LEE, H.; KIM, K.; DENG, X. & KWAK, S. 2009. Analysis of antioxidant enzyme activity during germination of alfalfa under salt and drought stresses. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 47, p. 570-577, 2009.

WANG, Y., FREI, M. Stressed food-The impact of abiotic environmental stresses on crop quality. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, v. 141, p. 271-286, 2011.

WINGLER A.; LEA P. J.; QUICK, W. P.; LEEGOOD, R. C. Photorespiration: metabolic pathways and their role in stress protection. **Phil. Trans. R. Soc. Lond.**, v. 355, p. 1517-1529, 2000.

WRZACZEK M, BROSCHÉ M, KANGASJÄRVI J. ROS signaling loops: production, perception, regulation. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 16, p. 575-582, 2013.

XU, H.; ZHANG, J.; ZENG, J.; JIANG, L.; LIU, E.; PENG, C.; HE, Z.; PENG, X. Inducible antisense suppression of glycolate oxidase reveals its strong regulation over photosynthesis in rice. **Journal of Experimental Botany**, v. 60, p. 1799-1809, 2009.

YAMORI, W.; HIKOSAKA, K.; WAY, D. A. Temperature response of photosynthesis in C3, C4, and CAM plants: temperature acclimation and temperature adaptation. **Photosynth Res**, v. 119, p. 101-117, 2014.

YU, J.; CHEN, S.; ZHAO, Q.; WANG, T.; YANG, C.; DIAZ, C.; SUN, G.; DAI, S. Physiological and proteomic analysis of salinity tolerance in *Puccinellia tenuiflora*. **Journal of Proteome Research**, v. 10, p. 3852-3870, 2011.

ZELITCH, I., OCHOA, S. Oxidation and reduction of glycolic and glyoxylic acid in plants. I. Glycolic acid oxidase. **J. Biol. Chem**, v. 201, p. 707-718, 1953.

ZHANG X, ZHANG L, DONG F, GAO J, GALBRAITH DW & SONG CP. Hydrogen peroxide is involved in abscisic acid-induced stomatal closure in *Vicia faba*. **Plant Physiology**, v. 126, p. 1438-1448, 2001.

ZHANG, Z.; XU, Y.; XIE, Z.; LI, X.; HE, Z-H.; PENG, X-X. Association-Dissociation of Glycolate Oxidase with Catalase in Rice: A Potential Switch to Modulate Intracellular H₂O₂ Levels. **Molecular Plant**, v. 9, p. 737-748, 2016.

ZHU, J. K. Regulation of ion homeostasis under salt stress. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 6, p. 441-445, 2003.

**CAPÍTULO II - MECANISMOS FISIOLÓGICOS ASSOCIADOS AO PAPEL DA
ENXERTIA NA PROTEÇÃO DE MUDAS ENXERTADAS DE CAJUEIRO
SUBMETIDAS AO ESTRESSE SALINO**

1-INTRODUÇÃO

A cultura do caju (*Anacardium occidentale* L.) ocupa uma área plantada superior a 677.000 hectares de terras agrícolas nos estados nordestinos do Ceará, Piauí e Rio Grande do Norte, todos situados no semiárido. Nesses estados, a cadeia produtiva do caju gera mais de 300.000 empregos diretos e indiretos, e contribui de forma indispensável para a geração de emprego, renda e redução do êxodo rural da região (BARROS et al, 2000). Por ser amplamente cultivado no semiárido nordestino, o cajueiro está exposto aos efeitos simultâneos dos diferentes estresses abióticos característicos da região. Tais fatores atuam continuamente de forma isolada e combinada, em diferentes intensidades, podendo explicar, em parte, os baixos índices de produtividade da cultura na região, aproximadamente 220 kg/ha/ano de castanhas (BARROS et al., 2000).

Estudos com plântulas de cajueiro demonstraram que o estresse salino reduz o crescimento e acumula íons tóxicos Na^+ e Cl^- , em raízes e folhas, associado com a restrição estomática e nutricional, além de desbalanço do metabolismo do nitrogênio e aminoácidos (VIÉGAS et al., 2001; VIÉGAS et al., 2004; ROCHA et al., 2012; MATOS et al., 2003). O estresse hídrico de curta duração induziu poucas alterações oxidativas, revelado por danos oxidativos em membranas celulares (conteúdo de TBARS) e atividade das enzimas dismutase do superóxido (SOD) e peroxidase do ascorbato (APX) (SOARES, 2005). Apesar de ser intensamente explorado no semiárido brasileiro, existem poucos estudos sobre os impactos adversos de estresses abióticos típicos dessa região, como seca, salinidade e altas temperaturas, sobre a fisiologia da espécie. Mais raros ainda são os estudos direcionados ao entendimento dos componentes metabólicos diretamente relacionados com os mecanismos de eficiência fotossintética e de proteção oxidativa celular em resposta a esses estresses.

A cajucultura moderna utiliza plantas de cajueiro obtidas principalmente a partir de mudas enxertadas (propagação assexuada) de genótipos de cajueiro anão precoce. Porém, ao contrário das outras frutíferas exploradas comercialmente, as mudas cultivadas de cajueiro anão precoce são produzidas a partir da enxertia empregando poucos tipos de porta-enxerto, sendo o clone CCP 06 aquele utilizado em maior escala. Pesquisas anteriores sobre enxertia e utilizando clones de cajueiro anão, indicam ausência de contrastantes envolvendo variação de crescimento ou incompatibilidade genotípica entre porta-enxerto e enxerto (BARROS et al., 2000). Apesar disso, alguns estudos tem demonstrado a existência de variabilidade genética, entre alguns genótipos de cajueiro, em relação a caracteres bioquímicos e fisiológicos

envolvidos a resistência a salinidade (FERREIRA-SILVA et al., 2009, FERREIRA-SILVA et al., 2010, PONTE et al., 2011).

O excesso de sais no solo pode afetar o metabolismo vegetal por meio dos efeitos primários do estresse salino: (1) déficit hídrico, proveniente da redução do potencial hídrico próximo da raiz; (2) toxicidade iônica, devido à absorção excessiva de Cl^- e Na^+ e (3) desbalanço nutricional, em função da redução na absorção e/ou transporte e nutrientes na planta. Além dos efeitos, o estresse salino pode induzir danos secundários no metabolismo vegetal, devido a geração excessiva de espécies reativas de oxigênio (EROs), que também possui reflexos negativos na produtividade. O acúmulo excessivo dessas EROs na célula e tecidos, tais como o radical superóxido ($\text{O}_2^{\bullet-}$), peróxido de hidrogênio (H_2O_2) e radicais hidroxilas (OH^{\bullet}), é amplamente relatado como um dos principais distúrbios metabólicos responsáveis por danos significativos às plantas em condições ambientais adversas (DEMIDCHIK, 2015; MITTLER, 2002). Essas EROs são produzidas em diferentes compartimentos da célula vegetal, sendo os peroxissomos, os cloroplastos e as mitocôndrias as principais organelas produtoras (FOYER e NOCTOR, 2003).

Nos tecidos fotossintéticos, a restrição da atividade fotossintética causada por fatores abióticos como o estresse hídrico e salino pode resultar na geração excessiva de EROs (ASADA, 2006). A redução de fixação do CO_2 nessas condições pode resultar em um aumento da relação $\text{NADPH}/\text{NADP}^+$ no estroma dos cloroplastos, devido ao menor uso de poder redutor (NADPH) associado com uma menor atividade do Ciclo de Calvin (FOYER et al., 2012). Esse desbalanço entre a produção e consumo de poder redutor favorece o acúmulo de NADPH em relação ao NADP^+ , o que resulta no menor conteúdo de NADP^+ , o principal acceptor de elétrons da cadeia transportadora de elétrons (CTE) cloroplástica (FOYER et al., 2009). Nessas condições, o excesso de elétrons na CTE favorece o desvio de elétrons para a redução do oxigênio molecular, levando a geração em excesso de formas parcialmente reduzida do O_2 , denominada de EROs.

A intensidade de distúrbios sobre processos metabólicos essenciais, como a fotossíntese, em plantas sob condições restritivas como a salinidade, é influenciada por características da espécie bem como do genótipo (MUNNS e TESTER, 2008). No geral, a maior ou menor sensibilidade aos efeitos dos estresses esta relacionada com a presença de mecanismos de proteção diretamente envolvidos com a resistência a esses fatores adversos. Estudo demonstrou que a expressão da enzima Ribulose 1,5 bifosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco), enzima essencial para a fixação do CO_2 , foi modulada (reduzida) pela salinidade

em mudas de cajueiro, e que esse padrão de expressão foi afetado pelo tipo de combinação de enxerto/porta-enxerto (FERREIRA-SILVA et al., 2010). Dessa forma, uma possibilidade para obtenção de materiais mais resistentes (plantas enxertadas de cajueiro) à salinidade, em relação a fotossíntese e certos processos metabólicos, poderia ser a combinação de enxertos (parte aérea) com porta-enxertos que apresentem melhor capacidade fotossintética em condições salinas. Embora ainda preliminares, esse tipo de estudo sugere a necessidade de pesquisas visando uma melhor caracterização desses marcadores metabólicos envolvidos com processos fisiológicos chave para a produção vegetal em condições de estresses abióticos, como uma melhor eficiência fotossintética e proteção foto-oxidativa.

Algumas espécies de frutíferas apresentam sensibilidade diferenciada a salinidade com relação ao sistema radicular e a parte aérea. Plantas de abacate possuem o sistema radicular mais sensível a salinidade em relação a parte aérea (BERNSTEIN e MEIRI, 2004). Por outro lado, algumas plantas de *citrus* (SEDAY et al., 2014; NAVARO et al., 2014) e de videira (MEGGIO et al., 2014; CORSO e BONGHI, 2014), mais resistentes a salinidade, são obtidas pela enxertia de enxertos sensíveis a salinidade sobre porta-enxertos resistentes ao estresse salino. No presente estudo, foi avaliado a influência de genótipos de enxertos e porta-enxertos de cajueiro anão precoce nas respostas fisiológicas envolvidos na compartimentalização iônica K^+/Na^+ , na fotossíntese e na proteção oxidativa em condições de salinidade.

2-MATERIAL E MÉTODOS

2.1-Material vegetal e aplicação dos tratamentos

As sementes (castanhas) de cajueiro anão precoce (*Anacardium occidentale* L.), progênies dos clones CCP 76 e CCP 09, fornecidas pela Embrapa Agroindústria Tropical (EMBRAPA), Fortaleza-CE, foram submetidas à esterilização com hipoclorito de sódio 5% (v/v) e semeadas em sacos plásticos com capacidade de 6 litros contendo areia e vermiculita na proporção 1:1 (v/v), em casa de vegetação sob as condições do semiárido brasileiro. Durante as fases de germinação e crescimento inicial a umidade do substrato foi mantida na próxima da capacidade de campo por irrigações frequentes com água destilada. Após o estabelecimento das plantas, ao atingir o estágio fisiológico de 10 folhas, foi realizada a enxertia das mesmas (porta-enxertos).

As enxertias foram realizadas por um técnico capacitado pela técnica da fenda lateral, utilizando enxertos (ponteiros/garfos) provenientes de plantas adultas dos clones CCP 76 e CCP 09, em excedente de 20% da quantidade necessária ao experimento. As enxertias recíprocas desses clones possibilitou a formação das seguintes combinações de enxerto/porta-enxerto: CCP 76/CCP 76 (auto enxertia do CCP 76), CCP 76/CCP 09 (CCP 76 enxertado sobre o CCP 09), CCP 09/CCP 09 (auto enxertia do CCP 09) e CCP 09/CCP 76 (CCP 09 enxertado sobre o CCP 76). Após a pega das enxertias (Figura 1), as mudas selecionadas das diferentes combinações de enxerto/porta-enxerto foram submetidas aos tratamentos de salinidade com 0, 50 e 100 mM de NaCl em solução nutritiva (HOAGLAND e ARNON, 1950) durante 30 dias.

Ao final do experimento foram realizadas medidas de fotossíntese, mensuração de trocas gasosas e atividade fotoquímica. Em seguida, as mudas foram fotografadas, para registros dos sintomas visuais da toxicidade, depois foram coletadas e separadas em raízes, caule inferior (abaixo da enxertia) e superior (acima da enxertia) e folhas. Após pesagem da massa fresca das diferentes partes, as folhas foram congeladas em N₂ líquido e estocadas a -80 °C para utilização nas análises das análises bioquímicas. As demais partes (raízes e caules) foram submetidas à secagem em estufa a 70 °C por 72 horas, para mensurações da massa seca e conteúdos de íons (Na⁺ e K⁺).



Figura 1. Mudas enxertadas das diferentes combinações de enxerto e porta/enxertos de cajueiro anão precoce (CCP 76/CCP 76), (CCP 76/CCP 09), (CCP 09/CCP 09) e (CCP 09/CCP 76) crescendo em condições de casa de vegetação. Serra Talhada-PE, UFRPE/UAST, 2017.

2.2-Mensurações realizadas

2.2.1-Conteúdo de massa fresca

Ao final do experimento, as plantas foram coletadas e separadas nas partes folhas, caule e raiz para a determinação das massas frescas (MF). Foram colocadas em sacos de papel, separadas por subamostra, e imediatamente determinada sua massa fresca em balança de precisão de 0,5 g, com capacidade de 4,1 Kg, Modelo ARD110-3L0. O resultado foi expresso em (g MF. planta⁻¹).

2.2.2-Conteúdos de sódio e potássio

A extração para as mensurações do conteúdo de sódio (Na⁺) e potássio (K⁺) a partir de tecidos de folhas foi realizada utilizando 50 mg de tecido vegetal seco para 10 mL de água deionizada em banho-maria a 100 °C por 1 hora, em tubos de rosca hermeticamente fechados. O extrato límpido foi obtido por filtragem e o conteúdo de sódio e potássio mensurado por leituras em fotômetro de chama (Micronal B462).

2.2.3-Método clorofilas

O conteúdo de clorofilas foi mensurado de acordo com Chagas et al., (2008). Uma folha de cada planta foi coletada, colocada em sacos plásticos e imediatamente congelada em

N₂ líquido, refrigerados em recipiente com gelo e em seguida armazenadas em um Freezer a -80 °C no Laboratório de Produção Vegetal da Unidade Acadêmica de Serra Talhada. Para determinar o teor de clorofila foi utilizado a metodologia de Chagas, et al. (2008), com modificações. Para isto, foi obtido 100 miligramas de cada folha e a clorofila foi extraída através da maceração em almofariz, adicionando-se 5 ml de acetona (80% v/v). O sobrenadante foi colocado em tubos de ensaios de 15 ml, filtrado e a absorbância do sobrenadante foi avaliada em espectrofotômetro biochrom libra UV-visível a 645, 652 e 663 nm (ARNON, 1949). O conteúdo de clorofilas foram estimadas pelas seguintes equações:

$$\text{Clorofila } a = [(12,7 \times A_{663} - 2,69 \times A_{645}) / (1000 \times W)] \times V \rightarrow (\text{mg. g}^{-1} \text{ MF})$$

$$\text{Clorofila } b = [(22,9 \times A_{645} - 4,68 \times A_{663}) / (1000 \times W)] \times V \rightarrow (\text{mg. g}^{-1} \text{ MF})$$

$$\text{Clorofilas totais} = [(A_{652} \times 1000) / (34,5)] \times (V / 1000 \times W) \rightarrow (\text{mg. g}^{-1} \text{ MF})$$

Onde: A – absorbância; V – volume final do extrato (5 ml); W – peso em gramas do tecido vegetal (ARNON, 1949)

2.2.4-Trocas gasosas e fluorescência da clorofila a

As medidas da fluorescência da clorofila a foram realizadas em folhas maduras e completamente expandidas por meio do método do pulso de saturação (SCHREIBER et al., 1994; VAN KOOTEN e SNEL, 1990) com um fluorômetro modulado (Modelo MINI-PAM-II, fabricante Heinz Walz GmbH). A partir dos dados de fluorescência foi calculada a eficiência quântica máxima do fotossistema II, pela relação $[F_v/F_m = ((F_m - F_o))/F_m]$, e os seguintes parâmetros: eficiência quântica do fotossistema II $[\Delta F/F_m' = ((F_m' - F_s))/F_m']$ e eficiência de captura de energia de excitação ou eficiência da antena $[F_v'/F_m' = ((F_m' - F_o'))/F_m']$, taxa aparente do transporte de elétrons ($ETR'S = \Delta F' - F'm \times PPF \times 0.5 \times 0.84$), o quenching não fotoquímico $[NPQ = (F_M - F'M)/F'M]$ e o quenching fotoquímico (ROHACEK, 2002). Também foi calculada a relação ETR/PN para estimar o excesso de elétrons na CTE cloroplástica que está sendo direcionado ao uso em outros processos não relacionados com a taxa de assimilação de CO₂ (RIBEIRO et al., 2009, SILVA et al., 2010). Nessas relações, as medidas de F_m, F_o e F_v representam a fluorescência máxima, mínima e variável após adaptação das folhas a 30 min de escuro, respectivamente, e aquelas de F_{m'}, F_{o'} e F_s representam a fluorescência máxima, mínima e no estado de equilíbrio dinâmico na presença de luz, respectivamente.

