

MARCELA MARIA ALBUQUERQUE SILVA

**RESISTÊNCIA DIFERENCIAL AO ESTRESSE SALINO ENTRE PORTA-
ENXERTOS DE VIDEIRA (*Vitis vinifera* L.) ASSOCIADA À SELETIVIDADE K^+/Na^+
E EFICIÊNCIA FOTOSSINTÉTICA**

Serra Talhada – PE

2020

**A
L
B
U
Q
U
E
R
Q
U
E
-
S
I
L
V
A**

**M
M**

**R
E
S
I
S
T
Ê
N
C
I
A**

**D
I
·
·
·
2
0
2
0**

MARCELA MARIA ALBUQUERQUE SILVA

**RESISTÊNCIA DIFERENCIAL AO ESTRESSE SALINO ENTRE PORTA-
ENXERTOS DE VIDEIRA (*Vitis vinifera* L.) ASSOCIADA À SELETIVIDADE K^+/Na^+
E EFICIÊNCIA FOTOSSINTÉTICA**

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: Sérgio Luiz Ferreira da Silva.

Coorientador: Hugo Rafael Bentzen Santos.

Serra Talhada – PE

2020

FICHA CATALOGRÁFICA

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal Rural de Pernambuco
Sistema Integrado de Bibliotecas
Gerada automaticamente, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

- A345r Albuquerque Silva, Marcela Maria
RESISTÊNCIA DIFERENCIAL AO ESTRESSE SALINO ENTRE PORTA-ENXERTOS DE VIDEIRA (*Vitis vinifera* L.) ASSOCIADA À SELETIVIDADE K⁺/Na⁺ E EFICIÊNCIA FOTOSSINTÉTICA / Marcela Maria Albuquerque Silva. - 2020.
96 f. : il.
- Orientador: Sergio Luiz Ferreira da Silva.
Coorientador: Hugo Rafael Bentzen Santos.
Inclui referências e anexo(s).
- Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal Rural de Pernambuco, Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal, Serra Talhada, 2020.
1. Tolerância à salinidade. 2. Toxicidade iônica. 3. Trocas gasosas. 4. Homeostase de íons. I. Silva, Sergio Luiz Ferreira da, orient. II. Santos, Hugo Rafael Bentzen, coorient. III. Título

CDD 581.15

RESISTÊNCIA DIFERENCIAL AO ESTRESSE SALINO ENTRE PORTA-ENXERTOS
DE VIDEIRA (*Vitis vinifera* L.) ASSOCIADA À SELETIVIDADE K^+/Na^+ E EFICIÊNCIA
FOTOSSINTÉTICA

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 20/02/2020.

Banca Examinadora

Prof. DSc. Sérgio Luiz Ferreira da Silva – UFRPE/UAST

Orientador

Prof. DSc. Adriano do Nascimento Simões – UFRPE/UAST

Examinador Interno

DSc. Hugo Rafael Bentzen Santos – PNPd/UFRPE/UAST

Coorientador, Examinador Externo

À Deus, por sempre se mostrar presente em todos os momentos da minha vida, sempre dando indícios de quais caminhos devo seguir, mesmo sendo tão errante perante a Ele; Aos meus pais, Manoel e Edione e à minha irmã, Ariela; As minhas filhas, Maria Eduarda e Maria Elisa; tudo foi, é, e sempre será por elas.

Dedico.

AGRADECIMENTOS

Ao meu Deus todo poderoso, que sempre se mostra presente em minha vida, concedendo no seu devido tempo a realização dos desejos mais íntimos do meu coração, mesmo que na maioria das vezes eu esqueça de lhe agradecer. Agradeço também a Deus pela vida das minhas filhas, Maria Eduarda e Maria Elisa, por ter me tornado mãe delas. Hoje, tudo faz sentido.

Aos meus pais, Manoel Albuquerque e Edione Albuquerque, por sempre acreditarem em mim e não medirem esforços ao longo da minha vida para que nada me faltasse, ensinando-me a reconhecer e valorizar princípios. E, principalmente, por hoje serem os melhores avós que podem ser para as minhas Marias. Sem vocês, eu nada seria.

À minha irmã Ariela Albuquerque, por ser aquela que me completa, o que não há em mim, encontro nela. Obrigada por toda reciprocidade e apoios trocados ao longo das nossas distintas jornadas.

Ao meu companheiro Carlos Eduardo, pelo grande coração, paciência e companheirismo, sempre me apoiando em tudo o que me proponho fazer e principalmente, por ter assumido a dupla jornada de ser pai e mãe das nossas Marias.

Ao meu orientador, Sergio Luiz, por me apresentar um mundo que eu desconhecia e me fascinar, por toda troca de conhecimento, confiança e parceria.

Aos membros do grupo em Pesquisa Agrícola no Semiárido (GPAS), João Paulo Alves, Maiany Patriota e principalmente, a Pedro Hermínio, Vítor Nunes e Thaís Ramalho, vocês são parte dessa pesquisa. Agradeço também aos antigos membros do grupo Adriana Nunes e em especial a Juracy Barroso Neto, por sempre se disponibilizar em contribuir no início e no decorrer deste trabalho.

Ao meu coorientador Dr Hugo Bentzen, pelas valiosas contribuições e disponibilidade, por estar contribuído juntamente com o professor Sergio no fortalecimento do nosso grupo.

Aos meus colegas de jornada Ana Maria, Mirna Clarissa, Cléa Medeiros, Sara Araujo, Yuri Allysson, Janaína Renata, Fernanda Larisse por terem se tornado minha família e pelas as alegrias compartilhadas. À Nielson Dinivan que juntamente com Cléa, colaboraram com este trabalho. À Cinara Félix, por sua generosidade em me acolher e estender a mão quando ainda nem nos conhecíamos no início dessa jornada. Aos demais membros do PGPV Daniele Eugênio, Yara Araújo, Baltazar Cirino, Cleber Pereira pela troca e amizade.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa. À UFRPE/UAST pela oportunidade de qualificar profissionalmente. A todos os professores do PGPV por contribuírem com a minha formação. À Thieres Freire pela amizade e por chamar atenção quando necessário, querendo sempre o nosso melhor.

A todos os técnicos e servidores terceirizados da UAST, especialmente os do setor de transporte e manutenção, aqui representados por Raimundo e Marcos, por sempre estarem disponíveis.

Ao ex-secretário do PGPV Iago Pereira, pela amizade e apoio no início no mestrado. As atuais estagiárias Andrielly e Jaqueline pela disponibilidade e amizade.

As amigas que construí em Serra Talhada. À Renata, por ter aparecido em minha vida no momento certo, por sua generosidade e empatia para que eu seguisse no mestrado. À Constância Pereira por ter se tornado uma grande amiga.

Obrigada a todos, inclusive aos que não estão citados, mas que cooperaram direta e indiretamente, para que esta etapa fosse concluída.

O sucesso nasce do querer, da determinação e persistência em se chegar a um objetivo.

Mesmo não atingindo o alvo, quem busca e vence obstáculos, no mínimo fará coisas

admiráveis.

José de Alencar

Insistir, persistir até conseguir... E nunca desistir.

James Kell

RESUMO GERAL

A salinidade dos solos é um dos estresses ambientais mais importantes para a agricultura em todo mundo sobre tudo no semiárido, reduzindo a produtividade de inúmeras espécies vegetais. Portanto, uma regulação precisa da resposta ao estresse salino representa um passo chave para a adaptação e sobrevivência vegetal. A videira é uma das culturas mais difundidas mundialmente. Pouco se sabe sobre os processos fisiológicos envolvidos na absorção seletiva entre os íons K^+ e Na^+ associados à exclusão e partição de íons Na^+ e Cl^- e a interação desses mecanismos em videiras sob salinidade, o que pode ser um diferencial na tolerância para esta cultura. O presente estudo teve como objetivo elucidar os mecanismos de resistência entre dois genótipos contrastantes de porta-enxerto de videira, IAC 313 e Paulsen 1103, sob salinidade, através de três experimentos. No experimento I foi estudado a relação entre a seletividade K^+/Na^+ nos porta-enxertos com os distúrbios fotossintéticos, permitindo mostrar se genótipos com melhor homeostase iônica sob salinidade, possuem mecanismos fisiológicos de proteção a processos envolvidos com a assimilação de CO_2 . O experimento II foi realizado de maneira complementar aos resultados do primeiro estudo, onde o objetivo foi caracterizar a afinidade diferencial na absorção do K^+ na ausência de presença do Na^+ entre os dois porta-enxertos de videira. O experimento III foi realizado com o objetivo de avaliar o efeito do aumento externo do K^+ em evitar a absorção excessiva de Na^+ sob salinidade. Os resultados mostram que o contraste diferencial na tolerância entre os dois porta-enxertos de videira está associado a absorção iônica seletiva entre o K^+ e o Na^+ combinadas ao mecanismo de exclusão e partição de íons tóxicos Na^+ e Cl^- resultando numa melhor tolerância à salinidade.