As medidas foram realizadas em folhas adaptadas às condições de irradiância prevalentes na casa de vegetação. Após as medidas de fluorescência, foram realizadas as medidas de taxas de assimilação de CO₂ (P_N) e de condutância estomática (gS) com um Sistema Portátil de Fotossíntese (Modelo LI-6400XT, Fabriante LI-COR, EUA) em folhas completamente expandidas submetidas à irradiância saturante (1000 μmol m⁻² s⁻¹) e temperatura de 29 °C mantidas pelo IRGA na câmara de leitura.

2.2.5-Conteúdo de peróxido de hidrogênio (H₂O₂)

O conteúdo de H₂O₂ foi determinado pelo método descrito por Cheeseman et al., (2006). Neste ensaio, o peróxido de hidrogênio reage com Fe⁺² a pH baixo, na presença do corante alaranjado de xilenol (XO) para a formação de Fe⁺³. A concentração de Fe⁺³ gerada é calculada pelo aumento da absorvância, ocasionado pela formação do complexo Fe-XO. Para isso, 500 mg de tecido fresco de folhas foram macerados na presença de nitrogênio líquido. Após a obtenção de farinha homogênea, 1,5 ml de tampão borato-bórax 50 mM pH 8,4, foram adicionados, seguido de maceração por mais 3 minutos. As amostras então centrifugadas a 13.000 x g por 20 minutos, a 4 °C. Ao término, o sobrenadante foi coletado (H₂O₂ total) e o precipitado, descartado. Em seguida, alíquotas de 100 μl das amostras (diluídas, caso necessário) foram transferidas para tubos de ensaio e adicionado 900 μl de reagente contendo 0,25 mM de FeSO₄, 0,25 mM de (NH₄)₂SO₄, 0,25 mM de H₂SO₄, 124 μM de alaranjado de xilenol e 99 mM de sorbitol. A mistura de reação foi incubada por 30 minutos, a 25 °C, e posteriormente, foram realizadas as leituras de absorvância, no comprimento de onda de 560 nm. As concentrações de H₂O₂ foram obtidas a partir de curva padrão e os dados serão expressos em μmol g⁻¹ MS.

2.2.6-Conteúdo de TBARS

A peroxidação de lipídios foi estimada pelo conteúdo de substância reativas ao ácido tiobarbitúrico (TBARS) conforme Heath e Packer (1968). 0,1 g de folhas frescas foram macerados em almofariz na presença de N₂ líquido seguido da adição de TCA 6% e maceração por mais 3 min. O extrato foi centrifugado a 12.000 x g durante 15 min em temperatura de 4 °C. Em seguida 0,5 ml do sobrenadante foram adicionados a 2,0 ml da solução TCA 20% e TBA 0,5% (p/v) e aquecida em banho-maria a 95 °C em tubos hermeticamente fechados durante 1 hora. Em seguida a reação foi interrompida em banho de gelo, e foram realizadas leituras a 532 e 660 nm. O conteúdo de TBARS foi estimado

utilizando o coeficiente de extinção molar de $155 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$ após a subtração da absorbância obtida a 660 nm daquela a 532 nm.

2.3-Extração de proteínas para ensaios enzimáticos

Amostra de 0,1 g de folhas frescas foram maceradas em almofariz na com pistilo na presença de N_2 líquido, seguido da extração com tampão Tris-HCl 100 mM pH 8,0 contendo 30 mM de DTT, 20% de glicerol e 3% de PEG-6000. Para atividade das enzimas peroxidase de ascorbato e dismutase de superóxido o pH do tampão foi de pH 7,0 e o DTT foi substituído por 5 mM de ascorbato. Após a extração o extrato foi centrifugado a $14.000 \times g$ em temperatura de 4°C durante 30 min. O conteúdo de proteínas solúveis foi determinado conforme Bradford (1976), e estimado com base em curva padrão utilizando albumina de soro bovino P.A.

2.3.1-Atividade da peroxidase de ascorbato (APX)

A atividade da peroxidase de ascorbato foi determinada conforme método descrito por Nakano & Asada (1981). Alíquotas de 0,1 ml de extrato protéico foram adicionadas ao meio de reação composto de 2,7 ml de tampão fosfato de potássio 50 mM (pH 6,0), contendo 0,5 mM de ácido ascórbico P.A. A reação foi iniciada pela adição de H_2O_2 30 mM ao meio de reação e acompanhada pelo decaimento da absorbância em 290 nm em espectrofotômetro durante 300 segundos, com leitura sucessivas em intervalos de 30 seg. A atividade da APX foi estimada utilizando o coeficiente e de extinção molar de $2,8 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$ para o ascorbato, em 290 nm, e expressa como $\mu\text{mol AsA g}^{-1} \text{ MF min}^{-1}$ ou de forma específica, $\mu\text{mol AsA g}^{-1} \text{ mg}^{-1} \text{ prot. min}^{-1}$.

2.3.2-Atividade da dismutase do superóxido (SOD)

A atividade da dismutase de superóxido foi determinada conforme metodologia descrita por Gianopolitis e Ries (1977). Alíquotas de 0,1 ml foram transferidas para tubos ensaio protegidos da luz, contendo tampão fosfato de potássio 50 mM, pH 7,8, contendo 0,1 mM de EDTA, 13 mM de L-metionina e 75 μM de NBT. A reação foi iniciada pela adição de 2 mM de riboflavina e rápida transferência dos tubos, sem a proteção da luz, para câmara iluminada por lâmpada de 30 wats ($30 \mu\text{mol de fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), durante 6 minutos. A reação foi interrompida pelo desligamento da luz, os tubos serão revestidos por filme escuro para proteção da luz e realizadas leituras a 540 nm. A atividade da enzima foi estimada com base

na inibição do NBT e uma unidade de atividade foi considerada como a quantidade da enzima necessária para inibir 50% da sua redução (BEAUCHAMP E FRIDOVICH, 1971) e expressa em U.A. g^{-1} MF min^{-1} ou de forma específica, U.A. mg^{-1} prot. min^{-1} .

2.3.3-Atividade da peroxidase de fenóis (POX)

A atividade da enzima peroxidase de fenóis foi determinada conforme Kar et al, (1976). A mistura de ensaio da atividade total de peroxidase compreende um volume total de 5 mL, contendo: K_2HPO_4 125 μmols , pH 6,8, Pirogalol 50 μmols , H_2O_2 50 μmols , e 1 mL de extrato diluído 20 vezes. Este foi incubado por 5 min a 25°C após o qual a reação foi paralizada pela adição de 0,5 mL de H_2SO_4 5% (v/v). A quantidade de purpurogalina formada foi determinada pela observação da absorbância a 420 nm. O ensaio do método avalia a oxidação do pirogalol para purpurogalina pela peroxidase quando catalizada pela peroxidase a 420 nm e a 20°C .

2.4-Extração e dosagem de antioxidantes não enzimáticos

2.4.1-Conteúdo de glutathiona reduzida (GSH)

Os conteúdos de glutathiona reduzida foram determinados conforme Griffith (1980). Amostras de folhas frescas (0,1 g) foram maceradas em almofariz na presença de N_2 líquido, até obtenção da farinha, seguido da adição de 1,0 ml de TCA 5% e maceração por mais 3 min. O extrato foi centrifugado a 14.000 x g por 15min em temperatura de 4°C e alíquotas do sobrenadante foram utilizadas para reação. Para determinação da GSH 0,2 ml do sobrenadante foi adicionado em tubos de ensaio seguido da adição de 2,6 ml de tampão fosfato de sódio 150 mM pH 7,4, 1 ml de tampão fosfato de sódio 100 mM pH 7,0 e 0,2 ml de DTNB 30 mM, em tampão fosfato 100 mM pH 7,0. Após a reação foram realizadas leituras em espectrofotômetro a 412 nm. O conteúdo de glutathiona foi estimado com base em curva padrão a partir de GSS P.A.

2.4.2-Conteúdo de ascorbato reduzido (ASA)

Os conteúdos de ascorbato total e das formas reduzida e oxidada foram determinados conforme Kampfenkel et al, (1995). Amostras de folhas frescas (0,1 g) foram maceradas em almofariz na presença de N_2 líquido, até obtenção da farinha, seguido da adição de 1,0 ml de TCA 6% e maceração por mais 3 min. O extrato foi centrifugado a 14.000 x g por 15 min em

temperatura de 4 °C e alíquotas do sobrenadante foram utilizadas para reação. Para o conteúdo de ascorbato reduzido alíquotas de 0,1 ml do sobrenadante foram adicionadas ao meio de reação contendo 0,3 ml de tampão fosfato de potássio 200 mM pH 7,4, 0,1 ml de água destilada, 0,5 ml de TCA 10%, 0,4 ml de H₂PO₄ 45%, 0,4 ml de bipyridil 4% e 0,2 ml de FeCl₃.

2.5-Delineamento estatístico e análise dos dados

O experimento foi realizado em delineamento inteiramente casualizado (DIC) com tratamentos dispostos em esquema fatorial 3 x 4, três doses de NaCl (0, 50 e 100 mM) e quatro tipos de mudas enxertadas (CCP 76/CCP 76, CCP 76/CCP 09, CCP 09/CCP 09 e CCP 09/CCP 76), com três repetições por tratamento, totalizando 36 parcelas com cada uma delas representada por um vaso contendo uma muda. Os dados referentes às variáveis mensuradas foram submetidos ao teste F a 5% de significância, por meio de análise de variância, e as médias das variáveis foram submetidas ao teste de Tukey em mesmo nível de probabilidade.

3-RESULTADOS

3.1- Caracterização fisiológica das plantas de cajueiro em respostas ao estresse salino

As combinações de enxertos e porta-enxertos de cajueiro anão precoce, reduziram o crescimento e apresentaram folhas mais cloróticas e necróticas aos 30 dias, sintomas típicos de toxicidade por sal (Figura 2). As mudas CCP 76/CCP 76 apresentaram sintomas de clorose, não evoluindo para necrose, associado a intensa redução de crescimento quando expostas a 50 e 100 mM de NaCl, comparado as plantas controle (Figura 2A). Por outro lado, as mudas obtidas pela enxertia do CCP 76 sobre o CCP 09 (CCP 76/CCP 09) apresentaram clorose foliar apenas quando foram cultivadas na presença de 100 mM de NaCl, indicando menor sensibilidade ao sal em relação as mudas CCP76/CCP 76 (Figura 2A e B).

As mudas auto-enxertadas CCP 09/CCP 09 apresentaram redução de crescimento em reposta a 50 mM de NaCl sem expressar clorose foliar, enquanto naquelas expostas a 100 mM a redução ocorreu associada a intensa necrose (Figura 3C). De forma similar, as mudas com enxertos do CCP 09 sobre o porta-enxerto CCP 76 apresentaram fortes sintomas de necrose foliar em repostas a salinidade (50 e 100 mM), se comparadas as plantas controle (Figura 2D). Em conjunto, os resultados mostram que o porta-enxerto CCP 09 nas mudas CCP 76/CCP 09 promoveu uma menor sensibilidade das mudas sob elevada salinidade (100 mM). Por outro

lado, as mudas com enxertos (parte aérea) do CCP 09 apresentaram maior sensibilidade ao sal em relação aquelas obtidas com enxertos do CCP 76, sugerindo que nessas combinações esse caráter está mais condicionado ao genótipo enxerto do que ao genótipo do porta-enxerto.

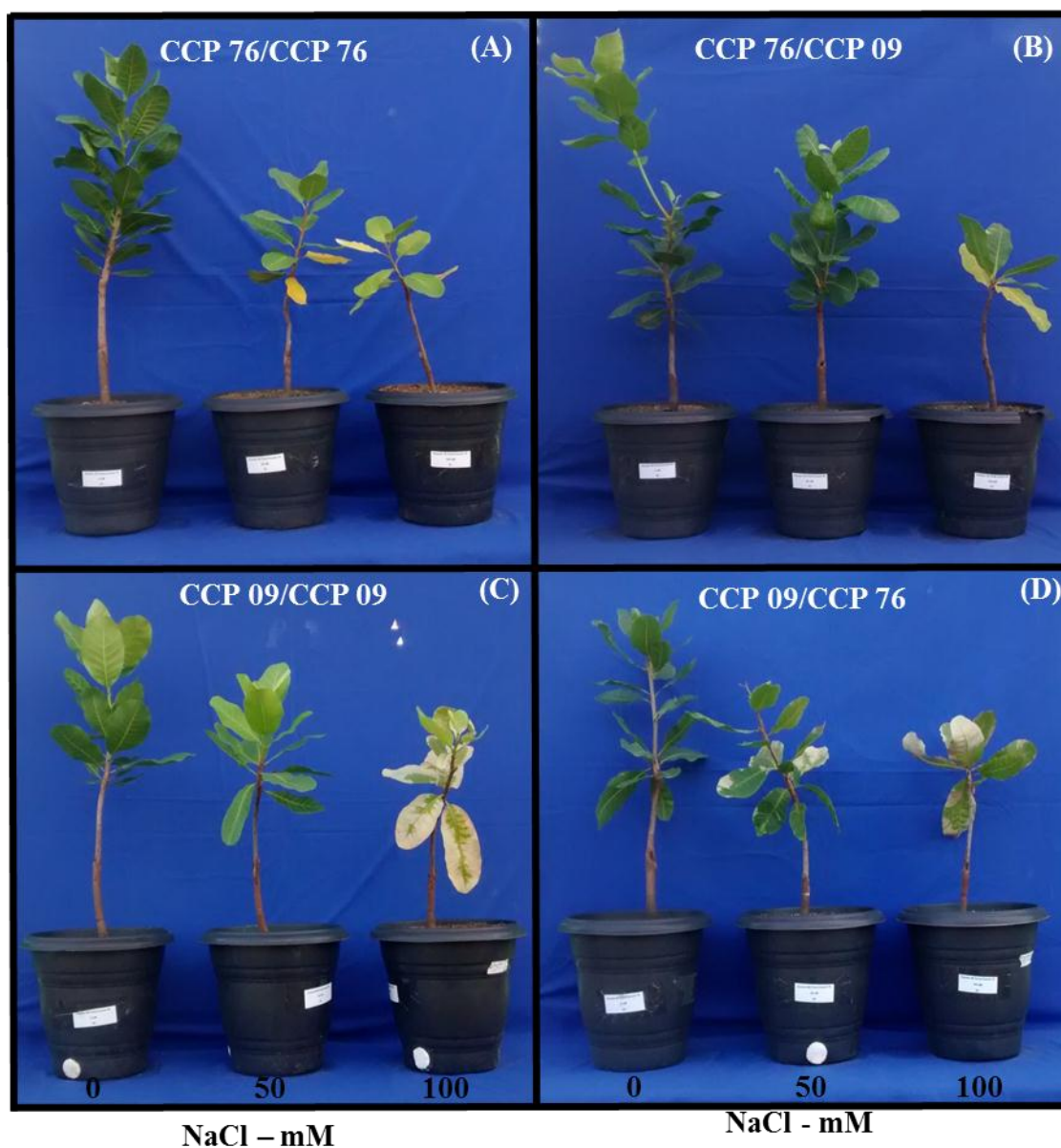


Figura 2. Sintomas visuais de toxicidade (injúrias foliares e restrição de crescimento) em mudas enxertadas de cajueiro anão precoce obtidas por enxertias recíprocas dos clones CCP 76 e CCP 09 cultivadas na ausência (controle) e presença de salinidade com NaCl (50 e 100 mM) durante 30 dias em condições de casa de vegetação. Os sintomas foram registrados em plantas selecionadas entre três repetições representativas dentro de cada tratamento, quanto ao número de folhas, tamanho da parte aérea e injúrias foliares.

As mudas com enxertos do CCP 76 (CCP 76/CCP 76 e CCP 76/CCP 09) apresentaram maior conteúdo de massa fresca foliar em relação aquelas enxertadas com enxertos do CCP

09 (CCP 09/CCP 09 e CCP 09/CCP 76), quando cultivadas na ausência do sal (Figura 3A). Por outro lado, nas mudas com enxertos do CCP 76 sob 50 mM de NaCl ocorreu redução de 20% da massa fresca foliar, enquanto as mudas com enxertos do CCP 09 não apresentaram redução do teor de massa nessa concentração (50 mM) do sal. Esses dados indicam que apesar da parte aérea das mudas com enxertos do CCP 09 ser menor, estas foram menos afetadas pela dose moderada do NaCl (50 mM). Nas mudas CCP 76/CCP 76 e CCP 76/CCP 09 expostas a 100 mM ocorreu reduções de 60% e 88%, respectivamente, do conteúdo da massa foliar, enquanto que nas mudas CCP 09/CCP 09 e CCP 09/CCP 76 essas reduções foram de 80% e 90%, respectivamente, em relação aos controles.

As diferentes combinações de enxerto e porta-enxertos avaliadas não apresentaram diferenças significativas do conteúdo de massa fresca de caules quando cultivadas na ausência do sal (Figuras 3B). Quando expostas a concentração moderada do sal as mudas CCP 76/CCP 76 e CCP 76/CCP 09 apresentaram redução similar de 11% do conteúdo de massa dos caules, enquanto nas combinações CCP 09/CCP 09 e CCP 09/CCP 76 essa redução foi em média de 22%, ambos comparadas aos respectivos controles (Figura 3B). Apesar da sensível diferença da massa de caules entre as mudas expostas a dose moderada do sal, naquelas submetidas a dose elevada ocorreu uma redução similar de cerca de 57% da massa de caules em todas as combinações avaliadas, comparadas aos respectivos controles.

As mudas auto enxertadas CCP 76/CCP 76 apresentaram massa fresca radicular 12% maior em relação às demais mudas, quando crescidas na ausência da salinidade (Figura 3C). Na presença de salinidade moderada a redução da massa radicular foi de 21% nas mudas CCP 76/CCP 76, enquanto naquelas CCP 76/CCP 09 o crescimento radicular não foi afetado pelo sal, em relação aos controles (Figura 3C). Nas mudas CCP 09/CCP 09 e CCP 09/CCP 76 essa redução foi cerca de 25% comparado aos controles. Apesar dessas diferenças entre mudas dentro de 50 mM, todas as combinações apresentaram redução similar de 57% do conteúdo de massa da raiz em relação aos respectivos controles.

Os sintomas de toxicidade foliar (necrose) associado aos dados de crescimento (menor massa fresca de folhas, caules e raízes) sob salinidade moderada, indicam que as mudas com enxertos (parte aérea) do CCP 09 apresentam maior sensibilidade ao sal em relação aquelas com enxertos do CCP 76. No entanto, quando cultivadas sob salinidade elevada os resultados mostram que as diferentes combinações são severamente e igualmente afetadas com relação ao crescimento de raízes e caules, porém o crescimento foliar é intensamente mais afetado nas

mudas produzidas com o CCP 09 utilizado tanto como enxertos como porta-enxerto (CCP 76/CCP 09; CCP 09/CCP 09 e CCP 76/CCP 09).

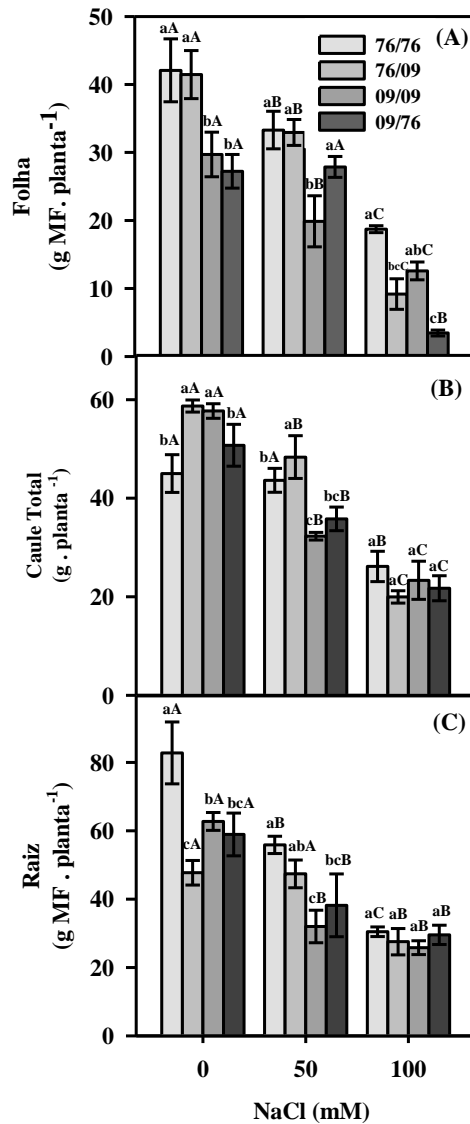


Figura 3. Massa fresca da folha (A), caule (B) e da raiz (C) em plantas enxertadas de cajueiro obtidas por enxertias recíprocas dos genótipos CCP 76 e CCP 09, submetidas à salinidade pelo aumento da concentração de NaCl (0, 50 e 100 mM) na solução nutritiva durante 30 dias. Os valores representam médias de três repetições \pm desvio padrão. Médias apresentando a mesma letra minúscula dentro dos níveis de sal e maiúscula entre os níveis de sal não diferem pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

O conteúdo de clorofilas totais nas mudas auto-enxertadas CCP 76/CCP 76 é cerca de 15% maior em relação as mudas CCP 76/CCP 09 e em média 25% se comparado as mudas CCP 09/CCP 09 e CCP 09/CCP 76, na sequência, quando cultivada na ausência do sal (Figura 4A). Por outro lado, quando expostas a 50 mM e 100 mM de NaCl por 30 dias o teor de

clorofilas totais nas mudas CCP 76/CCP 76 foi 43% e 58% menor, respectivamente, enquanto nas demais combinações não foi afetado pela salinidade (Figuras 4A).

Resultados similares foram observado para o conteúdo de clorofilas *a* e *b* nas mudas auto-enxertadas do CCP 76, reduções de 30% e 55% nas mudas expostas a 50 mM e 100 mM, respectivamente, em relação ao controle, enquanto nos demais tipos de mudas o teor desse pigmento não foi afetado pela salinidade (Figuras 4B e 4C). Entretanto, a relação entre as clorofilas *a* e *b* (razão *a/b*) não foi alterada pelo estresse salino, indicando um aparente mecanismo de ajuste no conteúdo desses pigmentos nos fotossistemas (Figura 4D).

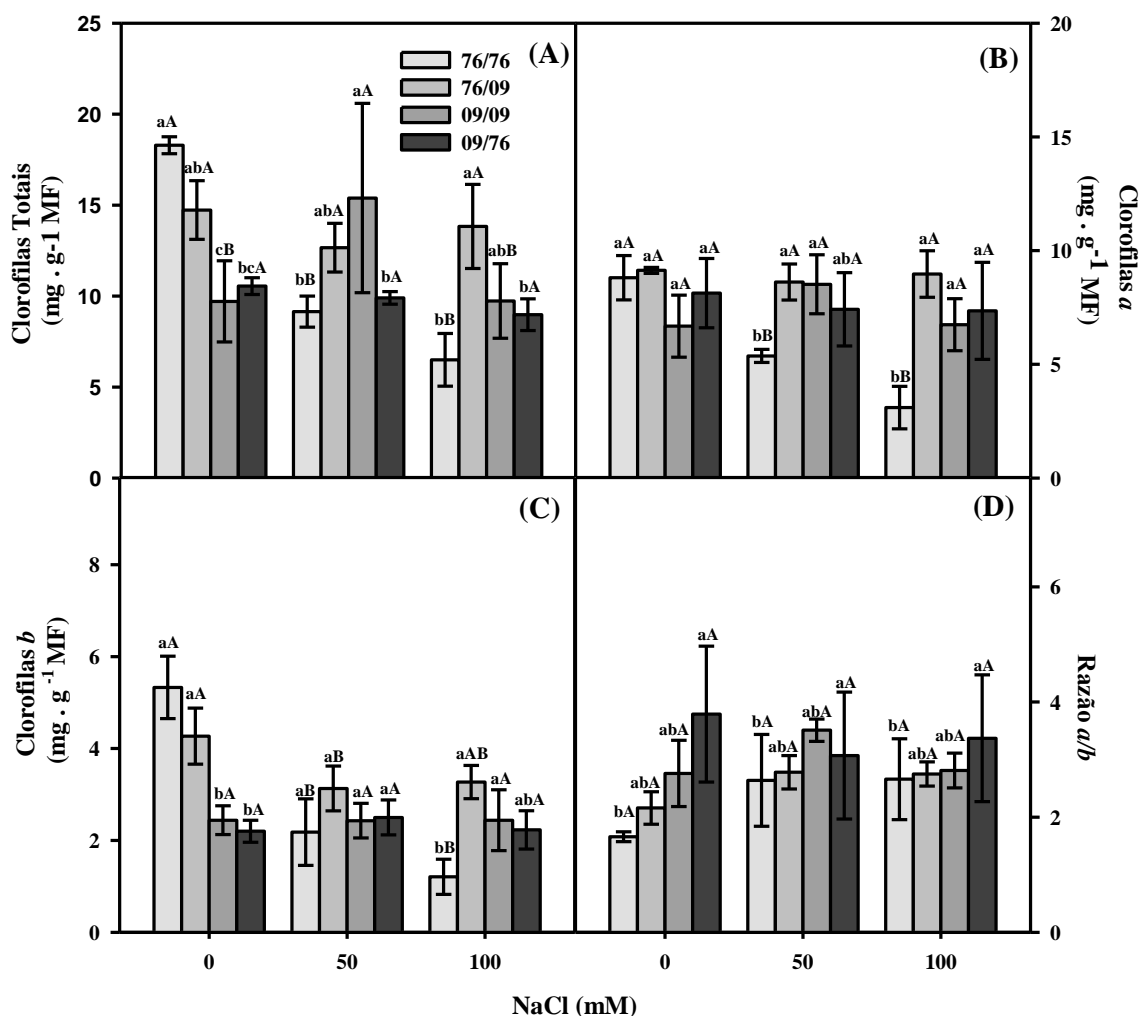


Figura 4. Mudanças nos conteúdos de clorofilas totais (A), clorofilas *a* (B) e *b* (C) e relação clorofilas *a/b* (D) em folhas de plantas enxertadas de cajueiro obtidas por enxertias recíprocas dos genótipos CCP 76 e CCP 09, submetidas à salinidade pelo aumento da concentração de NaCl (0, 50 e 100 mM) na solução nutritiva durante 30 dias. Os valores representam médias de três repetições \pm desvio padrão. Médias apresentando a mesma letra minúscula dentro dos níveis de sal e maiúscula entre os níveis de sal não diferem pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

3.2-Alocação iônica (Na^+ e K^+) em plantas de cajueiro submetidas ao estresse salino

As mudas das diferentes combinações de enxerto e porta-enxerto apresentaram intensa acumulação de Na^+ em folhas, caules e raízes após 30 dias de exposição à salinidade, resposta pouco influenciada pelos tipos de enxerto/porta-enxertos (Tabela 1). Nas mudas com enxertos do CCP 76 (CCP 76/CCP 76 e CCP 76/CCP 09) o acúmulo de sódio foi proporcional com o incremento do NaCl na solução, sendo que o conteúdo de Na^+ foi maior nas plantas expostas a 100 mM em relação aquelas cultivadas sob 50 mM. Por outro lado, o teor de Na^+ foliar nas com enxertos do CCP 09 (CCP 09/CCP 09 e CCP 09/CCP 76) foi similar nas plantas expostas a 50 mM e 100 mM de NaCl, com valores iguais aos observados nas mudas com enxerto CCP 76 quando submetidas a 100 mM do sal. Esse resultado sugere que a alocação do Na^+ na folha foi mais dependente do genótipo do enxerto que do porta-enxerto, visto que as mudas com enxertos do CCP 09 apresentaram teor máximo de Na^+ foliar já no tratamento com 50 mM.

O conteúdo de Na^+ nos segmentos superiores e inferiores de caules das diferentes mudas foi similarmente aumentado em resposta as concentrações moderada e elevada do sal. O aumento do teor de Na^+ em raízes das mudas com enxertos do CCP 76 foi proporcional as doses, em que nas plantas submetidas a concentração mais elevada do NaCl (100 mM) o teor de Na^+ foi superior em relação as mudas expostas a 50 mM. Por outro lado, as mudas com enxertos do CCP 09 apresentaram incrementos similares do teor de Na^+ em resposta as doses moderada e elevada, atingindo valores similares aos observado nas mudas com enxertos do CCP 76 tratadas com 100 mM de NaCl. Em conjunto, os dados indicam que o CCP 76 quando usado como enxerto (parte aérea) parece modular a acumulação de Na^+ sob condições moderada de sal, resultando em um menor conteúdo de Na^+ tanto em folhas quanto em raízes.

As mudas com enxerto do CCP 76 não apresentaram mudanças do conteúdo de K^+ foliar sob salinidade (Tabela 2). Por outro lado, as mudas com enxertos CCP 09 apresentaram intensa redução do conteúdo de K^+ nas folhas, atingido reduções médias de 45% nas mudas CCP 09/CCP 09 e de 18% naquelas CCP 09/CCP 76, em relação aos respectivos controles (Tabelas 2). O conteúdo de K^+ foi similar em tecidos de caules entre as diferentes combinações de enxertias aqui avaliadas e não foi afetado pelo sal. No entanto, o teor de K^+ foi severamente reduzido (~30%) em raízes de todas as mudas testadas em relação ao controle. A relação K^+/Na^+ foi igualmente reduzida (60-70%) em folhas, caules e raízes de todas as mudas sob salinidade, com reduções similares sob 50 mM e 100 mM (Figura 3), isso demonstra que uma dose moderada de sal é suficiente para causa desequilíbrio nutricional (pelo menos em relação ao K^+) no cajueiro.

Tabela 1. Conteúdo de Sódio em tecidos de folhas, caules superior e inferior e raízes de plantas enxertadas de cajueiro obtidas por enxertias recíprocas dos genótipos CCP 76 e CCP 09, submetidas à salinidade pelo aumento da concentração de NaCl (0, 50 e 100 mM) na solução nutritiva durante 30 dias.

Combinacões	NaCl (mM)	Partes da planta			
		Folhas	Caule superior	Caule inferior	Raiz
CCP 76/76	0	166,9±9,3abC	117,1±3,5aB	124,6±9,3aB	98,1±10,0aC
	50	343,9±16,1aB	309,0±19,6aA	281,6±14,0bA	170,5±9,5bcB
	100	411,2±30,5aA	343,9±26,6abA	321,4±24,4aA	280,3±7,6aA
CCP 76/09	0	124,6±9,3bC	107,1±9,3aB	122,1±9,3aB	109,1±5,8aB
	50	281,6±12,7aB	304,0±23,1abA	338,9±31,3aA	132,3±15,4cB
	100	403,7±12,2aA	301,5±19,6bA	328,9±21,1aA	198,5±24,8bA
CCP 09/09	0	114,6±18,6bB	112,1±16,1aC	127,1±12,2aC	93,4±3,8aB
	50	343,9±16,1aA	249,2±17,6bB	244,2±12,7bB	236,7±31,0aA
	100	361,3±41,5aA	368,8±23,1aA	363,8±30,7aA	275,7±25,0aA
CCP 09/76	0	204,3±15,3aB	119,6±16,1aB	112,1±16,1aC	113,7±11,6aB
	50	346,4±43,3aA	323,9±35,7aA	184,4±9,3cB	211,8±7,9abA
	100	388,7±26,6aA	294,0±19,6bA	314,0±18,3aA	177,5±23,2bA

Os valores representam médias de três repetições ± desvio padrão. Médias dentro da mesma coluna, para enxertia, com mesma letra minúscula não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$). Médias dentro da mesma coluna, para salinidade, iguais seguidas da mesma letra maiúscula não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

Tabela 2. Conteúdo de Potássio em tecidos de folhas, caules superior e inferior e raízes de plantas enxertadas de cajueiro obtidas por enxertias recíprocas dos genótipos CCP 76 e CCP 09, submetidas à salinidade pelo aumento da concentração de NaCl (0, 50 e 100 mM) na solução nutritiva durante 30 dias.