Palavras-chave: Tolerância à salinidade, Toxicidade iônica, Trocas gasosas, Homeostase de íons.

GENERAL ABSTRACT

Soil salinity is one of the most important environmental stresses for agriculture worldwide, especially in the semiarid region, reducing the productivity of numerous plant species. Therefore, a precise regulation of the response to salt stress represents a key step for plant adaptation and survival. The vine is one of the most widespread crops worldwide. Little is known about the physiological processes involved in the selective absorption between K^+ and Na^+ ions associated with the exclusion and partition of Na^+ and Cl^- ions and the interaction of these mechanisms in grapevines under salinity, which can be a differential in tolerance for this crop. The present study aimed to elucidate the resistance mechanisms between two contrasting genotypes of vine rootstock, IAC 313 and Paulsen 1103, under salinity, through three experiments. In experiment I, the relationship between K^+/Na^+ selectivity in rootstocks and photosynthetic disorders was studied, allowing to show whether genotypes with better ionic homeostasis under salinity have physiological mechanisms to protect the processes involved with the assimilation of CO_2 . Experiment II was carried out in a complementary way to the results of the first study, where the objective was to characterize the differential affinity in K^+ absorption in the absence of Na^+ between the two grapevine rootstocks. Experiment III was carried out with the objective of evaluating the effect of the external increase of K^+ in avoiding excessive Na^+ absorption under salinity. The results show that the differential contrast in tolerance between the two vine rootstocks is associated with selective ion absorption between K^+ and Na^+ combined with the exclusion and partition mechanism of toxic ions Na^+ and Cl^- resulting in a better tolerance to salinity.

Keyword: Salinity tolerance, ionic toxicity, gas exchange, ion homeostasis.

LISTA DE ABREVIATURAS E SÍMBOLOS

C_i	Concentração intercelular de carbono
AKT/KAT	Transportador de K^+ de <i>Arabidopsis</i> , do Inglês <i>Arabidopsis K⁺ transporter</i>
Chl	Clorofila
DFFFA	Densidade de fluxo de fótons fotossintéticos
E	Transpiração
EUA	Eficiência no uso da água
FAO	Organização das Nações Unidas para a Alimentação e a Agricultura, do Inglês <i>Food and Agriculture Organization</i>
g_s	Condutância estomática
HAK	Transportador de alta afinidade de K^+ , do Inglês <i>K⁺ high affinity</i>
J_K	Taxa de transporte de K^+
J_{max}	Taxa máxima de transporte fotossintético de elétrons
J_{Na}	Taxa de transporte de Na^+
$[K^+]_{ext}$	Concentração de K^+ na solução externa
KT	Transportador de K^+ , do Inglês <i>K⁺ transporter</i>
KUP	Transportador para captação de K^+ , do Inglês <i>K⁺ uptake transporter</i>
$[Na^+]_{ext}$	Concentração de Na^+ na solução externa
NSCCs	Canais de cátions não seletivos, do Inglês <i>nonselective cation channels</i>
P_N	Assimilação líquida de CO_2
P_N/C_I	Eficiência de carboxilação
P_{Nmax}	Taxa máxima de absorção de CO_2
Rubisco	Ribulose-1,5-bisfosfatase carboxilase/oxigenase
S_{K-Na}	Seletividade do potássio em relação ao sódio
SOS	Altamente sensível a sal, do Inglês <i>salt overly sensitive</i>
V_{Cmax}	Taxa máxima de carboxilação da Rubisco

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO I

Figura 1. Mecanismos adaptativos de tolerância ao sal. À esquerda estão listadas as funções celulares que se aplicariam a todas as células dentro da planta. À direita estão as funções de tecidos ou órgãos específicos. (Adaptado de MUNNS; GILLIHAM, 2015)_____23

Figura 2. Esquema xilema-parênquima regulando o acúmulo de Na^+ nos tecidos através de células específicas. (Adaptado de MAATHUIS et al., 2014)_____24

Figura 3. Funções do íon K^+ no processo de fotossíntese. (Adaptado de TRÄNKNER et al., 2018)_____26

Figura 4. Localização e atividade dos canais envolvidos no influxo e recuperação de Na^+ na parte aérea e raiz. (Adaptado de PLETT; MØLLER, 2010)_____31

CAPÍTULO II

Figura 1. Os teores de K^+ , Na^+ e Cl^- em folhas (em A, D e G), caules (em B, E e H) e raízes (em C, F e I) de porta-enxertos de videira IAC 313 (barras pretas) e Paulsen 1103 (barras brancas) no início do experimento (controle – T0), com 5, 10 e 15 dias de exposição ao estresse salino (80 mM de NaCl) e 25 dias (recuperação). As barras representam os valores médios ($n = 3$) \pm DP. Os valores seguidos por letras maiúsculas diferentes mostram diferenças estatísticas com 5% de probabilidade entre os porta-enxertos no mesmo tempo de tratamento com sal. Os valores seguidos por diferentes letras minúsculas mostram diferenças estatísticas com 5% de probabilidade entre o mesmo porta-enxerto em todos os tempos de tratamento com sal, de acordo com o teste de Tukey_____67

Figura 2. Taxas de transporte de Na^+ (J_{Na}) e K^+ (J_{K}) em folhas (em A e B) e raízes (em C e D) de porta-enxertos de videira IAC 313 (barras pretas) e Paulsen 1103 (barras brancas) no início do experimento (controle – T0), com 5, 10 e 15 dias de exposição ao estresse salino (80 mM de NaCl) e 25 dias (recuperação). As barras representam os valores médios ($n = 3$) \pm DP. Os valores seguidos por letras maiúsculas diferentes mostram diferenças estatísticas com 5% de probabilidade entre os porta-enxertos no mesmo tempo de tratamento com sal. Os valores seguidos por diferentes letras minúsculas mostram diferenças estatísticas com 5% de probabilidade entre o mesmo porta-enxerto em todos os tempos de tratamento com sal, de acordo com o teste de Tukey_____68

Figura 3. Seletividade ($S_{\text{K,Na}}$) em folhas (em A) e raízes (em B) de porta-enxertos de videira IAC 313 (barras pretas) e Paulsen 1103 (barras brancas) no início do experimento (controle – T0), com 5, 10 e 15 dias de exposição ao estresse salino (80 mM de NaCl) e 25 dias (recuperação). As barras representam os valores médios ($n = 3$) \pm DP. Os valores seguidos por letras maiúsculas diferentes mostram diferenças estatísticas com 5% de probabilidade entre os porta-enxertos no mesmo tempo de tratamento com sal. Os valores seguidos por diferentes letras minúsculas mostram diferenças estatísticas com 5% de probabilidade entre o mesmo porta-enxerto em todos os tempos de tratamento com sal, de acordo com o teste de Tukey_____69

Figura 4. Curvas de assimilação líquida de CO₂ (em A), condutância estomática (em B), transpiração (em C) e eficiência do uso da água (em D) em resposta ao aumento da densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFFA) de porta-enxertos de videira IAC 313 (símbolos fechados) e Paulsen 1103 (símbolos abertos), no início do experimento (controle – T₀), com 15 dias de exposição ao estresse salino (80 mM de NaCl) e 25 dias (recuperação). Os símbolos representam os valores médios (n = 3) ± DP _____ 70

Figura 5. Potencial hídrico foliar de porta-enxertos de videira IAC 313 (barras pretas) e Paulsen 1103 (barras brancas) no início do experimento (controle – T₀), com 5, 10 e 15 dias de exposição ao estresse salino (80 mM de NaCl) e 25 dias (recuperação) realizadas no horário da antemãhã (4h). As barras representam os valores médios (n = 3) ± DP. Os valores seguidos por letras maiúsculas diferentes mostram diferenças estatísticas com 5% de probabilidade entre os porta-enxertos no mesmo tempo de tratamento com sal. Os valores seguidos por diferentes letras minúsculas mostram diferenças estatísticas com 5% de probabilidade entre o mesmo porta-enxerto em todos os tempos de tratamento com sal, de acordo com o teste de Tukey _____ 71

Figura 6. Redução da concentração do K⁺ do meio de incubação decorrentes da absorção pelas raízes de porta-enxertos de videira IAC 313 (símbolos fechados) e Paulsen 1103 (símbolos abertos) durante 100 minutos. Os símbolos representam os valores médios (n = 3) ± DP _____ 71

Figura 7. Efeito das concentrações de NaCl (40 e 80 mM) no influxo líquido de K⁺ pelas raízes de porta-enxertos de videira IAC 313 (círculos) e Paulsen 1103 (triângulos) durante 100 minutos. Os símbolos representam os valores médios (n = 3) ± DP _____ 72

Figura 1S. Aspecto visual dos porta-enxertos de videira IAC 313 e Paulsen 1103 no início do experimento (controle – T₀), e com 25 dias (recuperação) _____ 73

Figura 2S. Sintoma de toxidade em folhas do porta-enxertos Paulsen 1103 com 25 dias (recuperação) _____ 74