Combinacões	NaCl (mM)	Partes da planta			
		Folhas	Caule superior	Caule inferior	Raiz
CCP 76/76	0	235,5±15,4aA	270,7±24,5aA	182,9±24,8bB	197,3±15,3bA
	50	197,9±12,7aA	275,6±27,6aA	165,4±6,1bB	145,6±11,5bB
	100	220,5±24,8aA	300,7±28,1aA	192,9±12,7bA	151,9±5,8abB
CCP 76/09	0	200,5±12,7aA	305,7±19,7aA	165,4±16,2bB	238,1±25,5aA
	50	208,1±18,7aA	290,7±14,1aA	190,4±15,4bB	115,9±5,8bB
	100	205,5±18,7aA	275,6±49,6aA	180,4±10,6bA	136,2±19,9abB
CCP 09/09	0	233,1±12,2aA	320,8±19,7aA	187,9±6,1aB	213,0±13,4abA
	50	130,3±12,7bB	323,3±10,6aA	197,9±15,4aB	184,8±9,6aAB
	100	135,3±6,1bB	325,8±23,2aA	255,6±28,1aA	173,8±7,6aB
CCP 09/76	0	240,6±16,2aA	345,8±26,7aA	160,4±19,7bB	205,2±11,0abA
	50	185,4±12,7aB	273,1±25,5aA	162,9±9,3bB	144,1±5,8bB
	100	197,9±15,4aB	258,1±30,2aA	220,5±24,8bA	126,8±20,3bB

Os valores representam médias de três repetições ± desvio padrão. Médias dentro da mesma coluna, para enxertia, com mesma letra minúscula não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$). Médias dentro da mesma coluna, para salinidade, iguais seguidas da mesma letra maiúscula não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

Tabela 3. Relação K^+/Na^+ em tecidos de folhas, caules superior e inferior e raízes de plantas enxertadas de cajueiro obtidas por enxertias recíprocas dos genótipos CCP 76 e CCP 09, submetidas à salinidade pelo aumento da concentração de NaCl (0, 50 e 100 mM) na solução nutritiva durante 30 dias.

Combinações	NaCl (mM)	Partes da planta			
		Folhas	Caule superior	Caule inferior	Raiz
CCP 76/76	0	1,41±0,06aA	2,31±0,15aA	1,47±0,21abA	2,04±0,28aA
	50	0,58±0,04aB	0,89±0,04aB	0,59±0,03abB	0,86±0,10aB
	100	0,54±0,08aB	0,88±0,12aB	0,60±0,05abB	0,59±0,06aB
CCP 76/09	0	1,61±0,11aA	2,86±0,18aA	1,35±0,03bA	2,18±0,11aA
	50	0,74±0,08aB	0,96±0,05aB	0,57±0,08bB	0,88±0,07aB
	100	0,51±0,03aB	0,92±0,21aB	0,55±0,03bB	0,69±0,05aB
CCP 09/09	0	2,10±0,39aA	2,90±0,32aA	1,49±0,09aA	2,29±0,23aA
	50	0,38±0,04aB	1,30±0,08aB	0,82±0,10aB	0,79±0,10aB
	100	0,38±0,05aB	0,89±0,10aB	0,71±0,11aB	0,64±0,08aB
CCP 09/76	0	1,19±0,15aA	2,97±0,58aA	1,45±0,19aA	1,82±0,14aA
	50	0,54±0,06aB	0,86±0,14aB	0,88±0,03aB	0,68±0,03aB
	100	0,51±0,01aB	0,89±0,15aB	0,70±0,04aB	0,71±0,02aB

Os valores representam médias de três repetições \pm desvio padrão. Médias dentro da mesma coluna, para enxertia, com mesma letra minúscula não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$). Médias dentro da mesma coluna, para salinidade, iguais seguidas da mesma letra maiúscula não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

3.3- Mudanças fotossintéticas influenciadas pelos genótipos do enxerto e porta-enxerto associadas ao estresse salino

As diferentes combinações de enxerto/porta-enxerto de cajueiro apresentaram intensa redução da fotossíntese líquida (P_N) com o aumento da salinidade no meio de crescimento. As mudas cultivadas na ausência da salinidade não apresentaram diferenças significativas na fixação de carbono, independente da combinação entre enxertos e porta-enxertos (Figura 5A). Por outro lado, as mudas das combinações CCP 76/CCP 76, CCP 76/CCP 09 e CCP 09/CCP 76 apresentaram redução média de 64% da P_N se comparadas aos controles, enquanto que na combinação CCP 09/CCP 09 essa redução foi de apenas 42%. Nas mudas expostas a concentração mais elevada do NaCl a redução da P_N nas combinações CCP 76/CCP 76, CCP 09/CCP 09 e CCP 09/CCP 76 foi cerca de 80% em relação aos controles, enquanto nas mudas CCP 76/CCP 09 a redução foi de 64% (Figura 5A).

Os dados mostram que as mudas auto-enxertadas do genótipo CCP 09 apresentam maior fixação de CO_2 comparadas às demais combinações quando expostas a concentração moderada do sal (50 mM), resposta que não foi mantida na presença do nível mais elevado do

NaCl (100 mM). Os resultados mostram ainda, que as mudas CCP 76/CCP 09 apresentaram a mesma intensidade de redução da P_N quando tratadas com 50 e 100 mM do NaCl, resultando numa P_N cerca de 100% maior nas mudas sob 100 mM de NaCl comparado as demais combinações (Figura 5A). Esse padrão apresentado pelas diferentes combinações de enxerto e porta-enxerto foi mantidos para as medidas de condutância estomática (g_s) e eficiência de carboxilação instantânea (relação P_N/C_i) (Figura 5A e B).

As diferentes mudas não apresentaram diferenças da g_s quando cultivadas na ausência da salinidade, indicando uma baixa variabilidade genotípica para essa característica (Figura 5B). Por outro lado, as mudas CCP 76/CCP 76 e CCP 76/CCP 09 apresentaram reduções de 80% da g_s e nas mudas CCP 09/CCP 09 e CCP 09/CCP 76 essa redução foi de apenas 41% e 65%, respectivamente, quando submetidas a 50 mM de NaCl em relação aos respectivos controles. De forma similar, nas combinações de enxerto/porta-enxerto expostas a concentração mais elevada do sal a redução da g_s foi cerca de 80% nas combinações CCP 76/CCP 76, CCP 76/CCP 09 e CCP 09/CCP 76, porém foi de apenas 60% para a combinação CCP 09/CCP 09 (Figura 5B). Esse padrão de alterações para P_N e g_s , mais influenciado pela salinidade e aparentemente menos depende dos genótipos de cajueiro, foi bem relacionado com a P_N/C_i das mudas nas diferentes condições.

Nas mudas mantidas na ausência da salinidade não foi observada diferenças marcantes para a relação P_N/C_i (Figura 5C). No entanto, nas mudas submetidas a 50 mM de NaCl ocorreram reduções de médias de 85% para as combinações CCP 76/CCP 76, CCP 76/CCP 09 e CCP 09/CCP 76 e de cerca de 55% para a combinação CCP 09/CCP 09. Esse efeito na relação P_N/C_i foi intensificado pelo aumento da concentração de NaCl, resultando em reduções médias de 83% para as mudas CCP 76/CCP 76, CCP 76/CCP 09 e CCP 09/CCP 76 e de 67% para as mudas CCP 09/CCP 09. Em conjunto, os dados mostram que a eficiência da assimilação de CO_2 nas mudas sob salinidade moderada (50 mM) foi favorecida pelo genótipo do porta-enxerto CCP 09 apenas na auto enxertia (CCP 09/CCP 09), indicado pela maior P_N (80%), g_s (150%) e relação P_N/C_i (100%), se comparado as demais combinações. Por outro lado, sob salinidade elevada (100 mM) a eficiência de assimilação de carbono parece ser mais dependente da combinação do enxerto e porta-enxerto do que de genótipos do enxerto e/ou porta-enxertos isolados, como demonstrado pela maior P_N (100%), g_s (60%) e relação P_N/C_i (110%) observada para as mudas de CCP 76 enxertado sobre o CCP 09, em relação as demais combinações.

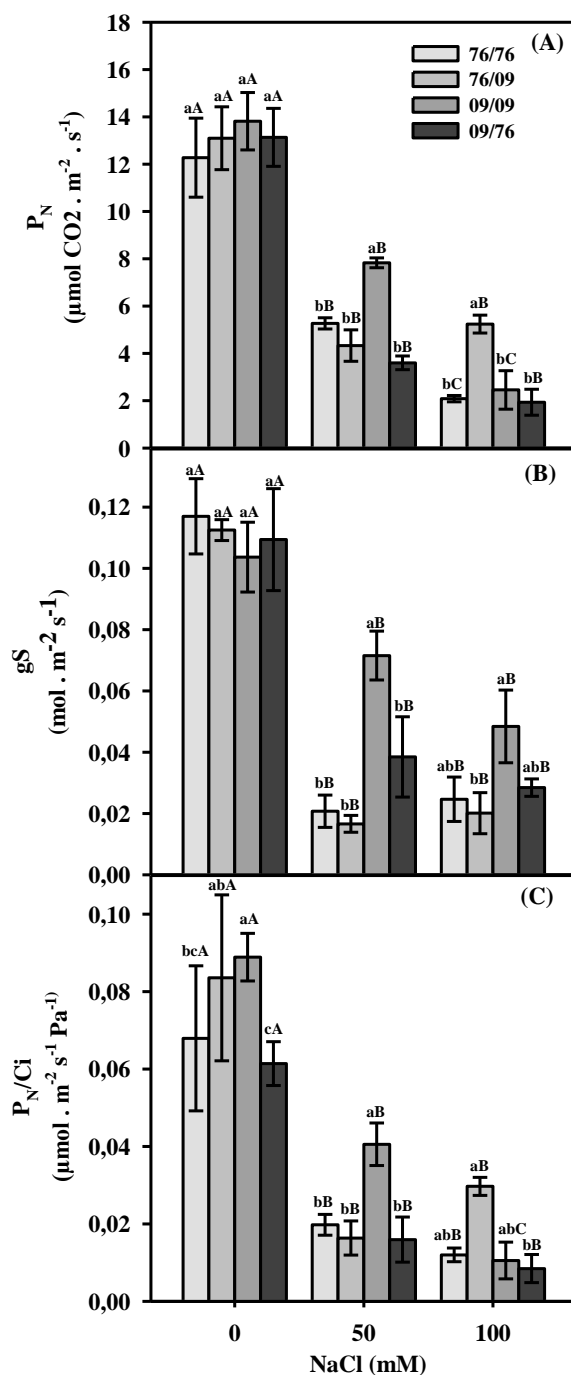


Figura 5. Mudanças na assimilação de CO₂ (A), condutância estomática (B) e eficiência instantânea de carboxilação (C) em plantas enxertadas de cajueiro obtidas por enxertias recíprocas dos genótipos CCP 76 e CCP 09, submetidas à salinidade pelo aumento da concentração de NaCl (0, 50 e 100 mM) na solução nutritiva durante 30 dias. Os valores representam médias de três repetições \pm desvio padrão. Médias apresentando a mesma letra minúscula dentro dos níveis de sal e maiúscula entre os níveis de sal não diferem pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

A redução da atividade fotossintética em resposta a salinidade aparentemente não ocorreu associada à danos fotooxidativos nos fotossistemas, como indicado pela manutenção

da eficiência quântica potencial (F_v/F_m) em todas as combinações enxerto/porta-enxertos (Figura 6A). No entanto, os dados mostram que a eficiência quântica efetiva do PSII ($\Delta F/F_m'$) foi reduzida pela salinidade (Figura 6B), associada com reduções na taxa aparente de transporte de elétrons (ETR) e no quenching fotoquímico (qP) em todas as combinações de enxerto/porta-enxerto (Figuras 6C e D). Essa resposta indica ocorrência de redução da atividade fotoquímica, o que pode ter contribuído para a proteção oxidativa.

Associado a essa proteção, foi observado aumento da dissipação do excesso de energia na forma de calor, indicado pelo aumento do quenching não fotoquímico (NPQ) em resposta ao aumento da salinidade (Figura 6E). Por outro lado, foi observado um aumento do excesso de elétrons para redução do CO_2 , indicado pelo aumento da relação ETR/P_N em resposta ao sal para todas as combinações de enxerto/porta-enxerto avaliadas (Figura 6F). O que pode indicar uma perda na eficiência fotossintética pelo aumento da ETR/P_N e redução na P_N/C_i (Figura 5C) em mudas enxertadas de cajueiro anão precoce quando submetidas ao estresse salino, um padrão de respostas pouco influenciado pelos tipos de enxerto e/ou porta-enxerto.

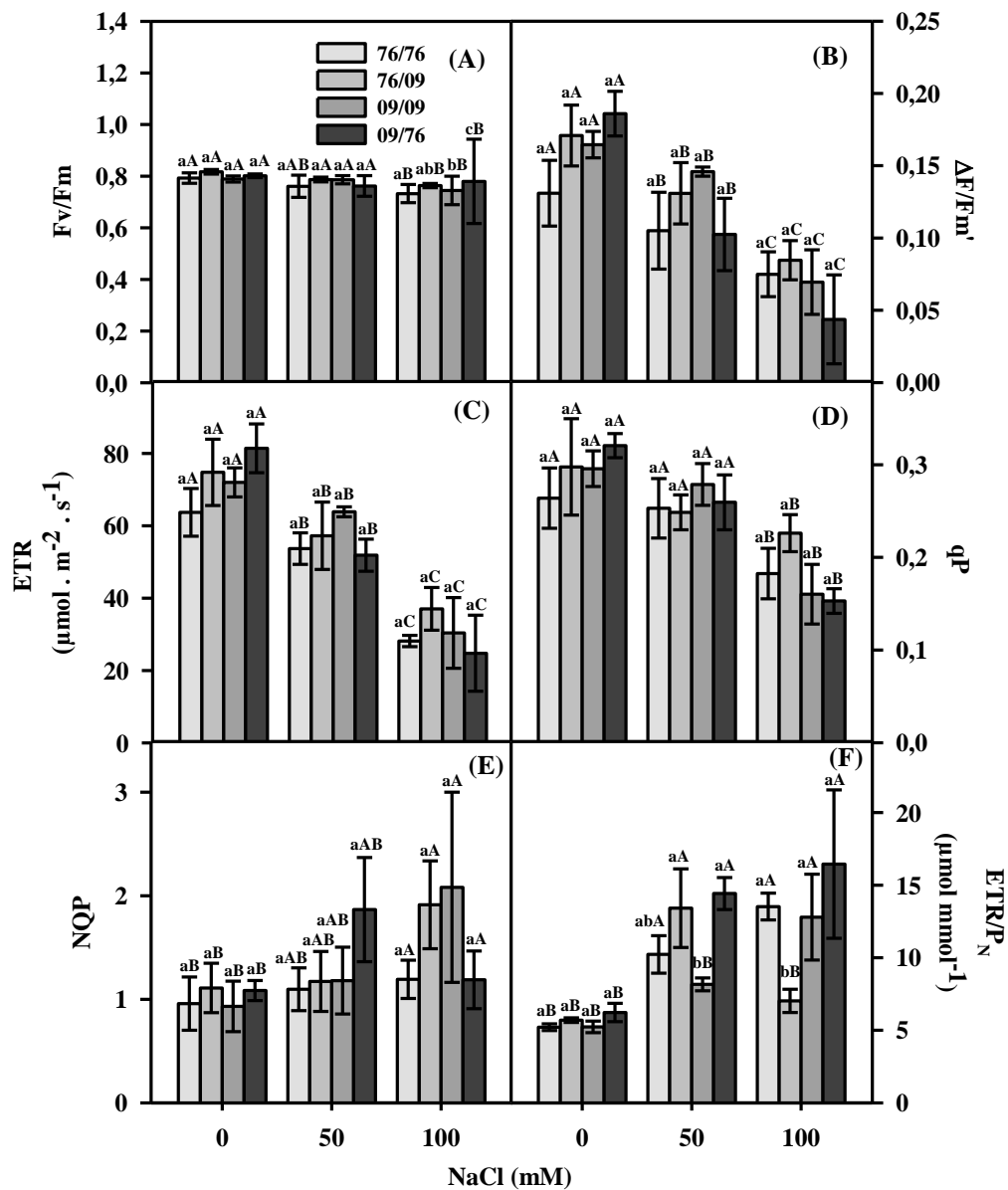


Figura 6. Eficiência quântica máxima (A) e efetiva do PSII (B) taxa aparente de transporte de elétrons (C), quenching fotoquímico (D), quenching não fotoquímico (E) e razão da taxa aparente de transporte de elétrons pela assimilação de CO₂ (F) em plantas enxertadas de cajueiro obtidas por enxertias recíprocas dos genótipos CCP 76 e CCP 09, submetidas à salinidade pelo aumento da concentração de NaCl (0, 50 e 100 mM) na solução nutritiva durante 30 dias. Os valores representam médias de três repetições \pm desvio padrão. Médias apresentando a mesma letra minúscula dentro dos níveis de sal e maiúscula entre os níveis de sal não diferem pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

3.4-Danos e proteção oxidativas em respostas ao estresse salino em plantas de cajueiro

Os resultados mostraram que as mudas com enxertos do CCP 76 e auto enxertadas do CCP 09 (CCP 09/CCP 09) não apresentaram mudanças no conteúdo de H₂O₂ quando

cultivadas na ausência e presença da salinidade (Figura 7A). Por outro lado, as mudas obtidas pela combinação CCP 09/CCP 76 apesar de possuírem um conteúdo de H_2O_2 endógeno cerca de 50% menor em relação as demais, apresentaram um incremento médio de 20% do teor de H_2O_2 foliar em repostas a salinidade (Figura 7A). O conteúdo de TBARS em folhas das mudas CCP 76/CCP 09 foi menor na ausência do tratamento salino quando comparado com as demais combinações (Figura 7B). As mudas da combinação CCP 76/CCP 76 não apresentaram mudanças do conteúdo de TBARS em resposta a salinidade, enquanto as demais combinações de enxerto/porta-enxerto apresentaram sensíveis reduções do teor de TBARS quando expostas a salinidade (Figuras 7B).