Figura 3S. Crescimento de porta-enxertos de videira IAC 313 (símbolos fechados) e Paulsen 1103 (símbolos abertos), no início do experimento (controle – T₀), com 5, 10 e 15 dias de exposição ao estresse salino (80 mM de NaCl) e 25 dias (recuperação). Os símbolos representam os valores médios (n = 3) ± DP _____ 74

CAPÍTULO III

Figura 1. O teor de K⁺ em folhas (em A), caules (em B) e raízes (em C) de porta-enxertos de videira IAC 313 (barras pretas) e Paulsen 1103 (barras brancas) nos tratamentos controle, NaCl 40 mM e NaCl+KCL durante 12 dias. As barras representam os valores médios (n = 3)

± DP. Os valores seguidos por letras maiúsculas diferentes mostram diferenças estatísticas com 5% de probabilidade entre os porta-enxertos no mesmo tempo de tratamento. Os valores seguidos por diferentes letras minúsculas mostram diferenças estatísticas com 5% de probabilidade entre o mesmo porta-enxerto em todos os tratamentos, de acordo com o teste de Tukey _____ 92

Figura 2. Os teores de Na⁺ e Cl⁻ em folhas (em A e D), caules (em B e E) e raízes (em C e F) de porta-enxertos de videira IAC 313 (barras pretas) e Paulsen 1103 (barras brancas) nos tratamentos controle, NaCl 40 mM e NaCl+KCL durante 12 dias. As barras representam os valores médios (n = 3) ± DP. Os valores seguidos por letras maiúsculas diferentes mostram diferenças estatísticas com 5% de probabilidade entre os porta-enxertos no mesmo tratamento. Os valores seguidos por diferentes letras minúsculas mostram diferenças estatísticas com 5% de probabilidade entre o mesmo porta-enxerto em todos os tratamentos, de acordo com o teste de Tukey _____ 93

Figura 3. Aspecto visual de porta-enxertos de videiras das variedades IAC 313 (em A) e Paulsen (em B) depois de cultivados na ausência (controle) e presença de NaCl (40 mM) e da combinação de NaCl+KCl (40 mM + 40 mM) durante 12 dias, em condições de casa de vegetação. Em destaque, os sintomas da toxicidade iônica foliar severa apenas nas mudas da variedade Paulsen submetidas ao NaCl combinado ao KCl _____ 94

Figura 4. Taxas de assimilação líquida de CO₂ (em A), condutância estomática (em B) e transpiração (em C) de porta-enxertos de videira IAC 313 (barras pretas) e Paulsen 1103 (barras brancas) nos tratamentos controle, NaCl 40 mM e NaCl+KCl durante 12 dias. As barras representam os valores médios (n = 3) ± DP. Os valores seguidos por letras maiúsculas diferentes mostram diferenças estatísticas com 5% de probabilidade entre os porta-enxertos no mesmo tratamento. Os valores seguidos por diferentes letras minúsculas mostram diferenças estatísticas com 5% de probabilidade entre o mesmo porta-enxerto em todos os tratamentos, de acordo com o teste de Tukey _____ 95

Figura 5. Curvas dos parâmetros fotoquímicos em resposta ao aumento da DFFF: eficiência do fotossistema II (Y(II)) (em A), quenching fotoquímico (qP) (em B), taxa relativa de transporte de elétrons (ETR) (em C) e quenching não fotoquímico (NPQ) (em D) de porta-enxertos de videira IAC 313 (símbolos fechados) e Paulsen 1103 (símbolos abertos) nos tratamentos controle, NaCl 40 mM e NaCl+KCL durante 12 dias. As barras representam os valores médios (n = 3) ± DP _____ 96

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO II

Tabela 1. Conteúdo de matéria seca em folhas (MSF), caules (MSC) e raízes (MSR), matéria seca total (MST) e razão parte aérea/raiz (Pa/R) de porta-enxertos de videira IAC 313 e Paulsen 1103 no início do experimento (controle – T0), com 5, 10 e 15 dias de exposição ao estresse salino (80 mM de NaCl) e 25 dias (recuperação)_____65

Tabela 2. Razões K^+/Na^+ em tecidos de folhas, caules e raízes de porta-enxertos de videira IAC 313 e Paulsen 1103 no início do experimento (controle – T0), com 5, 10 e 15 dias de exposição ao estresse salino (80 mM de NaCl) e 25 dias (recuperação)_____65

Tabela 3. Assimilação líquida de CO_2 (P_N), condutância estomática (g_s), concentração intercelular de CO_2 (C_i) e eficiência de carboxilação instantânea (P_N/C_i) em resposta ao aumento da pressão parcial de CO_2 (C_i) no ponto de saturação (400 ppm) de porta-enxertos de videira IAC 313 e Paulsen 1103 no início do experimento (controle – T0), com 5, 10 e 15 dias de exposição ao estresse salino (80 mM de NaCl) e 25 dias (recuperação)_____66

Tabela 4. Parâmetros associados à eficiência fotossintética calculados a partir das curvas de ajuste $P_N/DFFFA$ e P_N/C_i . Taxa máxima de assimilação de CO_2 (P_{Nmax}), taxa máxima de carboxilação da Rubisco (V_{Cmax}) e taxa máxima de transporte de elétrons fotossintéticos (J_{max}) de porta-enxertos de videira IAC 313 e Paulsen 1103 no início do experimento (controle – T0), com 5, 10 e 15 dias de exposição ao estresse salino (80 mM de NaCl) e 25 dias (recuperação)_____66

CAPÍTULO III

Tabela 1. Relação K^+/Na^+ em tecidos de folhas, caules e raízes de porta-enxertos de videira IAC 313 e Paulsen 1103 nos tratamentos controle, NaCl 40 mM e NaCl+KCl durante 12 dias_____90

Tabela 2. Taxa de acumulação de Na^+ e Cl^- em tecidos de folhas, caules e raízes de porta-enxertos de videira IAC 313 e Paulsen 1103 submetidos aos tratamentos com NaCl 40 mM e NaCl+KCl, relativa aos controle, durante 12 dias_____90

Tabela 3. Conteúdo de matéria seca em folhas (MSF), caules (MSC), raízes (MSR) e razão parte aérea/raiz (Pa/R) de porta-enxertos de videira IAC 313 e Paulsen 1103 nos tratamentos controle, NaCl 40 mM e NaCl+KCl durante 12 dias_____91

Tabela 4. Conteúdos de clorofilas a, b, totais e carotenóides de porta-enxertos de videira IAC 313 e Paulsen 1103 nos tratamentos controle, NaCl 40 mM e NaCl+KCl durante 12 dias_____91

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	18
HIPÓTESE E OBJETIVOS	18
HIPÓTESE.....	19
OBJETIVO GERAL	19
OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	19
CAPÍTULO I - REVISÃO DE LITERATURA: EFEITOS DA SALINIDADE SOB AS PLANTAS E A IMPORTÂNCIA DOS MECANISMOS DE TRANSPORTE DE K^+ E Na^+ NA RESISTÊNCIA E HOMEOSTASE IÔNICA	21
1. A SALINIDADE DOS SOLOS	21
1.1 Impactos da saliniade na produtividade agrícola	21
1.2 Respostas das plantas a salinidade	22
1.3 Efeitos da salinidade na fotossíntese	24
2. SISTEMAS DE ABSORÇÃO E TRANSPORTE DO POTÁSSIO (K^+) E SÓDIO (Na^+) PELAS PLANTAS.....	26
2.1 Mecanismos de absorção e alocação do potássio (K^+).....	26
2.2 Mecanismos de absorção e exclusão de sódio (Na^+).....	28
3. A CULTURA DA VIDEIRA E A IMPORTÂNCIA NO SEMIÁRIDO BRASILEIRO.....	31
REFERÊNCIAS	32
CAPÍTULO II - RESISTÊNCIA A SALINIDADE ENTRE PORTA-ENXERTOS DE VIDEIRA (<i>Vitis vinifera</i> L.) ESTÁ ASSOCIADA À AFINIDADE NA ABSORÇÃO DE POTÁSSIO (K^+) ASSOCIADO À EXCLUSÃO DE SÓDIO (Na^+) E CLORETO (Cl^-) COMBINADO A CRESCIMENTO E EFICIÊNCIA FOTOSSINTÉTICA.....	33
RESUMO	40
1. INTRODUÇÃO	42
2. MATERIAL E MÉTODOS	44
2.1 Material e tratamentos de plantas.....	44
2.2 Medições de trocas gasosas e potencial hídrico foliar.....	46
2.3 Teores iônicos de sódio, potássio e cloreto	47
2.4 Taxa de transporte e seletividade de sódio e potássio	48
2.5 Caracterização da absorção de potássio nos porta-enxertos na ausência e na presença do sódio	48
2.6 Delineamento experimental e análise estatística	49
3. RESULTADOS	49
3.1 Efeitos do estresse salino no crescimento, concentração de íons e homeostase K^+/Na^+	49