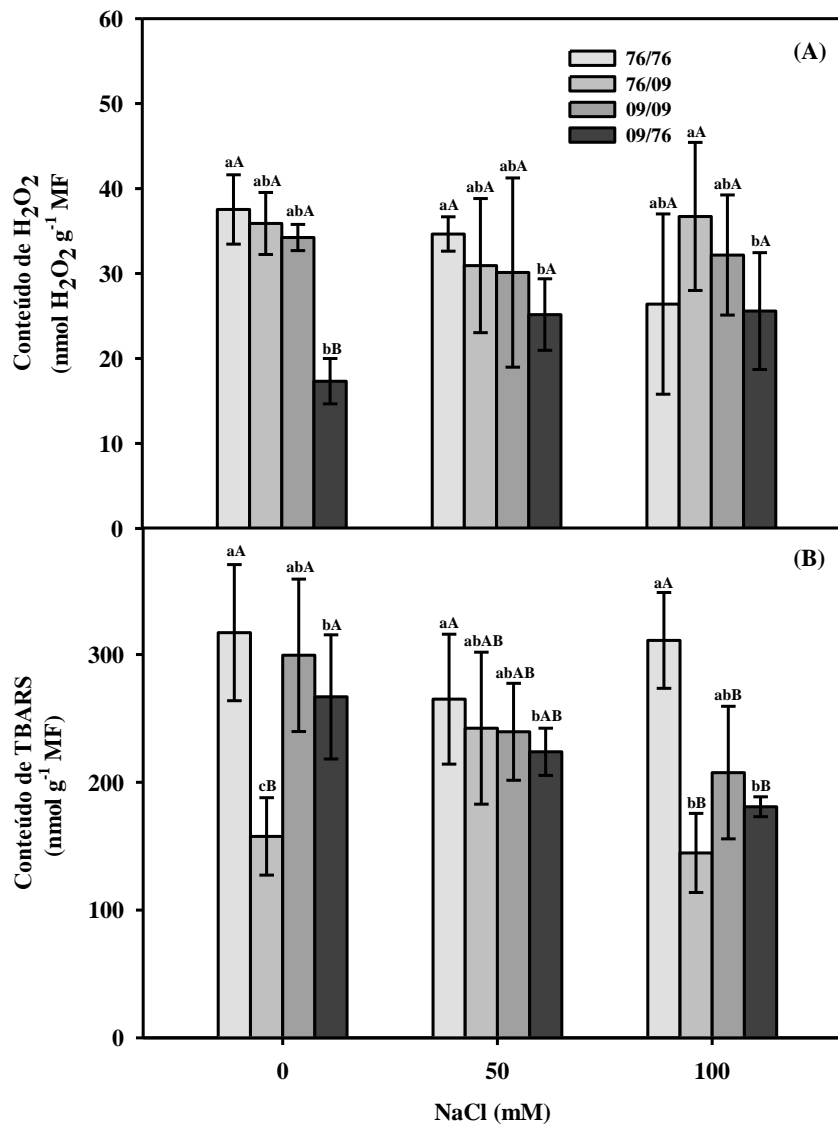


Figura 7. Conteúdo do peróxido de hidrogênio (A) e peroxidação de lipídios (B) em plantas enxertadas de cajueiro obtidas por enxertias recíprocas dos genótipos CCP 76 e CCP 09, submetidas à salinidade pelo aumento da concentração de NaCl (0, 50 e 100 mM) na solução nutritiva durante 30 dias. Os valores representam médias de três repetições \pm desvio padrão. Médias apresentando a mesma letra minúscula dentro dos níveis de sal e maiúscula entre os níveis de sal não diferem pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

A atividade da enzima dismutase do superóxido (SOD) foliar das mudas CCP 76/CCP 09 foi menor (~20%) se comparada às demais mudas, quando cultivadas na ausência do sal (Figura 8A). A salinidade moderada (50 mM) não afetou a atividade da SOD nas diferentes combinações, porém foi relativamente menor nas mudas CCP 76/CCP 76 (20%) e naquelas CCP 09/CCP 76 (43%) quando submetidas à salinidade elevada (100 mM), se comparadas aos respectivos controles (Figura 8A). A atividade da enzima peroxidase do ascorbato (APX) foi similar nas mudas CCP 76/CCP 76 e CCP 09/CCP09, porém a atividade da APX nessas

mudas foi cerca de 20% menor e 58% maior se comparadas às mudas CCP 76/CCP 09 e CCP 09/CCP 76, respectivamente, quando crescidas na ausência do sal (Figura 8B). Nas mudas expostas a salinidade a atividade da APX foi 18% maior na combinação CCP 76/CCP 76, porém não foi alterada nas demais combinações se comparado aos respectivos controles.

Na ausência do sal, a atividade da peroxidase de fenóis (POX) em folhas das mudas CCP 09/CCP 09 foi 40% maior em relação aquelas CCP 09/CCP 76 e cerca de 180% maior se comparado às mudas com enxertos do CCP 76 (Figura 8C). Sob da salinidade elevada, a atividade da POX nas Mudas CCP 76/CCP 09 foi cerca de 27% maior comparado ao controle, enquanto que nas mudas com CCP 09/CCP 09 a atividade dessa enzima foi reduzida em 32% sob salinidade. O conteúdo endógeno de ascorbato reduzido (ASC) em folhas das mudas com enxertos CCP 76 foi 50% menor se comparado as mudas com enxertos CCP 09, um caráter aparentemente genético (Figura 9A). Nas mudas com enxertos do CCP 76 e CCP 09 (parte aérea) expostas a salinidade elevada o conteúdo de ASC foliar foi sensivelmente maior (18%) comparado aos respectivos controles (Figura 9A).

O conteúdo de glutathiona reduzida (GSH) em folhas das mudas CCP 76/CCP 76 foi 50% menor em relação as demais combinações de enxertia na ausência do sal (Figura 9B). Apesar da diferença endógena do teor de GSH foliar das combinações, as mudas submetidas a salinidade apresentaram acréscimos similares de 30% quando submetidas a 100 mM de NaCl, se comparadas aos respectivos controles. Em conjunto, os dados mostram que as alterações do estado redox celular em folhas das mudas foi pouco afetado pela salinidade. Os indicadores de danos oxidativos (H_2O_2 e TBRAS) sugerem que estresse salino não induziu danos oxidativos aparente nas mudas avaliadas. De forma similar, a proteção oxidativa, enzimática avaliada com base nas enzimas SOD e APX, corroboram a baixa alteração redox observada. Por outro lado, a manutenção da atividade da POX associado ao expressivo aumento dos antioxidantes ASC e GSH em resposta a salinidade, indicam que esses componentes enzimáticos e não enzimáticos estão associados com relativa proteção oxidativa na espécie sob condições salina.

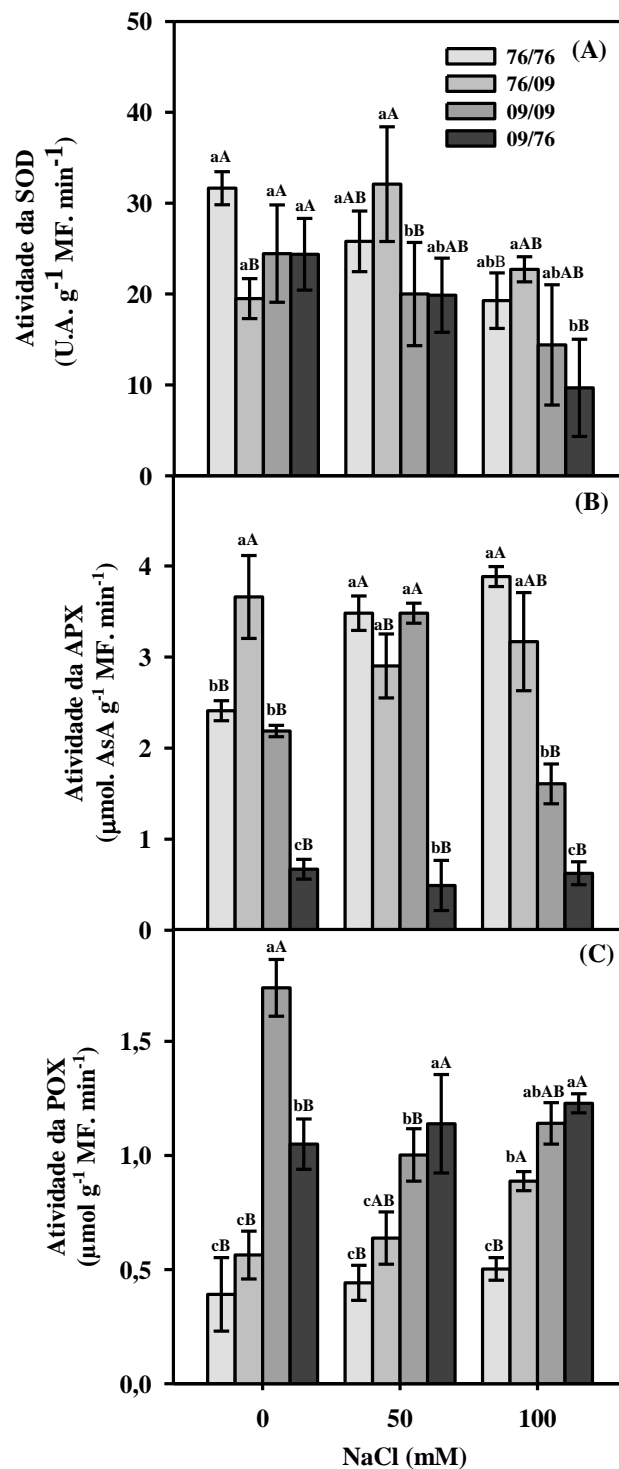


Figura 8. Atividade da superóxido dismutase (A), peroxidase do ascorbato (B) e Peroxidase de Fenóis (C) em plantas enxertadas de cajueiro obtidas por enxertias recíprocas dos genótipos CCP 76 e CCP 09, submetidas à salinidade pelo aumento da concentração de NaCl (0, 50 e 100 mM) na solução nutritiva durante 30 dias. Os valores representam médias de três repetições \pm desvio padrão. Médias apresentando a mesma letra minúscula dentro dos níveis de sal e maiúscula entre os níveis de sal não diferem pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

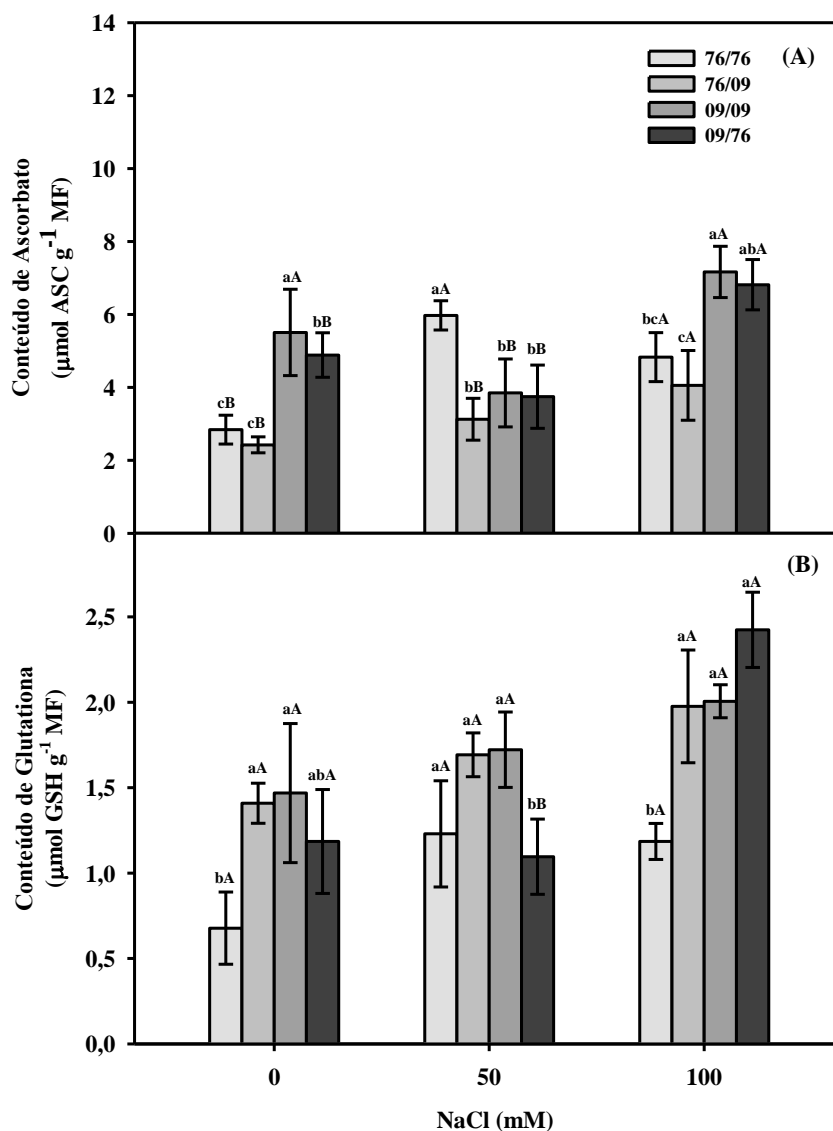


Figura 9. Conteúdos de ascorbato (A) e glutatona (B) reduzido em plantas enxertadas de cajueiro obtidas por enxertias recíprocas dos genótipos CCP 76 e CCP 09, submetidas à salinidade pelo aumento da concentração de NaCl (0, 50 e 100 mM) na solução nutritiva durante 30 dias. Os valores representam médias de três repetições \pm desvio padrão. Médias apresentando a mesma letra minúscula dentro dos níveis de sal e maiúscula entre os níveis de sal não diferem pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

4-DISCUSSÃO

4.1- Caracterização fisiológica das plantas de cajueiro em respostas ao estresse salino

A salinidade é um dos inúmeros fatores que afeta o crescimento das plantas, reduzindo a capacidade de absorver água, afetando diretamente a taxa de crescimento (KARIMI e HASANPOUR, 2014). No presente estudo, mudas enxertadas de cajueiro submetidas a doses crescentes de NaCl apresentaram sintomas visuais de toxicidade (necrose e clorose) seguido queda de folhas (Figura 2), esses sintomas foram mais intensificados na combinação de enxerto CCP 09, mostrando maior sensibilidade ao estresse. As diferentes combinações de enxerto e porta-enxerto apresentaram também decréscimo significativo na massa fresca das folhas, caule e raiz (Figura 3). Resultados ainda mostram que a combinação CCP 09/CCP 09 apresentou menor massa fresca de folhas e massa fresca do caule quando exposta a concentração moderada do sal (50 mM).

Com relação ao padrão de aparecimento e desenvolvimento dos sintomas foliares, os dois genótipos apresentaram um claro contraste genético. Nas mudas com folhas do CCP 76 os sintomas iniciaram com uma clorose, indicando redução do teor de clorofilas, e resultou em forte redução de crescimento associado, em parte, a queda de folhas. No caso das mudas com a parte aérea (enxertos) do genótipo CCP 09, os sintomas foram evidenciados por um ressecamento direto das folhas sem a ocorrência inicial de áreas cloróticas, sugerindo um forte efeito osmótico causado pela salinidade no tecido foliar.