3.2 Efeitos da salinidade no transporte e na seletividade do potássio e sódio na parte aérea e na raiz	51
3.3 Efeitos da salinidade nas trocas gasosas, rendimento fotossintético e potencial hídrico	52
3.4 Efeitos do sódio na absorção do potássio em porta-enxertos de videira	54
4. DISCUSSÃO.....	54
5. CONCLUSÃO	59
REFERÊNCIAS	59
TABELAS.....	59
FIGURAS.....	67
MATERIAL SUPLEMENTAR.....	73
CAPÍTULO III – DIFERENÇAS GENOTÍPICAS ENVOLVIDAS COM A HOMEOSTASE IÔNICA CONFERIDA PELA DISPONIBILIDADE DE K ⁺ EM PORTA-ENXERTOS DE VIDEIRA (<i>Vitis vinifera</i> L.) SOB SALINIDADE.....	75
RESUMO	75
1. INTRODUÇÃO	77
2. MATERIAL E MÉTODOS	78
2.1 Material e tratamentos de plantas.....	78
2.2 Medições de trocas gasosas e parâmetros fotoquímicos	79
2.3 Conteúdo de clorofilas a, b e totais e carotenóides	80
2.4 Teores de sódio (Na ⁺), potássio (K ⁺) e cloreto (Cl ⁻) e taxa de acumulação de Na ⁺ e Cl ⁻	80
2.5 Delineamento experimental e análise estatística	81
3. RESULTADOS.....	81
3.1 Sintoma de toxicidade foliar, acúmulo de matéria seca, partição de íons e homeostase iônica...81	
3.2 Respostas das trocas gasosas, parâmetros de fluorescência e conteúdo de clorofila e carotenóides	82
4. DISCUSSÃO.....	84
5. CONCLUSÃO	86
REFERÊNCIAS	87
TABELAS.....	90
FIGURAS.....	92

INTRODUÇÃO GERAL

Atualmente, a salinidade do solo é um dos fatores abióticos de maior importância, pois limita a produção vegetal em todo mundo, abrangendo quase 7% da área total do globo, correspondendo a 800 milhões de hectares de terra que são afetados pela salinidade do solo (MUNNS, 2005). Dessa forma, atingir a tolerância ao sal é fundamental para a produtividade agrícola mundial e o uso e o desenvolvimento de cultivares tolerantes ao sal tem sido uma alternativa. Programas de melhoramento visam o desenvolvimento de culturas mais tolerantes ao sal, que contribua com uma produção de rendimento viável, ainda que em condições adversas como salinidade, embora seja difícil devido à natureza geneticamente complexa dos mecanismos de tolerância ao estresse (SEQUERA-MUTIOZABAL et al., 2017).

Plantas tolerantes à salinidade são aquelas capazes de crescer, se desenvolver e completar seu ciclo de vida em um substrato contendo altas concentrações de sal (PARIDA; DAS, 2005). As plantas apresentam respostas complexas quanto à capacidade de tolerância a salinidade e podem diferir quanto à espécie e quanto ao genótipo.

A videira é uma cultura difundida mundialmente, em 2014 foi produzindo cerca de 74 milhões de toneladas de uva em todo o mundo (FAO, 2014). Embora classificada como planta de clima temperado, as videiras demonstram grande capacidade adaptativa em ambientes com condições climáticas distintas, o que possibilita o seu cultivo em áreas onde as condições do ambiente sejam razoavelmente favoráveis (LOUREIRO, 2016). Sob condições de salinidade, sabe-se que a videira é sensível, mostrando um decréscimo em seu crescimento (WALKER et al., 2004).

Estudos realizados em videira sob salinidade abordam principalmente a toxicidade causada pelo íon Cl^- (WALKER et al., 2004), enquanto que para a maior parte das culturas glicófitas o foco maior seja na exclusão de Na^+ do que o Cl^- (MUNNS, GILLIHAN, 2015; LI et al., 2017). Estudos sobre a salinidade em videiras abordam também, os impactos sobre o rendimento, composição química e qualidade dos frutos (STEVENS et al., 2016; MIRÁS-AVALOS; INTRIGLIOLO, 2017).

Pouco se sabe sobre as disfunções fisiológicas em ocasionadas em videiras decorrentes da toxicidade causada por Na^+ . Dessa forma, Amorim (2018) estudando a influência do porta-enxerto na resistência a salinidade em mudas de videira enxertada, observou dentre as quatro variedades testadas (IAC 313, IAC 572, Paulsen e SO4) distinção com relação à absorção e alocação de Na^+ . Quando expostas a salinidade, o porta-enxerto do tipo IAC 313 mostrou-se mais resistente, enquanto que o porta-enxerto do tipo Paulsen apresentou um maior acúmulo

de Na^+ nos tecidos, refletido em um menor crescimento, reduções mais expressivas nos parâmetros fotossintéticos combinados com um menor acúmulo de K^+ na parte aérea, quando comparado com a variedade IAC 313.

A capacidade de exclusão e partição de Na^+ e Cl^- são estratégias desenvolvidas pelas plantas sob condições salinas, evitando o acúmulo do íon em tecidos que comprometam a fisiologia da planta. A manutenção de uma nutrição adequada de K^+ sob condições salinas resultando assim na homeostase K^+/Na^+ reflete em uma maior tolerância ao sal, uma vez que o K^+ está diretamente relacionado a funções metabólicas essenciais e o excesso de Na^+ no meio interfere na absorção K^+ , além de causar toxicidade iônica (FERREIRA-SILVA, et al., 2009). Ainda não foram realizados estudos que abordem os mecanismos de tolerância a salinidade em porta-enxertos de videira (*Vitis vinifera* L.), caracterizando a seletividade K^+/Na^+ , correlacionado com exclusão de Na^+ e Cl^- . Dessa forma, o objetivo do nosso trabalho é elucidar os mecanismos de resistência a salinidade caracterizando a seletividade na absorção de Na^+ e K^+ em conjunto com os mecanismos de exclusão de íons Na^+ e Cl^- em porta-enxertos de videira (*Vitis vinifera* L.).

HIPÓTESE E OBJETIVOS

HIPÓTESE

Porta-enxertos de videira mais resistentes a salinidade apresentam maior seletividade K^+/Na^+ combinados a exclusão de Na^+ e Cl^- associada a crescimento, homeostase iônica e eficiência fotossintética.

OBJETIVO GERAL

Demonstrar que a resistência diferenciada a salinidade entre porta-enxertos de videira está associada a mecanismos fisiológicos envolvidos com seletividade, partição e alocação iônica necessários à homeostase, eficiência fotossintética e crescimento.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- ✓ Avaliar o padrão de alocação de Na^+ , K^+ e Cl^- em dois porta-enxertos de videira contrastantes na resistência a salinidade quando cultivados na ausência e presença de

estresse salino;

- ✓ Estimar a seletividade K^+/Na^+ em planta de dois porta-enxertos de videira contrastantes na resistência a salinidade quando cultivados na ausência e presença de estresse salino;
- ✓ Caracterizar o influxo de K^+ no tempo pelas raízes de dois porta-enxertos de videira, na ausência e presença de NaCl, diferindo na resistência a salinidade;
- ✓ Avaliar mudanças nas trocas gasosas pela condutância estomática (g_s), transpiração (E), assimilação de CO_2 (P_N), concentração intercelular de CO_2 (C_i) e estimativas da eficiência de carboxilação instantânea (P_N/C_i) e uso de água (P_N/E) em dois porta-enxertos contrastantes na resistência ao salna ausência e presença de estresse salino.
- ✓ Estimar os parâmetros da eficiência da fotossíntese, taxa máxima de carboxilação da Rubisco (V_{cmax}), taxa máxima de transporte de elétrons (J_{max}) e fotossíntese máxima (P_{Nmax}), a partir das curvas P_N/C_i e $P_N/DFFFA$ em dois porta-enxertos de videira contrastantes na resistência ao sal cultivados na ausência e presença de estresse salino;
- ✓ Avaliar a eficiência fotoquímica através da eficiência quântica máxima efetiva do PSII Y(II), taxa aparente de transporte e elétrons (ETR), quenching fotoquímico (qP) e não fotoquímico (NPQ) em dois porta-enxertos de videira contrastantes na resistência ao sal cultivados na ausência e presença de estresse salino;
- ✓ Estimar os conteúdos de clorofilas a, b, totais em dois porta-enxertos de videira contrastantes na resistência ao sal quando cultivados na ausência e presença de estresse salino.

CAPÍTULO I - REVISÃO DE LITERATURA: EFEITOS DA SALINIDADE SOB AS PLANTAS E A IMPORTÂNCIA DOS MECANISMOS DE TRANSPORTE DE K^+ E Na^+ NA RESISTÊNCIA E HOMEOSTASE IÔNICA

1. A SALINIDADE DOS SOLOS

1.1 Impactos da salinidade na produtividade agrícola

A salinização dos solos é um dos problemas mais preocupantes relacionados à produção vegetal em todo mundo (GUPTA; GOYAL, 2017). Dados da FAO (2016) revelam que dos 230 milhões de hectares de terra irrigada atualmente, 45 milhões de ha (19,5%) já foram danificados pelo sal. Dentre os fatores abióticos, a salinidade dos solos decorrente do excesso de sais presente na solução dos solos é um dos estresses ambientais mais agressivos para a sustentabilidade da agricultura mundialmente, especialmente em áreas semiáridas (MUNNS; GILLIHAM 2015), pois em regiões áridas e semiáridas os volumes de evapotranspiração excedem os volumes de precipitação ao longo do ano, favorecendo a salinização dos solos (HANIN, 2016).