Vale ressaltar que a clorose progressiva nas mudas com folhas do CCP 76 ocorreu associada a redução do teor de clorofilas, principalmente naquelas mudas CCP 76/CCP76, enquanto a necrose em folhas do CCP 09 não afetou o teor de clorofilas. Esses resultados mostram uma clara diferença para essa característica a qual é determinada pelo tipo de genótipo, indicando que as mudas com enxertos do CCP 76 parecem ser mais resistentes aos danos foliares induzidos pelo estresse salino, se comparadas aquelas com o CCP 09 na parte aérea. A redução do teor de pigmento fotossintéticos em plantas sob salinidade ocorre, em parte, devido aos danos oxidativos nos fotossistemas, como resultados de efeitos osmóticos e/ou iônicos do estresse (SILVEIRA e CARVALHO, 2016).

A redução de crescimento é um evento frequentemente relatado na maioria das espécies expostas a salinidade, podendo ser atribuído principalmente à toxicidade, desequilíbrio nutricional e/ou distúrbio na homeostase de íons (ZHAO et al., 2007; JIANG et al., 2011, 2012, 2014). A redução da área foliar diminui a área disponível para fotossíntese,

que está diretamente com o menor crescimento do vegetal sob salinidade (PARIDA et al., 2004). A morfologia, fisiologia e bioquímica das plantas pode variar em função do genótipo, idade da planta e duração do estresse (WILLADINO; CAMARA, 2010; GURGEL et al., 2008).

A redução de crescimento das plantas em virtude da salinidade ocorre em duas fases. A primeira está relacionada respeito ao efeito osmótico, resultando de elevadas concentrações de sais na solução do solo, reduzindo o potencial osmótico da solução, diminuindo assim a disponibilidade de água para as plantas. A segunda refere-se aos íons absorvidos pelas plantas, que acaba se concentrando em quantidades excedentes aquelas que as plantas são capazes de compartimentalizar em seus vacúolos, concentrando no citosol e em outras organelas, interferindo nas inúmeras reações enzimáticas (MUNNS, 2005; MUNNS e TESTER, 2008).

Esse padrão de respostas é observado em diferentes espécies quando submetidas à salinidade, como algodão (FREITAS et al., 2011), feijão-de-corda (LIMA et al., 2011), girassol (HEIDARI et al., 2011), milho (GOMES et al., 2011) e sorgo (FEIJÃO et al., 2011), caracterizando uma resposta típica das plantas quando estressadas com sal. As plantas sensíveis à salinidade apresentam diversos distúrbios fisiológicos, incluindo a redução de crescimento e alterações da morfologia (MUNNS, 2005). Logo, a biomassa é um importante parâmetro confiável para avaliar a tolerância ao estresse salino (HUANG et al., 2012). Essa redução de crescimento é atribuída em parte a distúrbios fotossintético, envolvendo restrição da assimilação de carbono associado a efeitos no aparato fotoquímico (JAMIL M. et al., 2013), como degradação de componentes dos fotossistemas (SILVEIRA e CARVALHO, 2016).

A redução no conteúdo de clorofilas em plantas sob salinidade está associada à toxicidade iônica nos cloroplastos, resultando no fechamento estomático e menor absorção de CO₂ (SEVENGOR et al., 2011), degradação da clorofila pelas espécies reativas de oxigênio (YASAR et al., 2008), ativação de clorofilases bem como instabilidade dos complexos pigmento-proteína nos PS II (SAHA et al., 2010). Em nosso experimento o conteúdo de clorofilas das plantas enxertadas foi reduzido apenas na combinação CCP 76/CCP 76, com diminuição dos conteúdos de clorofilas totais, *a* e *b* em resposta ao estresse (Figura 4). A diminuição do teor de clorofilas em resposta a salinidade é um fenômeno comum (PARIDA e DAS, 2005; KARIMI et al., 2014), uma resposta que pode variar tanto em função da

duração como da severidade do estresse (PANDA e KHAN 2009, LI et al. 2010, SADDER et al. 2013).

Apesar da redução do conteúdo de clorofilas nas mudas auto enxertadas com CCP 76/CCP 76, as diferentes combinações não apresentaram mudanças significativas na relação entre os conteúdos de clorofilas *a/b* em respostas ao estresse salino (Figura 4E). Esses resultados podem indicar um aparente mecanismo de ajuste no conteúdo desses pigmentos o que pode auxiliar na estabilidade de funcionamento de fotossistemas. Por outro lado, alguns relatos mostram um aumento nos teores de clorofilas em função da salinidade, resposta que pode ser atribuída ao maior desenvolvimento dos cloroplastos, o que está associado à ativação de um mecanismo de proteção ao aparato fotossintético (GARCÍA-VALENZUELA, 2005).

4.2-Alocação iônica (Na^+ e K^+) em plantas de cajueiro submetidas ao estresse salino

O estudo mostrou expressivo aumento no teor de Na^+ em folhas, caules e raízes em todas as combinações de enxerto/porta-enxerto em resposta ao incremento da salinidade, mostrando maior sensibilidade pela aparente ausência de restrição e alocação de Na^+ nas plantas de cajueiro anão precoce (Tabela 1). A compartimentação de íons tóxicos (Na^+ e Cl^-) nos vacúolos, evitando maior concentração no citoplasma, é uma importante característica de tolerância das plantas a salinidade (ZHANG et al., 2011), contribuindo para reduzir os efeitos tóxicos em tecidos fotossinteticamente ativos (WAHOME et al., 2001; ESTAÑ et al., 2005; COLLA et al., 2010). A zona radicular exposta à salinidade influencia negativamente a integridade da membrana, alterando a absorção de K^+ e relação Na^+/K^+ com posterior redução do crescimento da planta (SILVA, 2010).

Outro importante mecanismo para evitar tais efeitos é a capacidade que as plantas possuem em regular a absorção e transporte de íons da zona radicular para a parte aérea (MUNNS, 2005; MUNNS; TESTER, 2008). Em porta-enxerto de *citrus* sob salinidade foi observado que a tolerância está associada com a capacidade de retenção dos íons nas raízes impedindo que seja transportado para parte aérea da planta (ARBONA, et al., 2006; MOYA, et al., 2003). Além disso, elevado conteúdo de Na^+ nos tecidos vegetais, interferem na homeostase K^+ como também afeta a disponibilidade, transporte e mobilização de Ca^{2+} , causando prejuízos do crescimento e desenvolvimento do vegetal (KADDOUR et al., 2012).

No presente estudo, o conteúdo de K^+ foliar foi reduzido apenas nas combinações com enxerto CCP 09, indicando maior sensibilidade (sintomas de toxicidade) e menor capacidade

de manter o teor K^+ foliar sob salinidade. Esse menor teor de K^+ foliar ocorreu associado ao intenso ressecamento foliar dessas mudas (com enxertos CCP 09) em reposta salinidade, reforçando a hipótese do efeito osmótico nessas condições (Figura 1 e Tabela 2). O potássio é um macronutriente que possui função de osmorregulador, por estar presente em elevada concentração no citosol celular. Assim plantas bem nutridas com K^+ são relativamente mais resistentes ao efeito osmótico do sal (APSE e BLUMWALD, 2007).

Quanto ao conteúdo de K^+ radicular foi reduzida em todas as combinações em resposta a salinidade (Tabela 2). Redução do K^+ foliar sob estresse salino pode ser devido ao efeito direto do Na^+ movendo o K^+ , ou até mesmo o K^+ pode ser perdido pelos tecidos das raízes (CÂMARA et al., 2003). Esses resultados estão de acordo com os encontrados por Ferreira-Silva et al. 2008, que também observaram redução significativa nos teores de K^+ em raízes de plantas de cajueiro anão precoce tratadas com salinidade. Essas alterações acontecem devido à competição pelo mesmo sítio de absorção da célula entre os cátions Na^+ e K^+ (DEINLEIN et al., 2014; SHABALA; POTTOSIN, 2014), e a deficiência de K^+ esta ligada diretamente a produtividade por fazer parte dos processos biofísicos e bioquímicos (BENITO et al., 2014).

A salinidade também pode reduzir a concentração de K^+ , Ca^{2+} e N em diferentes culturas como trigo (RAZA et al., 2006), Girassol (AKRAM et al., 2007), rabanete, repolho (JAMIL et al., 2007) e canola (ULFAT et al., 2007). Como o potássio é ativador enzimático e não pode ser substituído pelo Na^+ nessa função, vai provocar uma elevada relação Na^+/K^+ , inibindo diversos processos metabólicos essenciais. (WILLADINO; CAMARA, 2010). A relação K^+/Na^+ nas folhas, caules e raízes do cajueiro foram reduzidas em todas as combinações de enxerto/portas-enxertos na mudas de cajueiro em resposta ao aumento da concentração NaCl, ao qual não diferiram entre as salinidades aplicadas (50 e 100 mM) (Tabela 3).

A razão equilibrada K^+/Na^+ nas plantas é de fundamental importância por estar envolvido em vários processos metabólicos, mantendo a pressão de turgescência na célula, além de ativar enzimas metabólicas (HOSSAIN et al., 2002). Uma relação K^+/Na^+ acima de 1 é ideal para que ocorra normalmente os processos metabólicos dependentes do K^+ , como também síntese de proteínas, abertura de estômatos, quando os valores dessa relação são inferiores a 1 está ocorrendo toxicidade iônica pelo acúmulo de Na^+ (APSE et al., 2007). Desse modo, elevada razão K^+/Na^+ pode aumentar a tolerância das plantas quando expostas a salinidade (SHABALA e CUIN, 2008; MUNNS e TESTER, 2008).

4.3- Mudanças fotossintéticas influenciadas pelos genótipos do enxerto e porta-enxerto associadas ao estresse salino

Os resultados obtidos mostram que o estresse salino levou a redução significativa da fixação de carbono (P_N) nas diferentes combinações de enxerto/porta-enxerto, embora as mudas não apresentaram diferenças significativas quando cultivadas na ausência do sal. As combinações CCP 76/CCP 76, CCP 76/CCP 09 e CCP 09/CCP 76 apresentaram maiores reduções (64%) da P_N se comparadas aos controles. Quando as mudas expostas a concentração mais elevada do NaCl as combinações CCP 76/CCP 76, CCP 09/CCP 09 e CCP 09/CCP 76 apresentaram redução de 80% (Figura 5A). Esse padrão de resposta apresentado pelas diferentes combinações de enxerto e porta-enxerto foi mantido para as medidas de condutância estomática (g_s) (Figura 5B) e eficiência de carboxilação instantânea (relação P_N/C_i) (Figura 5C).

Os resultados indicam que as trocas gasosas parecem ser mais influenciadas pela combinação do enxerto e porta-enxerto do que de genótipos do enxerto e/ou porta-enxertos isolados, como observados nos parâmetros avaliados. O excesso de íons salinos afeta os processos fisiológicos (CHA-UM e KIRDMANEE, 2009), reduzindo a taxa de assimilação de CO_2 nas folhas (NAVARRO et al., 2007). Essa redução da fotossíntese pode estar associada aos danos no aparato fotossintético e pela redução da Ribulose-1,5-bifosfato carboxilase ou diminuição de sua capacidade de regeneração (KAO et al., 2006).

A diminuição da fotossíntese e condutância estomática observada nas folhas de cajueiro também foi relatado por Meloni et al., (2003) que trabalhou com cultivares de algodão sob salinidade e observou-se também redução da eficiência fotossintética. O mesmo foi observado por Mesquita (2007), que verificou restrição da fotossíntese em plântulas de cajueiro irrigadas com solução contendo sais. Essa redução da atividade fotossintética pode ser devido aos efeitos de íons tóxicos (Na^+) como relatado por Netondo (2004) que trabalhou com plantas de sorgo e López-Climent (2008) com laranja, já esses sintomas de toxicidade são claramente observados nas folhas de cajueiro quando expostos a salinidade (Figura 2). Estando diretamente envolvido na redução dos pigmentos fotossintéticos, prejudicando o transporte de elétrons, funcionamento da atividade do PSII e homeostase de íons nas células (CHAVES et al., 2009, 2011).

Apesar da redução fotossintética causada pelo estresse salino, teoricamente não foi associado a danos fotooxidativos nos fotossistemas, como pode ser observado pela manutenção da eficiência quântica potencial (F_v/F_m) em todas as combinações (Figura 6A). Apesar disso,

a eficiência quântica efetiva do PSII ($\Delta F/F_m'$), taxa aparente de transporte de elétrons (ETR) e quenching fotoquímico (qP) foram reduzidas pela salinidade em todas as combinações de enxerto/porta-enxerto (Figuras 6B, C e D), essa resposta indica redução da atividade fotoquímica, contribuindo para proteção oxidativa. Resultados diferentes foram encontrados por Lu et al. (2002), que trabalhando com plantas de *Suaeda salsa* sob estresse salino não observou efeitos nas reações fotoquímicas.

De acordo com Foyer e Noctor (2000) plantas expostas a estresse salino podem ter impedimentos na fotoquímica por causar danos em receptores de elétrons primários, como o pool de plastoquinona. Esses efeitos nas reações fotoquímicas podem estar relacionada com o excesso de íons tóxicos, o que pode ser confirmado pelos achados de Tezara et al., (2005). De fato, a toxicidade iônica, alteração na atividade estomática com menor disponibilidade de K^+ são alguns dos fatores que podem estar envolvidos na redução do aparato fotossintético nas mudas enxertadas de cajueiro. Mas segundo Chagas (2008) a completa inibição fotoquímica no PSII corre apenas se a planta estiver sob elevado dano oxidativo.

Por outro lado foi observado um aumento do quenching não fotoquímico (NPQ) e da relação ETR/P_N em resposta ao estresse salino em todas as combinações de enxerto/porta-enxerto avaliadas (Figura 6E e F). O aumento da relação ETR/P_N e redução na P_N/C_i (Figura 7C) pode indicar uma perda da eficiência fotossintética. Esse aumento da relação ETR/P_N significa que está ocorrendo alteração entre o fluxo de elétrons e a fixação de CO_2 durante a fotossíntese, que esta relacionada com aumento da atividade oxigenase de Rubisco, o que representa a perda de elétrons para outros processos fisiológicos em vez de serem usados para a fixação de CO_2 (BAKER et al., 2007; RIBEIRO et al., 2009).

4.4-Danos e proteção oxidativas em respostas ao estresse salino em plantas de cajueiro

As plantas quando submetidas ao estresse salino ocorre elevada produção das espécies reativas de oxigênio (EROs), causando estresse oxidativo (GILL e TUTEJA, 2010). Dentre as EROs o peróxido de hidrogênio (H_2O_2) é considerada como uma das indicadoras de estresse (MILLER et al., 2008, WANG e SONG, 2008). E em altas concentrações pode inibir a fixação de CO_2 , diminuindo assim a capacidade fotossintética (YAMAZAKI et al., 2003). No presente estudo, apenas a combinação CCP 09/CCP 76 aumentou o conteúdo de (H_2O_2) quando foram submetidos aos tratamentos salinos (Figura 7A). Contudo, a combinação CCP 76/CCP 09 aumentou o conteúdo de substâncias reativas ao ácido tiobarbitúrico (TBARS) (Figuras 7B).

Resultados diferentes foram encontrados por Umar (2011) que trabalhou com *Bactris campestris* sob salinidade e observou que o conteúdo de TBARS aumentou de acordo com o estresse. O excesso de sal no solo leva formação de EROs provocando a perda da permeabilidade da membrana, causando mau funcionamento das proteínas e canais de íons (NEDJIMI, 2014; TURAN e TRIPATHY, 2013; MUNNS e TESTER, 2008). A salinidade mesmo em baixos níveis causa a peroxidação lipídica em cereais (DE AZEVEDO NETO et al., 2006; ASHRAF et al., 2010) e legumes (SERGIO L. et al., 2012; TAYEBIMEIGOONI et al., 2012).