A solução dos solos das regiões áridas e semiáridas normalmente apresentam os seguintes sais solúveis: sódio (Na^+), cálcio (Ca^{2+}), magnésio (Mg^{2+}), potássio (K^+), cloreto (Cl^-), sulfato (SO_4^{2-}), bicarbonato carbonato (HCO_3^-), borato (BO_3^{3-}) e nitrato (NO_3^-) (FERREIRA et al., 2016). Os mais encontrados de maneira associada são $NaCl$, $CaCl_2$, $MgCl_2$, Na_2SO_4 e $MgSO_4$ (MARTINEZ et al., 2016). Apesar da ocorrência de inúmeros sais em solos salinos em concentrações notáveis, há uma predominância freqüente do $NaCl$ (WU, 2018).

Os sais podem surgir no solo de forma natural, no subsolo - salinização primária, ou serem introduzidos – salinização secundária – decorrente de ações antrópicas, como prática de adubação do solo, uso de fertilizantes inorgânicos e, principalmente, irrigação com água salobra (LIANG et al., 2018). As alterações químicas mais importantes induzidas pelos solos salinos as plantas são provenientes da composição e balanço de cátions nos complexos de troca e na solução do solo, com implicações no pH, na capacidade de troca de íons e na disponibilidade de nutrientes (BARRAGÁN et al., 2012; CAO, et al., 2016).

O componente sódio do $NaCl$ nos solos exerce um efeito tóxico na maioria das plantas principalmente pela ocorrência simultânea dos estresses osmótico e iônico em resposta ao estresse salino decorrente do Na^+ (BLUMWALD, 2000; HASEGAWA et al., 2000; MUNNS;

TESTER, 2008). Porém, em algumas plantas lenhosas, o cloreto Cl^- apresenta-se como sendo o íon mais nocivo, como observado nos gêneros *Citrus* e *Vitis* (videira) (WHITE; BROADLEY, 2001). O desenvolvimento das plantas em solos com concentrações elevadas de sais é prejudicado primariamente pela ocorrência do efeito osmótico, que bloqueia a absorção da água por parte do sistema radicular, seguido pelo efeito tóxico que corresponde ao acúmulo excessivo de sais na planta, provocando a toxicidade, alterações nutricionais, bioquímicas e fisiológicas (MUNNS; TESTER, 2008).

1.2 Respostas das plantas a salinidade

Segundo a literatura, embora as estratégias de tolerância à salinidade sejam restritas para a maioria das cultivares, podem surgir variabilidades genéticas dentro da espécie. O período relevante para que sejam notadas as respostas entre genótipos distintos vai depender do teor de salinidade e do nível de resistência das espécies ao sal (MUNNS; GILLIHAM, 2015). Dessa forma, as plantas foram divididas em dois grandes grupos com base no grau de tolerância que cada espécie venha a apresentar em decorrência da salinidade: em halófitas e glicófitas (FLOWERS et al., 2015).

Espécies glicófitas não crescem sob altos níveis de sal e englobam a maior parte das plantas cultivadas, apresentando inibição parcial ou total em seu desenvolvimento em concentrações de NaCl entre 100 mM e 200 mM, ocasionando em morte das plantas (ACOSTA-MOTOS et al., 2017). Já as espécies halófitas são aquelas tolerantes à salinidade, chamadas também de halotolerantes são capazes de sobreviver em meios onde concentrações de NaCl são maiores que 400 mM, pois desenvolveram mecanismos de adaptativos que as caracterizam como tolerantes ao sal (PARIDA; DAS, 2005; FLOWERS; COLMER, 2015).

A salinidade altera o metabolismo vegetal e o conjunto dessas alterações sofridas pelas plantas são similares as descritas para o estresse hídrico (MUNNS, 2002). Os sinais primários do efeito da salinidade em plantas são o estresse osmótico e a toxicidade iônica, enquanto que no estresse hídrico o primeiro indício é o estresse osmótico (ZHU, 2016). O estresse osmótico altera a absorção de água e nutrientes por parte das plantas e acontece rapidamente. O estresse iônico decorre a partir do acúmulo de íons e como efeito atinge níveis tóxicos (MUNNS; TESTER, 2008). Os efeitos secundários acarretados tanto pelo o estresse salino quanto pelo o estresse hídrico são de maior complexidade, como o estresse oxidativo e disfunções metabólicas, tais como danos nos lipídios das membranas, proteínas e ácidos nucleicos (ZHU,

2016). Para suportar a salinidade, as plantas apresentam respostas fisiológicas complexas tanto a nível celular como em órgãos específicos (Figura 2) (MUNNS; GILLIHAM, 2015).

Dessa forma, foi proposto mecanismos adaptativos desenvolvidos pelas plantas de tolerância à salinidade: exclusão iônica - a exclusão líquida de íons tóxicos da parte aérea; tolerância ao tecido - a compartimentalização de íons tóxicos em tecidos específicos, células e organelas subcelulares; a tolerância independente de íons - a manutenção do crescimento e absorção de água independente da extensão do acúmulo de Na^+ na parte aérea (MUNNS; TESTER, 2008).

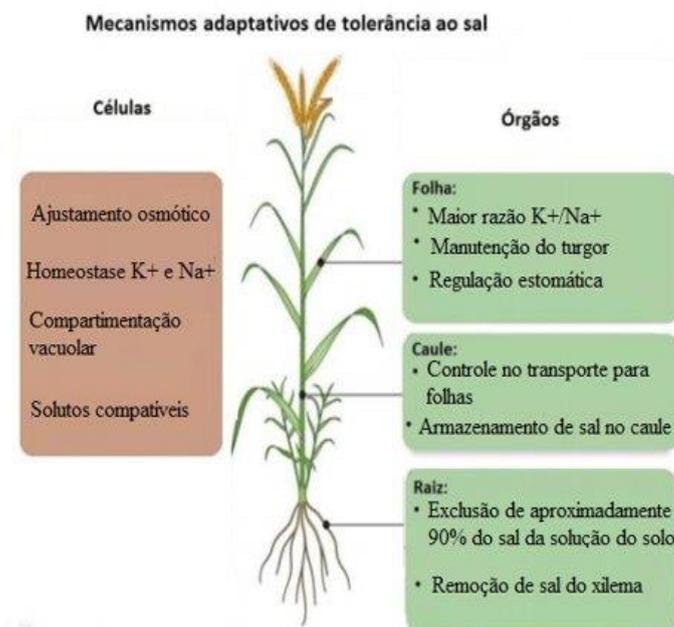


Figura 1. Mecanismos adaptativos de tolerância ao sal. À esquerda estão listadas as funções celulares que se aplicariam a todas as células dentro da planta. À direita estão as funções de tecidos ou órgãos específicos. (Adaptado de MUNNS; GILLIHAM, 2015).

Dentre os freqüentemente citados como chave para tolerância ao sal estão o controle de carga no xilema e a regulação da troca de íons no limite do xilema-parênquima (Figura 2) (TESTER; DAVENPORT 2003; MUNNS; TESTER 2008). Dessa forma, a resistência ao estresse salino exige uma regulação do transporte de íons para a parte aérea (TESTER; DAVENPORT, 2003). A concentração de Na^+ no xilema é dependente de diversos processos de transporte ativo através de células específicas em raízes, que quando em condições de salinidade, agem de maneira a restringir a quantidade de Na^+ que venham a atingir os ramos

(TESTER; DAVENPORT, 2003).

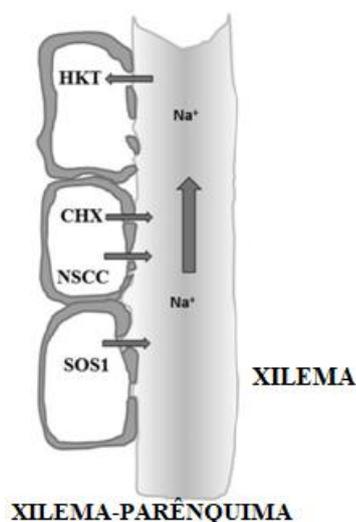


Figura 2. Esquema xilema-parênquima regulando o acúmulo de Na^+ nos tecidos através da exclusão e compartimentalização via células específicas. (Adaptado de MAATHUIS et al., 2014).

A capacidade de partição e de exclusão de íons tóxicos (Na^+ e Cl^-) dos tecidos por parte das plantas é considerada um importante mecanismo relacionado com a tolerância ao estresse salino em espécies e/ou genótipos de interesse (MUNNS et al., 2002). A eficiência desses mecanismos de distribuição e exclusão de íons sob condições salinas pode diminuir o excesso de íons tóxicos, ocorrendo juntamente com uma nutrição adequada de potássio, que é vista como fundamental na manutenção de uma homeostase K^+/Na^+ em ambientes salinizados (APSE; BLUMWALD, 2007).