Em ambientes salinos a sobrevivência das plantas está relacionada com a produção de osmoprotetores e ativação de enzimas antioxidantes (WILLADINO; CAMARA, 2004; PRAXEDES et al., 2009). A SOD como sendo considerada a primeira linha de defesa atua na conversão do radical superóxido ($O_2^{\cdot-}$) em H_2O_2 . Logo após, as enzimas CAT e APX atuam removendo o H_2O_2 (SHARMA et al., 2012; YOU; CHAN, 2015). Sendo que a capacidade de tolerância ao sal está diretamente ligada com proporções elevadas de enzimas antioxidantes (BOR et al., 2003; SHALID et al., 2011; BALAL et al., 2012). Nesse experimento, a atividade das enzimas superóxido dismutases (SOD) foi influenciada negativamente com a salinidade (Figura 8A). Apenas a combinação CCP 76/CCP 09 aumentou a atividade da SOD em resposta ao estresse salino.

A atividade da APX apresentou aumento apenas na combinação CCP 76/CCP 76 em decorrência do estresse salino (Figura 8 B). Os dados mostram ainda que a atividade da POX apresentou aumento nas combinações de enxertos CCP 76/CCP 09 e CCP 09/CCP 76 em decorrência da salinidade aplicada (Figura 8C). Importante papel das peroxidases está na adaptação de plantas sob condições de estresse salino, por fazer parte da regulação dos níveis de H_2O_2 , evitando seu acúmulo a níveis tóxicos (HARIR; MITLLER, 2009).

Os dois antioxidantes não enzimáticos ascorbato e glutatona estão diretamente relacionados com várias atividades biológicas, crescimento, desenvolvimento e tolerância das plantas aos estresses (GILL e TUTEJA, 2010; FOYER e NOCTOR, 2011). Atuando diretamente na remoção das espécies reativas de oxigênio eliminando o excesso de H_2O_2 (FOYER e NOCTOR, 2011). Nesse estudo, as combinações CCP 76/CCP 76, CCP 76/CCP 09 e CCP 09/CCP 76 apresentaram aumento do conteúdo de ascorbato (ASC) em resposta a salinidade (Figura 9A). Já o conteúdo da glutatona (GSH) apenas a combinação CCP 09/CCP 76 apresentou redução quando tratada com concentração moderada do sal (50 mM) (Figura 9B). É bem relatado que a GSH possui papel significativo nos mecanismos de defesa e

proteção das plantas quando estão submetidos aos estresses (MITTOVA et al., 2003; ANJUM et al., 2014; NAZAR et al., 2014).

5-CONCLUSÕES

Os resultados do presente estudo mostram uma série de respostas apresentadas pelas mudas de cajueiro enxertadas, expostas a salinidade, que revelam um pouco da complexidade da interação fisiológica entre enxertos e porta-enxertos no processo de enxertia, mecanismos ainda pouco conhecidos. Os principais dados mostram características que estão associadas com a sensibilidade e/ou resistência a salinidade, na qual algumas foram mais dependentes do enxerto, aquelas que foram influenciadas mais pelo porta-enxerto e pela interação enxerto e porta-enxerto, além de características não depende dos genótipos.

Dentre as principais conclusões, podemos citar características que foram dependentes do enxerto: (1) A maior sensibilidade foliar ao sal foi determinada pelo genótipo do enxerto, como mostrado no CCP 09 pelo forte ressecamento associado ao menor teor de K^+ ; do porta-enxerto: (2) o menor teor de K^+ foliar nas mudas com enxertos CCP 09 sob sal foi associado ao reduzido teor de K^+ nas raízes dos porta-enxertos, sugerindo limitação desses genótipos aqui testados para uso como porta-enxertos; da interação: (3) a P_N foi mais dependente da combinação do enxerto/porta-enxerto que do tipo de genótipos, mostrado pela maior P_N , g_s e relação P_N/C_i apenas nas mudas de CCP 76/CCP 09; e não dependente dos genótipos: (4) a menor atividade fotoquímica associada a proteção foto-oxidativa ocorreu de forma similar em todas as mudas, indicando uma resposta comum da espécie e não influencia pelo genótipos avaliados.

6-REFERÊNCIAS

- AKRAM, M.S., ATHAR, H.U.R., ASHRAF, M. Improving growth and yield of sunflower (*Helianthus annuus* L.) by foliar application of potassium hydroxide (KOH) under salt stress. **Pak. J. Bot.**, v.39, p. 769-776, 2007.
- ANJUM, N. A., AREF, I. M., DUARTE, A. C., PEREIRA, E., AHMAD, I., AND IQBAL, M. Glutathione and proline can coordinately make plants withstand the joint attack of metal (loid) and salinity stresses. **Front. Plant Science**, v. 5, p. 662. 2014.
- APSE, M.P.; BLUMWALD, E. Na⁺ transport in plants. **FEBS Letters**, v.581, p.2247-2254, 2007.
- ARBONA, V., MACRO, A.J., IGLESIAS, D.J., LOPEZ-CLEMENTS, M.F., TALON, M., GOMEZ-CADNAS, A. Carbohydrate depletion in roots and leaves of salt-affected potted *Citrus clementina* L. **Plant Growth Regulat**, v. 46, p. 153-160, 2006.
- ARNON, D.I. Copper enzymes in isolated chloroplasts: polyphenol-oxydase in *Beta vulgaris*, **Plant Physiol**, v. 24, p. 1-15, 1949.
- ASADA, K. Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions. **Plant Physiol**, v. 141, p. 391-396, 2006.
- ASHRAF MA, ASHRAF A, ALI Q. Response of two genetically diverse wheat cultivars to salt stress at different growth stages: leaf lipid peroxidation and phenolic content. **Pak J Bot**, v. 42, p. 559-565, 2010.
- BAKER, A.L., TOLBERT, N.E. Glycolate oxidase (*ferredoxin-containing form*). **Methods in Enzymology**, v. 9, p. 339-340, 1966.
- BAKER, N. R.; HARBINSON, J.; KRAMER, D. M. Determining the limitations and regulation of photosynthetic energy transduction in leaves. *Plant, Cell and Environment*, v.30, p.1107-1125, 2007.
- BALAL RM, KHAN MM, SHAHID MA, MATTSON NS, ABBAS T, ASHFAQ M, GARCIA-SANCHEZ F, GHAZANFER U, GIMENO V, IQBAL Z. Comparative studies on the physiobiochemical, enzymatic, and ionic modifications in salt tolerant and salt sensitive *Citrus* rootstocks under NaCl stress. **J Am Soc Hor Science**, v. 137, p. 1-10, 2012.
- BARROS, M.L.; CAVALCANTI, J.J.; PAIVA, J.R. Seleção de clones de cajueiro-anão para o plantio comercial no Estado do Ceará. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.11, p. 2197-2204, 2000.
- BEAUCHAMP, C.; FRIDOVICH I. Superoxide dismutase: Improved assay applicable to acrylamide gels. **Anal Biochem**, v. 44, p. 276-287, 1971.
- BENITO, B.; HARO, R.; AMTMANN, A.; CUIN, T.A.; Dreyer, I. The twins K⁺ and Na⁺ in plants. **Journal of Plant Physiology**, Stuttgart, v. 171, p. 723-731, 2014.

- BERNSTEIN, N., MEIRI, A. Root Growth of Avocado is More Sensitive to Salinity than Shoot Growth. **Journal of the American Society for Horticultural Science**. v. 129, p. 188-192. 2004.
- BOR M, OZDEMIR F, TURKAN I. The effect of salt stress on lipid peroxidation and antioxidants in leaves of sugar beet (*Beta vulgaris* L.) and wild beet (*Beta maritima* L.). **Plant Science**, v. 164, p. 77-84, 2003.
- BRADFORD, M.M. A rapid and sensitive for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. **Analytical Biochemistry**. v. 72, p. 248-254, 1976.
- CHAGAS, R.M., SILVEIRA, J.A.G., RIBEIRO, R.V., VITORELLO, V.A., CARRER, H. Photochemical damage and comparative performance of superoxide dismutase and ascorbate peroxidase in sugarcane leaves exposed to paraquat-induced oxidative stress. **Pesticide Biochemistry and Physiology**, v. 90, p. 181-188, 2008.
- CHA-UM S., KIRDMANEE C.: Effect of salt stress on proline accumulation, photosynthetic ability and growth characters in two maize cultivars. **Pak. J. Bot**, v. 41, p. 87-98, 2009.
- CHAVES MM, FLEXAS J, PINHEIRO C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. **Ann Bot**, v. 103, p. 551-60, 2009.
- CHAVES, MM, COSTA, JM E SAIBO, NJM. Os recentes avanços na fotossíntese sob seca e salinidade. **Adv. Bot. Res**, v. 57, p. 49-104, 2011.
- CHEESEMAN, J.M. Hydrogen peroxide concentrations in leaves under natural conditions. **Journal of Experimental Botany**. v. 57, p. 2435-2444, 2006.
- COLLA, G.; ROUPHAEL, Y.; LEONARDIC, C.; BIE, Z. Role of grafting in vegetable crops grown under saline conditions. **Scientia Horticulturae**, v.127, p.147-155, 2010.
- CORSO, M., BONGHI, C. Grapevine rootstock effects on abiotic stress tolerance. **Plant Science Today**, v. 1, p. 108-113, 2014.
- DE AZEVEDO NETO AD, TARQUINIO PRISCO J, ENÉAS-FILHO J, BRAGA DE ABREU CE, GOMES-FILHO E. Effect of salt stress on antioxidative enzymes and lipid peroxidation in leaves and roots of salt-tolerant and salt-sensitive maize genotypes. **Environ Exp Bot**, v. 56, p. 87-94, 2006.
- DEINLEIN, U.; STEPHAN, A.B.; HORIE, T.; LUO, W.; XU, G.; SCHROEDER, J. I. Plant salt-tolerance mechanisms. **Trends in Plant Science**, Oxford, v. 6, p. 371-379, 2014.
- DEMIDCHIK, V. Mechanisms of oxidative stress in plants: From classical chemistry to cell biology. **Environmental and Experimental Botany**, v. 109, p. 212-228, 2015.
- ESTAÑ, M.T.; MARTINEZ-RODRIGUEZ, M.M.; PEREZ-ALFOCEA, F.; FLOWERS, T.J.; BOLARIN, M.C. Grafting raises the salt tolerance of tomato through limiting the transport of sodium and chloride to the shoot. **Journal of Experimental Botany**, v.56, p.703-712, 2005.

FEIJÃO, A. R.; SILVA, J. C. B.; MARQUES, E. C.; PRISCO, J. T.; GOMES-FILHO, E. Efeito da nutrição de nitrato na tolerância de sorgo sudão à salinidade. *Revista Ciência Agronômica*, Fortaleza, v. 42, n. 3, p. 675-683, 2011.

FERREIRA-SILVA, S.L.; SILVA, E.N.; CARVALHO, F.E.L.; LIMA, C.S.; ALVES, F.A.L.; SILVEIRA, J.A.G. Physiological alterations modulated by rootstock and scion combination in cashew under salinity, *Scientia Horticulturae*, v. 127, p. 39-45, 2010.

FERREIRA-SILVA, S.L.; SILVEIRA, J.A.G. da; VOIGT, E.L.; SOARES, L.S.P.; VIÉGAS, R.A. Changes in physiological indicators associated with salt tolerance in two contrasting cashew rootstocks. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, v.20, p.51-59, 2008.

FERREIRA-SILVA, S.L.; VOIGT, E.L.; VIÉGAS, R.A.; PAIVA, J.R.; SILVEIRA, J.A.G. Influência de porta-enxertos na resistência de mudas de cajueiro ao estresse salino. *Pesq Agrop Bras*, v. 44, p. 361-367, 2009.

FOYER CH, NOCTOR G. Ascorbate and glutathione: the heart of the redox hub. *Plant Physiol*, v. 155, p. 2-18, 2011.

FOYER, C. H.; BLOOM, A. J.; QUEVAL, G.; NOCTOR, G. Photorespiratory metabolism: genes, mutants, energetics, and redox signaling. *Annual review of plant biology*, v. 60, p. 455-484, 2009.

FOYER, C.H. e NOCTOR, G. Redox sensing and signalling associated with reactive oxygen in chloroplasts, peroxisomes and mitochondria. *Physiologia Plantarum*, v. 119, p. 355-364. 2003.

FOYER, C.H.; NEUKERMANS, J.; QUEVAL, G.; NOCTOR, G.; HARBINSON, J. Photosynthetic control of electron transport and the regulation of gene expression. *Journal of experimental botany*, v, 63, p. 1637-61, 2012.

FOYER, C.H.; NOCTOR, R. Oxygen processing in photosynthesis: regulation and signaling. *New Phytologist*, v.146, p.359-388, 2000.

FREITAS, V. S.; ALENCAR, N. L. M.; LACERDA, C. F.; PRISCO, J. T.; GOMES-FILHO, E. Changes in physiological and biochemical indicators associated with salt tolerance in cotton, sorghum and cowpea. *African Journal Biochemistry Research*, Durban, v. 5, p. 264-271, 2011.

GARCÍA-VALENZUELA, A. et al. Chlorophyll accumulation is enhanced by osmotic stress in graminaceous chlorophyllic cells. *Journal of Plant Physiology*, v. 162, p. 650-656, 2005.

GIANNOPOLITIS, O., RIES, S.K. Superoxide dismutase: I. Occurrence in higher plants. *Plant Physiology*. v. 59, p. 309-314, 1977.

GILL SS, TUTEJA N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiol Biochem*, v. 48, p. 909-930, 2010.

GOMES, K. R.; AMORIM, A. V.; FERREIRA, F. J.; FILHO, F. L. A.; LACERDA, C. F.; GOMES-FILHO, E. Resposta de crescimento e fisiologia do milho submetido a estresse

salino com diferentes espaçamentos de cultivo. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, v. 15, p. 365-370, 2011.

GRIFFITH, O.W. Determination of glutathione and glutathione disulfide using glutathione reductase and 2-vinylpyridine. **Anal Biochem**, v. 106, p. 207-211, 1980.

GURGEL, M. T. et al. Nutrição de cultivares de meloeiro irrigadas com águas de baixa e alta salinidade. **Revista Caatinga**, Mossoró, v. 21, p. 36-43, 2008.

HARIR, Y.; MITTLER, R. The ROS Signaling Network of Cells. In: DEL RIO, L. A.; PUPPO, A. (Ed.). **Reactive oxygen species in plants signaling**. Berlin: Springer-Verlag, cap. 10, p. 165-174, 2009.

HEATH R.L., PACKER L. Photoperoxidation in isolated chloroplast. I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. **Arch. Biochem. Biophys.** v. 125, p. 189-198. 1968.

HEIDARI, A.; TOORCHI, M.; BANDEHAGH, A.; SHAKIBA, M-R. Effect of NaCl stress on growth, water relations, organic and inorganic osmolytes accumulation in sunflower (*Helianthus annuus* L.) lines. **Universal Journal of Environmental Research and Technology**, Katraj, v. 1, p. 351-362, 2011.

HOAGLAND, D.R. and D.I. ARNON. The water-culture method for growing plants without soil. **California Agricultural Experiment Station Circular**, v. 347, p. 1-32, 1950.

HOSSAIN MT, MORI R, SOGA K, WAKABAYASHI K, KAMISAKA S, FUJII S, YAMAMOTO R, HOSON T. Growth promotion and an increase in cell wall extensibility by silicon in rice and some other Poaceae seedlings. **J Plant Res**, v. 115, p. 23-27, 2002.

HUANG, Z.R., LONG, X.H., WANG, L., *et al.*: Growth, photosynthesis and H⁺-ATPase activity in two Jerusalem artichoke varieties under NaCl- induced stress. **Process Biochem**, v. 47, p. 591-596, 2012.

JAMIL M., EUI SHIK RHA, E.S. NaCl Stress-Induced Reduction in Growth, Photosynthesis and Protein in Mustard. **Journal of Agricultural Science**, v. 5, N. 9, 2013.

JAMIL M., LEE K. B., JUNG K. Y., LEE D. B., HAN M. S., RHA E. S. Salt stress inhibits germination and early seedling growth in cabbage (*Brassica oleracea* L.). **Pakistan Journal of Biological Science**, v. 10, p. 910-914, 2007.

JIANG CQ, QUAN LT, SHI F, YANG N, WANG CH, YIN XM, ZHENG QS. Distribution of mineral nutrients and active ingredients in Aloe vera irrigated with diluted seawater. **Pedosphere**, v. 24, p. 722-730, 2014.

JIANG CQ, ZHENG QS, LIU ZP, LIU L, ZHAO GM, LONG XH, LI HY. Seawater-irrigation effects on growth, ion concentration, and photosynthesis of transgenic poplar overexpressing the Na⁺/H⁺ antiporter AtNHX1. **J Plant Nutr Soil Science**, v. 174, p. 301-310, 2011.