Igualmente, a resistência das plantas a salinidade está relacionada não somente ao acúmulo de Na^+ , mas também na capacidade de manutenção de altos teores de K^+ (SHABALA; CUIN, 2008). A capacidade dos tecidos vegetais em reter K^+ parece ser uma característica comum entre todos os genótipos e espécies tolerantes a salinidade (SHABALA, 2017; WU et al., 2018).

1.3 Efeitos da salinidade na fotossíntese

Vários estudos confirmam o efeito danoso da salinidade sobre o metabolismo

fotossintético das plantas, tais como a redução da taxa fotossintética líquida, transpiração, condutância estomática e alterações no teor de clorofila. Trata-se do primeiro metabolismo fisiológico desestabilizado em decorrência de estresses ambientais tais como a salinidade, altas temperaturas e seca (MUNNS; TESTER, 2008; NEGRÃO et al., 2017). Em decorrência dos efeitos osmótico e iônico, plantas sob condições salinas reduzem a absorção de água e apresentam toxicidade iônica, resultando em danos nos processos primários indispensáveis ao crescimento e produtividade das culturas como a fotossíntese, sendo o primeiro processo prejudicado em tais condições (LU et al., 2017).

Condições de salinidade causam uma limitação de natureza metabólica atingindo negativamente a fotossíntese, em resposta ao acúmulo da concentração de Na^+ e Cl^- nas folhas (MUNNS et al., 2016), diminuindo a capacidade bioquímica das folhas e causando distúrbios na regulação estomática (TAVAKKOLI et al., 2011). Em decorrência do efeito iônico, que ocorre devido à captação e ao acúmulo de Na^+ e Cl^- nas células dos tecidos fotossintéticos (MUNNS; TESTER 2008; NEGRÃO et al., 2017), a fotossíntese é inibida quando altas concentrações de Na^+ e/ou Cl^- são acumulados nos cloroplastos e clorofila, que é um importante conteúdo da fotossíntese diretamente correlacionado com a salubridade da planta (BHUIYAN et al., 2017).

Portanto, os pigmentos que são responsáveis por captar a energia luminosa, tais como as clorofilas e os carotenóides são diretamente afetados pela salinidade (LU et al., 2017) em decorrência do efluxo excessivo do íon K^+ induzida pelo excesso de Na^+ , afetando a biossíntese da clorofila e também, degradando a clorofila original (SANTA-MARÍA et al., 2018). Dessa forma, a manutenção do K^+ em condições de salinidade ajuda na difusão do CO_2 celular, uma vez que o K^+ está diretamente envolvido no movimento estomático, turgescência do tecido e na formação da molécula de clorofila (TRÄNKNER et al., 2018) (Figura 3).

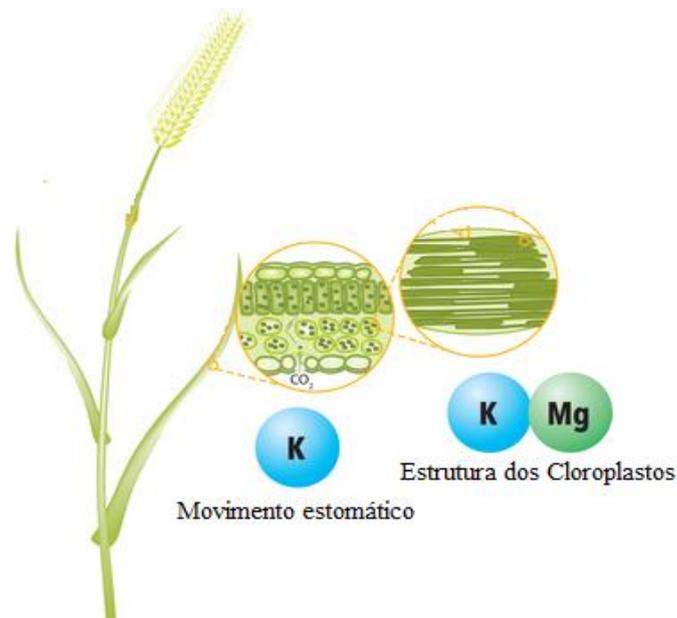


Figura 3. Funções do íon K^+ no processo de fotossíntese (Adaptado de TRÄNKNER et al., 2018).

A redução na disponibilidade de CO_2 pode ocasionar um desequilíbrio nos processos fotossintéticos, por afetar o funcionamento do ciclo de Calvin (TIKKANEN et al., 2014), diminuindo também a atividade de várias enzimas, incluindo Rubisco (NEGRÃO et al., 2017) além da diminuição da concentração de clorofila, e diminuição no conteúdo de alguns íons essenciais, como Ca^{2+} e Mg^{2+} no mesofilo das folhas, quando a assimilação de CO_2 pelas plantas é reduzida (NETONDO et al., 2004).

Portanto, a capacidade na manutenção de CO_2 intracelular pelas plantas tem sido usada como parâmetro para estimar os efeitos da salinidade sobre a fotossíntese uma vez que as respostas fisiológicas das plantas sob condições salinas são complexas, sendo questionável se as principais limitações fotossintéticas são em decorrência dos efeitos osmóticos ou iônicos (KALAJI et al., 2016).

2. SISTEMAS DE ABSORÇÃO E TRANSPORTE DO POTÁSSIO (K^+) E SÓDIO (Na^+) PELAS PLANTAS

2.1 Mecanismos de absorção e alocação do potássio (K^+)

O potássio é um nutriente essencial para as plantas, necessário para o crescimento e desenvolvimento (MARSCHNER, 2012), sendo comumente utilizado pelas células vegetais como um dos principais cátions e sua principal função é a conservação da eletro neutralidade

e do equilíbrio osmótico celular, além de ser responsável pela translocação de fotoassimilados no floema e manutenção da taxa fotossintética da planta, evitando assim o desvio de elétrons que dão origem as formas reativas de oxigênio (AHANGER; AGARWAL, 2017). Trata-se do componente catiônico mais abundante, que corresponde a mais de 10% do peso seco da planta (WHITE; KARLEY, 2010).

O teor interno de K^+ é exercido tanto pelo influxo de K^+ quanto pela manutenção do K^+ na célula. A concentração de K^+ mantida no citosol das células vegetais é em torno de 100 mM, sendo esta considerada ideal para o cumprimento das funções metabólicas (BRITTO; KRONZUCKER, 2008; WHITE; KARLEY, 2010). Quando se encontram em condições de salinidade por um período prolongado, as plantas tendem a mostrar sintomas de deficiência de K^+ , pois ocorre uma redução da captação e/ou uma menor retenção de K^+ nos tecidos em partes distintas da planta, ao mesmo tempo em que acontece um acréscimo simultâneo de Na^+ (MUNNS et al., 2002).

O K^+ é absorvido através da membrana plasmática das células da raiz através de transportadores de membrana e canal de proteínas de que podem exibir uma cinética de captação de alta e baixa afinidade (CHÉREL et al., 2014). O sistema de baixa afinidade atua quando as concentrações de K^+ externo são relativamente abundantes (na faixa de mM) enquanto que o sistema de alta afinidade atua quando o K^+ externo encontra-se em baixas concentrações (faixa de μM). Esse comportamento bifásico foi identificado por Epstein et al., (1963), ao aplicar o conceito da cinética ao estudar a absorção de K^+ em raízes cevada.

Os transportadores de HAK/KUP/KT sem expressam em raízes e estão envolvidos na captação de K^+ de alta afinidade sob condições de baixo K^+ no solo (<1 mM) (ZHANG, 2018). Membros da família, os genes HAK 1 e HAK 5, foram expressos em ensaios de cinética na absorção de K^+ em espécies como a pimenta (MARTÍNEZ-CORDERO et al., 2005), arroz (BAÑUELOS et al., 2002) e a cevada (SANTA-MARÍA et al., 1997), enquanto que o gene HAK 5 foi identificado em estudos com plantas de tomate (NIEVES-CORDONES et al., 2007) e Arabidopsis (RUBIO et al., 2000). O membro da família AKT, o AKT 1 foi caracterizado como um canal retificador de K^+ de baixa afinidade em raízes foram através de estudos realizados com Arabidopsis (NIEVES-CORDONES et al., 2010), arroz (GOLLDACK et al., 2003) e cevada (SANTA-MARÍA et al., 1997).

Os dois sistemas para captação de K^+ demonstram alterações em altas concentrações de Na^+ , em especial os sistemas de alta afinidade, como foi observado em estudos realizados

com *Thellungiella* e *Arabidopsis* (ALEMÁN et al., 2009), tomate e *Arabidopsis* (NIEVES-CORDONES et al., 2008, 2010) onde altas concentrações de Na^+ aparentou inibir o gene HAK 5 de alta afinidade. Ensaio conduzidos em plantas modelo de trigo e arroz demonstraram que baixas concentrações de Na^+ no meio externo estimulam o transporte de K^+ pela proteína de alta afinidade, enquanto que, o aumento dos níveis de Na^+ no meio extracelular inibe o transporte de K^+ pela proteína HKT1, induzindo na captação de Na^+ para o meio intracelular (ZHU et al., 2016; AHMAD et al., 2016).

A captação de sódio (Na^+) através do sistema de alta afinidade para a captação de K^+ acontece em decorrência da semelhança do raio iônico dos cátions Na^+ e K^+ , ainda que o sistema de alta afinidade apresente uma maior seletividade K^+/Na^+ durante a captação, pode haver um influxo considerável de Na^+ em substituição ao K^+ em situações de elevada concentrações de Na^+ (YANG; GUO, 2018). A regulação dos sistemas de captação de K^+ nas raízes é essencial para garantir o suprimento de K^+ , especialmente em condições de salinidade.

2.2 Mecanismos de absorção e exclusão de sódio (Na^+)

O sódio é um elemento considerado não essencial para plantas glicófitas e C3, dessa forma, a substituição do K^+ por Na^+ pode induzir tanto no desequilíbrio iônico quanto fisiológico sob condições de salinidade (TESTER; DAVENPORT 2003). Existe uma ampla semelhança química entre os íons K^+ e Na^+ em simultâneo com a falta de seletividade pelas células das raízes a estes íons, pode induzir a absorção e acúmulo de Na^+ (BENITO et al., 2014). O maior acúmulo de íons Na^+ reduz a absorção de K^+ pelas raízes de plantas superiores (MAATHUIS et al., 2014).

O influxo unidirecional de Na^+ pelas raízes acontece especialmente através dos canais de cátions não seletivos (NSCCs) (TESTER; DAVENPORT, 2003), presentes na membrana plasmática vegetal e se caracterizam por serem permeáveis a uma ampla gama de cátions monovalentes (DEMIDCHIK; MAATHUIS, 2007). Os canais de cátions não seletivos em plantas foram identificados e subdivididos conforme as mudanças ocasionadas no potencial elétrico da membrana celular, em três principais classes: 1- DA-NSCCs, canais de cátions acionados pela despolarização da membrana; 2 - HA-NSCCs, canais de cátions ativados por hiperpolarização; 3 - VI-NSCCs, insensíveis à voltagem (DEMIDCHIK; TESTER, 2002;

DEMIDCHIK; MAATHUIS, 2007).

Ademais, existem duas famílias de canais de cátions não seletivos sugeridas na composição de canais de cátions na membrana plasmática que atuam no influxo de Na^+ , os canais controlados por nucleotídeos cíclicos (CNGCs) e canais ativados por glutamato (GLRs) (ASSAHA et al., 2017).

Genes que codificam proteínas transportadoras de K^+ de alta afinidade sustentam loci de caracteres quantitativos (QTLs) que atuam na captação e exclusão de Na^+ como um mecanismo de tolerância a salinidade: os genes da família HKT. As proteínas HKT compõem a família Ktr/TrK/HKT de transportadores de cátions monovalentes encontradas em plantas, bactérias e fungos, exceto em animais (CORRATGÉ-FAILLIE et al., 2010). Os genes que compõem a família HKT de transportadores têm sido revelados como um mecanismo importante atuando na redução do acúmulo de Na^+ da parte aérea (MUNNS; TESTER, 2008; ROY et al., 2014).

As proteínas HKT podem ser separadas em duas subfamílias diferentes conforme suas propriedades no transporte de Na^+ e K^+ em sistemas de expressão heterólogos: a subfamília 1 AtHKT1;1 que demonstra atividade de transporte específica de Na^+ mediando a captação de Na^+ na ausência de K^+ externo; e a subfamília 2 TaHKT2;1 que funciona como um cotransportador K^+/Na^+ cujo os homólogos foram clonados a partir espécies de plantas (WU, 2018).

Os transportadores do tipo HKT foram alvo de estudos ao longo dos últimos anos em várias espécies de plantas, com expressão em tecidos específicos e funções distintas. Com relação à subfamília 1 de transportadores HKT relacionada ao transporte específico de Na^+ em plantas, o transportador AtHKT1;1 identificado em *Arabidopsis thaliana*, controlava a absorção de Na^+ pelas raízes e o acúmulo e recuperação de Na^+ a partir do xilema, se expressando no tecido parênquima xilema (DAVENPORT et al., 2007; RUS et al., 2006). Outro membro da subfamília 1 HKT, OsHKT1;1 foi encontrado em *Oryza sativa* com expressão em brotos e raízes, mediando a absorção de Na^+ de baixa afinidade (KOBAYASHI et al., 2017). O gene OsHKT1;5 (SKC1) também foi identificado em *Oryza sativa* em células do parênquima radicular ao redor dos vasos do xilema, removendo Na^+ do xilema da raiz e agindo como um transportador seletivo de Na^+ (REN et al., 2005).

A importância na elucidação dos mecanismos de seletividade de transporte envolvendo os íons Na^+ e K^+ é fundamental, uma vez que uma das rotas para a entrada de Na^+

na célula é através de transportadores de K^+ (ADAMS; SHIN, 2014). Além das proteínas HKT, são citados na literatura outro mecanismo que age como transportadores de Na^+ sob salinidade como forma de proteção: a via de sinalização SOS “Salt Overly Sensitive” (Excessivamente sensível ao sal). A via SOS é um dos principais componentes envolvidos na tolerância ao estresse salino, composta por três proteínas, SOS_1 , SOS_2 e SOS_3 .

O SOS_1 é um antiporto Na^+/H^+ de membrana plasmática, é a primeira proteína de efluxo de Na^+ bem caracterizada em plantas (*Arabidopsis thaliana*) (SHI et al., 2000). Os antiportos do tipo Na^+/H^+ atuam expulsando o Na^+ das células da raiz e/ou distribuindo o Na^+ através dos tecidos, tendo como exemplo a expressão SOS_1 , que ocorre predominantemente nas células da ponta da raiz e também no parênquima xilema (SHABALA, 2013). Existe uma correlação entre o aumento da concentração de Ca^{2+} no meio intracelular com a salinidade. O aumento de Ca^{2+} é uma sinalização em resposta a salinidade associado às vias SOS (ZHU et al., 2016). O SOS_3 é um sensor de Ca^{2+} que faz parte da família de proteínas do tipo calcineurina B (CBL). O aumento do Ca^{2+} induzido pelo sódio é ligado à proteína SOS_3 , que por sua vez, interage com a proteína SOS_2 , tornando-a uma quinase ativa (BENDER et al., 2018). A SOS_1 por sua vez, é ativada através da fosforilação de proteínas pelo complexo SOS_2/SOS_3 quinase (PARDO et al., 2006).

Outro mecanismo importante para a tolerância ao sal nas plantas é compartimentalização de Na^+ no vacúolo para reduzir as concentrações citosólicas de Na^+ , que ocorre através da expressão e atividade dos antiportadores Na^+/H^+ (NHX) e das bombas vacuolares tipo H^+ -ATPases e H^+ -pirofosfatases (VP) (SATHEE, 2015). Os cotransportadores Na^+/H^+ localizam-se no tonoplasto das células vegetais, atuando na compartimentação vacuolar de Na^+ , mantendo baixa concentração de Na^+ citosólico sob salinidade. (BLUMWALD, 2000; ZHANG; BLUMWALD, 2001) (Figura 4).

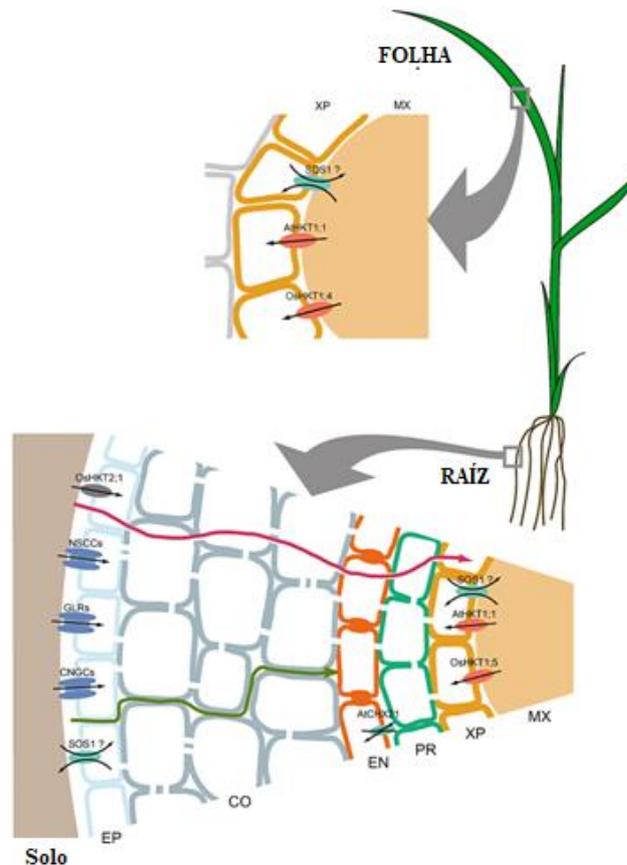


Figura 4. Localização e atividade dos canais envolvidos no influxo e recuperação de Na⁺ na parte aérea e raiz. (PLETT; MØLLER, 2010).