JIANG CQ, ZHENG QS, LIU ZP, XU WJ, LIU L, ZHAO GM, LONG XH. Overexpression of *Arabidopsis thaliana* Na⁺/H⁺ antiporter gene enhanced salt resistance in transgenic poplar (*Populus x euramericana* 'Neva'). **Trees**, v. 26, p. 685-694, 2012.

KADDOUR, R.; MAHMOUDI, H.; BAÂTOUR, O.; TARCHOUN, I.; NASRI, N.; SALEH, I. B.; BERTHOMIEU, P.; GRUBER, M.; LACHAÂL, M. Physiological and molecular responses of two *Arabidopsis* accessions to calcium amendment and salt constraint. **Acta Physiologiae Plantarum**, Warsaw, v. 34, p. 439-450, 2012.

KAMPFENKEL, K., MONTAGU, M.V., INZÉ, R. Extraction and determination of ascorbate and dehydroascorbate from plant tissue. **Analytical biochemistry**. v. 225, p. 165-167. 1995.

KAO, W. Y. et al. Response of three Glycine species to salt stress. **Environmental and Experimental Botany**, Oxford, v. 56, p. 120-125, 2006.

KAR, M. MISHRA, D. Catalase, Peroxidase, and Polyphenoloxidase activities during Rice leaf senescence. **Plant Physiology**, v. 57, p. 315-319, 1976.

KARIMI, H.R., HASANPOUR, Z. Effects of salinity and water stress on growth and macronutrients concentration of pomegranate (*Punica granatum* L.). **J. Plant Nutr**, v. 37, p. 1-15, 2014.

LI G., WAN S. W., ZHOU J. Leaf chlorophyll fluorescence, hyperspectral reflectance, pigments content, malondialdehyde and proline accumulation responses of castor bean (*Ricinus communis* L.) seedlings to salt stress levels. **Ind. Crop Prod**, v. 31, p. 13-19, 2010.

LIMA, M. A.; CASTRO, V. F.; VIDAL, J. B.; ENÉAS-FILHO, J. Aplicação de silício em milho e feijão-de-corda sob estresse salino. **Revista Ciência Agronômica**, Fortaleza, v. 42, p. 398-403, 2011.

LÓPEZ-CLIMENT, M.F.; ARBONA, V.; PÉREZ-CLEMENTE, R.M.; GÓMEZ-CADENAS, A. Relationship between salt tolerance and photosynthetic machinery performance in citrus. **Environmental and Experimental Botany**, v.62, p.176-184, 2008.

LU, C.; QIU, N.; LU, Q. Does salt stress lead to increased susceptibility of photosystem II to photoinhibition and changes in photosynthetic pigment composition in halophyte *Suaeda salsa* grown outdoors? **Plant Science**, v. 63, p.1063-1068, 2002.

MATOS, N.N.; TEXEIRA, J.A.C., SILVEIRA, J.A.G. Influência do porta-enxerto no comportamento fisiológico de mudas de cajueiro (*A. occidentale* L.) submetidas a estresses. **Rev Bras Frut**, v. 25, p. 27-31, 2003.

MEGGIO, F., PRINSI, B., NEGRI, A.S., SIMONE DI LORENZO, G., LUCCHINI, G., PITACCO, A., FAILLA, O., SCIENZA, A., COCUCCI, M. AND ESPEN, L., Biochemical and physiological responses of two grapevine rootstock genotypes to drought and salt treatments. **Australian Journal of Grape and Wine Research**, v. 20, p. 310-323, 2014.

MELONI, D.A.; OLIVA, M.A.; MARTINEZ, C.A.; CAMBRAIA, J. Photosynthesis and activity of superoxide dismutase, peroxidase and glutathione reductase in cotton under salt stress. **Environmental and Experimental Botany**. v. 49, p. 69-76, 2003.

- MESQUITA, R. O. *et al.* Desenvolvimento e distribuição de íons em plântulas de cajueiro anão precoce cultivadas em diferentes substratos e submetidas ao estresse salino. *In: ANNALS DO WORKSHOP MANEJO E CONTROLE DA SALINIDADE NA AGRICULTURA IRRIGADA*, 2007, Recife. **Anais...** Recife: UFRPE, 2007.
- MILLER G., SHULAEV V. & MITTLER R. Reactive oxygen signaling and abiotic stress. *Physiologia Plantarum*, v. 133, p. 481-489, 2008.
- MITTLER, R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. **Trends in Plant in Science**, v. 9, p. 405-410, 2002.
- MITTOVA, V., THEODOULOU, F. L., KIDDLE, G., GÓMEZ, L., VOLOKITA, M., TAL, M., *et al.* Coordinate induction of glutathione biosynthesis and glutathione metabolizing enzymes is correlated with salt tolerance in tomato. *FEBS Lett*, v. 554, p. 417-421, 2003.
- MOYA, J.L., GOMEZ-CADENAS, A., PRIMO-MILLO, E., TALON, M. Chloride absorption in salt-sensitive Carrizo citrange and salt tolerant Cleopatra mandarin citrus rootstocks is linked to water use. **J. Expt. Bot**, v. 54, p. 825-833, 2003.
- MUNNS, R. Genes and salt tolerance: bringing them together. **New Phytol**, v. 167, p. 645-663, 2005.
- MUNNS, R.; TESTER, M. Mechanisms of Salinity Tolerance. **Annual Review of Plant Biology**, v. 59, p. 651-681, 2008.
- NAKANO, Y., ASADA, K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. **Plant Cell Physiology**. v. 22, p. 1068-1072. 1981.
- NAVARRO, A.; BAÑÓN, S.; OLMOS, E; SÁNCHEZ-BLANCO, M. J. Effects of sodium chloride on water potential components, hydraulic conductivity, gas exchange and leaf ultrastructure of *Arbutus unedo* plants. **Plant Science**, v.172, p.473-480, 2007.
- NAVARRO, J.M., PÉREZ-TORNERO, O., MORTE, A. Alleviation of salt stress in citrus seedlings inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi depends on the rootstock salt tolerance. **Journal of Plant Physiology**, v. 171, p. 76-85, 2014.
- NAZAR, R., UMAR, S., AND KHAN, N. A. Involvement of salicylic acid in sulfur induced salinity tolerance: a role of glutathione. **Annu. Res. Rev. Biol**, v. 4, p. 3875-3893, 2014.
- NEDJIMI B. Effects of salinity on growth, membrane permeability and root hydraulic conductivity in three saltbush species. **Biochem Syst Ecol**, v. 52, p. 4-13, 2014.
- NETONDO, G. W.; ONYANGO, J. C.; BECK, E. Sorghum and salinity: II. Gas exchange and chlorophyll fluorescence of sorghum under salt stress. **Crop Science**, v. 44, p. 806-811, 2004.
- PANDA S. K., KHAN M. H. Growth, oxidative damage and antioxidant responses in greengram (*Vigna radiata* L.) under short-term salinity stress and its recovery. **J. Agron. Crop. Science**, v. 195, p. 442-454, 2009.

PARIDA A.K., DAS A.B., MOHANTY P. Defense potentials to NaCl in a mangrove, *Bruguiera parviflora*: differential changes of isoforms of some antioxidative enzymes. **J. Plant Physiol**, v. 161, p. 531-542, 2004.

PARIDA, A. K.; DAS, A. B. Salt tolerance and salinity effects on plants. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, v. 60, p. 324-394, 2005.

PONTE, L.F.A., FERREIRA, O.S., ALVES, F.A.L., FERREIRA-SILVA, S.L., PEREIRA, V.L.A., SILVEIRA, J.A.G. Variabilidade de indicadores fisiológicos de resistência à salinidade entre genótipos de cajueiro-anão e gigante. **Pesq. agropec. bras.**, Brasília, v. 46, p. 1-8, 2011.

PRAXEDES, S. C.; FERREIRA, T. M.; GOMES FILHO, E. Acúmulo de prolina e aminoácidos em cultivares de feijão caupi com tolerância diferencial à salinidade. **Revista Caatinga**, v. 22, p. 211-214, 2009.

RAZA S. H., ATHAR H. R., ASHRAF M. Influence of exogenously applied glycinebetaine on the photosynthetic capacity of two differently adapted wheat cultivars under salt stress. **Pakistan Journal of Botany**, v. 38, p. 341-351, 2006.

RIBEIRO, R. V.; MACHADO, E.C.; SANTOS, M.G.; OLIVEIRA, R.F. Photosynthesis and water relations of well-watered orange plants as affected by winter and summer conditions. **Photosynthetica**, v. 47, p. 215-222, 2009.

ROCHA, I.M.A., VITORELLO, V.A., SILVA, J.S., FERREIRA-SILVA, S.L., SILVA, E.N., SILVEIRA, J.A.G. Exogenous ornithine is an effective precursor and the δ -ornithine amino transferase pathway contributes to proline accumulation under high N recycling in salt-stressed cashew leaves. **J. Plant Physiol**, v.169, p. 41-49, 2012.

ROHÁČEK K. Chlorophyll fluorescence parameters: the definitions, photosynthetic meaning, and mutual relationships. **Photosynthetica**, v. 40, p. 1329, 2002.

SADDER M. T., ANWAR F., AL-DOSS A. A. Gene expression and physiological analysis of *Atriplex halimus* (L.) under salt stress. **Aust. J. Crop Science**, v. 7, p. 112-118, 2013.

SAHA P, CHATTERJEE P, BISWAS AK. NaCl pretreatment alleviates salt stress by enhancement of antioxidant defense system and osmolyte accumulation in mungbean (*Vigna radiata* L.Wilczek). **Ind J Exp Biol**, v. 48, p. 593-600, 2010.

SCHREIBER U, BILGER W, NEUBAUER C. Chlorophyll fluorescence as a nonintrusive indicator for rapid assessment of in vivo photosynthesis. In: SCHULZE ED, CALDWELL MM (Ed.). **Ecophysiology of photosynthesis**. Berlin: Springer, p. 49-70, 1994.

SEDAY, U., GULSEN, O., UZUN, A., TOPRAK, G. Response of citrus rootstocks to different salinity levels for morphological and antioxidative enzyme activities. **The Journal of Animal & Plant Sciences**, v. 24, p. 512-520, 2014.

SERGIO L, DE PAOLA A, CANTORE V, PIERALICE M, CASCARANO NA, BIANCO VV, DI VENERE D. Effect of salt stress on growth parameters, enzymatic antioxidant

system, and lipid peroxidation in wild chicory (*Cichorium intybus* L.). **Acta Physiol Plant**, v. 34, p. 2349-2358, 2012.

SEVENGOR S, YASAR F, KUSVURAN S, ELLIALTIOGLU S. The effect of salt stress on growth, chlorophyll content, lipid peroxidation and antioxidative enzymes of pumpkin seedling. **Afr J Agric Res**, v. 6, p. 4920-4924, 2011.

SHABALA S, CUIN TA. Potassium transport and plant salt tolerance. **Physiol Plant**, v. 133, p. 651-669, 2008.

SHABALA, S.; POTTOSIN, I. Regulation of potassium transport in plants under hostile conditions: implications for abiotic and biotic stress tolerance. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 151, p. 257-279, 2014.

SHAHID MA, PERVEZ MA, BALAL RM, MATTSON NS, RASHID A, AHMAD R, AYYUB CM, ABBAS T. Brassinosteroid (24-epibrassinolide) enhances growth and alleviates the deleterious effects induced by salt stress in pea (*Pisum sativum* L.). **Aust J Crop Science**, v. 5, p. 500-510, 2011.

SHARMA, P. et al. Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions. **Journal of Botany**, New York, v. 2012, p. 01-26, 2012.

SILVA EN, RIBEIRO RV, FERREIRA-SILVA SL, VIÉGAS RA, SILVEIRA JAG. Comparative effects of salinity and water stress on photosynthesis, water relations and growth of *Jatropha curcas* plants. **Journal of Arid Environments**, v. 74, p. 1130-1137, 2010.

SILVEIRA, J.A., CARVALHO, F.E.L. Proteomics, photosynthesis and salt resistance in crops: An integrative view. **Journal of Proteomic**, v. 143, 24-35, 2016.

SOARES, L.S.P. Resistência de folhas de plântulas de cajueiro anão precoce aos danos oxidativos induzidos pelos estresses salino e osmótico. (Tese de Doutorado). Departamento de Bioquímica e Biologia Molecular. **Universidade Federal do Ceará**, Fortaleza, p. 125, 2005.

TAYEBIMEIGOONI A, AWANG Y, MAHMOOD M, SELAMAT A, WAHAB Z. Leaf water status, proline content, lipid peroxidation and accumulation of hydrogen peroxide in salinized Chinese kale (*Brassica alboglabra*). **J Food Agric Environ**, v. 10, p. 371-374, 2012.

TEZARA W, O MARIN, E RENGIFO, D MARTÍNEZ AND A HERRERA. Photosynthesis and photoinhibition in two xerophytic shrubs during drought. **Photosynthetica**, v. 43, p. 37-45, 2005.

TURAN S, TRIPATHY BC. Salt and genotype impact on antioxidative enzymes and lipid peroxidation in two rice cultivars during de-etiolation. **Protoplasma**, v. 250, p. 209-222, 2013.

- ULFAT M., ATHAR H. R., ASHRAF M., AKRAM N. A., JAMIL A. Appraisal of physiological and biochemical selection criteria for evaluation of salt tolerance in canola (*Brassica napus* L.). **Pakistan Journal of Botany**, v. 39, p. 1593-1608, 2007.
- UMAR S, DIVA I, ANJUM NA, IQBAL M, AHMAD I, PEREIRA E. Potassium-induced alleviation of salinity stress in *Brassica campestris* L. **Cent Eur J Biol**, v. 6, p. 1054-1063, 2011.
- VAN KOOTEN O, SNEL JFH. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. **Photosynthesis Research, Dordrecht**, v. 25, p. 147-150, 1990.
- VIÉGAS, R.A.; SILVEIRA, J.A.G. da; LIMA JÚNIOR, A.R. de; QUEIROZ, J.E.; FAUSTO, M.J.M. Effects of NaCl-salinity on growth and inorganic solute accumulation in young cashew plants. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 5, p. 216-222, 2001.
- VIÉGAS, R.A.; SILVEIRA, J.A.G. da; SILVA, L.M. de M.; VIÉGAS, P.R.A.; QUEIROZ, J.E.; ROCHA, I.M.A. Redução assimilatória de NO_3^- em plantas de cajueiros cultivados em meio salinizado. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 8, p. 189-195, 2004.
- WAHOME, P.K.; JESCH, H.H.; GRITTNER, I. Mechanisms of salt stress tolerance in two rose rootstocks: *Rosa chinensis* 'Major' and *R. rubiginosa*. **Scientia Horticulturae**, v. 87, p. 207-216, 2001.
- WANG P, SONG CP. Guard-cell signalling for hydrogen peroxide and abscisic acid. **New Phytol**, v. 178, p. 703-718, 2008.
- WILLADINO, L.; CAMARA, T. R. Origen y naturaleza de los ambientes salinos. In: REIGOSA, M. J. et al. (Ed.). **La ecofisiología vegetal una ciencia de síntesis**. Madri: Editora Thompsom. cap. 10, p. 303-330, 2004.
- WILLADINO, L.; CAMARA, T. R. Tolerância das plantas à salinidade: aspectos fisiológicos e bioquímicos. **Enciclopédia Biosfera**, v. 6, p. 1-23, 2010.
- YAMAZAKI J., OHASHI A., HASHIMOTO Y. Effects of high light and low temperature during harsh winter on needle photodamage of *Abies mariesii* growing at the forest limit on Mt. Norikura in Central Japan. **Plant Science**, v. 165, p. 257-264, 2003.
- YASAR S, ELLIALTIOGLU F, YILDIZ K. Effect salt stress on antioxidant defense systems, lipid peroxidation, and chlorophyll content in green bean. **J Plant Physiol**, v. 55, p. 782-786, 2008.
- YOU, J.; CHAN, Z. ROS regulation during abiotic stress responses in crop plants. **Frontiers in Plant Science**, Lausanne, v. 6, p. 1-15, 2015.
- ZHANG, X. K.; ZHOU, Q. H.; CAO, J. H.; YU, B. J. Differential Cl^- /salt tolerance and NaCl- induced alterations of tissue and cellular ion fluxes in *Glycine max*, *Glycine soja* and their hybrid seedlings. **Journal of Agronomy and Crop Science**, Saskatoon, v. 197, p. 329-339, 2011.

ZHAO GQ, MA BL, REN CZ. Growth, gas exchange, chlorophyll fluorescence, ion content of naked oat in response to salinity. **Crop Science**, v. 47, p. 123-131, 2007.