3. A CULTURA DA VIDEIRA E A IMPORTÂNCIA NO SEMIÁRIDO BRASILEIRO

A videira (*Vitis vinifera* L.) é amplamente cultivada em todo o mundo. De acordo com o relatório estatístico da Organização Internacional da Vinha e do Vinho – OIV sobre vitivinicultura mundial, as áreas globais de plantio de uva aumentaram rapidamente nos últimos anos, abrangendo cerca de sete milhões e meio de hectares no ano de 2018 e mais de 78 milhões de toneladas de frutas silvestres foram produzidas em todo o mundo (OIV, 2019). As variedades de videira estão bem ajustadas a uma ampla variedade de climas, resultado de fatores combinados ao longo dos anos, como a domesticação a partir do seu ancestral selvagem (*V. vinifera* L. spp *sylvestris*) (ARROYO-GARCIA et al., 2006) e através de cruzamentos subsequentes das espécies já domesticadas e ainda silvestres, passando pela prática ancestral do cultivo de mudas a partir de cruzamentos espontâneos, até a criação convencional (PELSY, 2010).

No Brasil, a vitivinicultura tem ascendido na Fruticultura nacional, com ampliação do

cultivo exclusivo de regiões temperadas a semiáridas, com destaque para o Submédio do Vale do São Francisco, que é responsável por mais de 15% de toda a produção nacional (CAMARGO et al., 2011; IBGE, 2017). A produção de vinhos tropicais no Brasil teve início na região do Submédio Vale do São Francisco nos anos 1980 e se consolidou com as cultivares como Syrah, Alicante Bouschet, Chenin Blanc e Moscato Canelli (CAMARGO et al. 2011). A região semiárida apresenta condições climáticas particulares permitindo que a viticultura seja praticada ao longo do ano e que a colheita seja programada para qualquer época, diferentemente da viticultura em climas temperados (CAMARGO et al. 2012). Embora favoreça o cultivo, nestas regiões os volumes de evapotranspiração excedem os volumes de precipitação ao longo do ano, favorecendo o processo de salinização dos solos, além da prática extensiva da irrigação (MARTINEZ et al., 2016).

Geralmente, os viveiros que trabalham com a produção vegetal da videira utilizam a enxertia como método de propagação de uma variedade de copa em um porta-enxerto. Acredita-se que 80% da produção de videiras nas vinhas em várias partes do mundo ocorram por plantas enxertadas em porta-enxertos interespecíficos (OLLAT et al., 2016). O porta-enxerto tende a transmitir características para o enxerto, destacando-se a resistência a pragas e doenças, produção, tamanho do cacho e composição química da fruta, tais como teores de açúcares, ácidos orgânicos e antocianinas (SABBATINI; HOWELL, 2013). Portanto, para vitivicultura no semiárido o uso de porta-enxertos com caráter de exclusão de sais pode contribuir para a sustentabilidade da cultura, uma vez que os mecanismos de tolerância conferidos pelo porta-enxerto são transmitidos a muda enxertada (AMORIM, 2018).

Na vitivicultura, os porta-enxertos são selecionados conforme características benéficas, incluindo a resistência ao ataque de pragas tais como a filoxera da uva (*Daktulosphaira vitifoliae*) (BENHEIM et al., 2012) e nematódeos (FERRIS et al., 2012); e fatores abióticos como tolerância à seca (SERRA et al., 2014) e toxicidade decorrente de íons Cl⁻ sob salinidade (TREGGEAGLE et al., 2010). Dessa forma, a seleção de genótipos visa o reconhecimento de tais diferenças, com o objetivo de alcançar variedades que apresentem características benéficas, tais como uma maior produtividade, ciclo diversificado, melhor qualidade ou tolerância a pragas (VAN LEEUWEN et al., 2013).

A cultura da videira mostrou-se moderadamente sensível à água de irrigação e à salinidade do solo na zona da raiz (MOOLMAN et al., 1999), afetando o seu desenvolvimento, com diminuição no crescimento e produtividade (WALKER et al., 2002; STEVENS et al., 2011), porém grande parte dos estudos realizados com videira sob condições

salinas abordam a toxicidade causada pelo acúmulo do íon Cl^- (WALKER et al., 2004). Atualmente, pouco se conhece sobre os mecanismos fisiológicos envolvidos no comportamento seletivo na absorção K^+/Na^+ em porta-enxertos de videira expostas a salinidade, correlacionando homeostase iônica com um melhor desempenho fotossintético, refletindo em uma maior tolerância. Portanto, estudos nessa linha são necessários para elucidar os processos envolvidos em mudas de videiras expostas a salinidade.

REFERÊNCIAS

- ACOSTA-MOTOS, Jose Ramón et al. Plant responses to salt stress: adaptive mechanisms. **Agronomy**, v. 7, n. 1, p. 18, 2017.
- ADAMS, Eri; SHIN, Ryoung. Transport, signaling, and homeostasis of potassium and sodium in plants. **Journal of integrative plant biology**, v. 56, n. 3, p. 231-249, 2014.
- AHANGER, Mohammad Abass; AGARWAL, R. M. Salinity stress induced alterations in antioxidant metabolism and nitrogen assimilation in wheat (*Triticum aestivum* L) as influenced by potassium supplementation. **Plant physiology and biochemistry**, v. 115, p. 449-460, 2017.
- AHMAD, Izhar; MIAN, Afaq; MAATHUIS, Frans JM. Overexpression of the rice AKT1 potassium channel affects potassium nutrition and rice drought tolerance. **Journal of experimental botany**, v. 67, n. 9, p. 2689-2698, 2016.
- ALEMÁN, Fernando et al. Differential regulation of the HAK5 genes encoding the high-affinity K^+ transporters of *Thellungiella halophila* and *Arabidopsis thaliana*. **Environmental and experimental botany**, v. 65, n. 2-3, p. 263-269, 2009.
- AMORIM, T. L. Mecanismos fisiológicos de resistência a salinidade conferidos pelo porta-enxerto em mudas enxertadas de videira. 2018. 82 f. Dissertação (Mestrado em Produção Vegetal) – Universidade Federal Rural de Pernambuco – Unidade Acadêmica de Serra Talhada, Serra Talhada, 2018. Disponível em: <http://www.pgpv.ufrpe.br/sites/www.pgpv.ufrpe.br/files/documentos/dissertacao_-_banca.pdf>. Acesso em: 23 de agosto de 2018.
- APSE, Maris P.; BLUMWALD, Eduardo. Na^+ transport in plants. **FEBS letters**, v. 581, n. 12, p. 2247-2254, 2007.
- ARROYO-GARCÍA, R. et al. Multiple origins of cultivated grapevine (*Vitis vinifera* L. ssp. *sativa*) based on chloroplast DNA polymorphisms. **Molecular ecology**, v. 15, n. 12, p. 3707-3714, 2006.
- ASSAHA, Dekoum VM et al. The role of Na^+ and K^+ transporters in salt stress adaptation in glycophytes. **Frontiers in physiology**, v. 8, p. 509, 2017.
- BARRAGÁN, Verónica et al. Ion exchangers NHX1 and NHX2 mediate active potassium uptake into vacuoles to regulate cell turgor and stomatal function in *Arabidopsis*. **The Plant Cell**, v. 24, n. 3, p. 1127-1142, 2012.
- BENDER, Kyle W.; ZIELINSKI, Raymond E.; HUBER, Steven C. Revisiting paradigms of Ca^{2+} signaling protein kinase regulation in plants. **Biochemical Journal**, v. 475, n. 1, p. 207-

223, 2018.

BENHEIM, Devin et al. Grape phylloxera (*Daktulosphaira vitifoliae*)—a review of potential detection and alternative management options. **Annals of applied biology**, v. 161, n. 2, p. 91-115, 2012.

BENITO, Begoña et al. The twins K⁺ and Na⁺ in plants. **Journal of plant physiology**, v. 171, n. 9, p. 723-731, 2014.

BHUIYAN, Mohammad SI et al. Influence of high levels of Na⁺ and Cl⁻ on ion concentration, growth, and photosynthetic performance of three salt-tolerant plants. **Flora**, v. 228, p. 1-9, 2017.

BLUMWALD, Eduardo. Sodium transport and salt tolerance in plants. **Current opinion in cell biology**, v. 12, n. 4, p. 431-434, 2000.

BRITTO, Dev T.; KRONZUCKER, Herbert J. Cellular mechanisms of potassium transport in plants. **Physiologia Plantarum**, v. 133, n. 4, p. 637-650, 2008.

CAMARGO, Umberto A. et al. Grapevine performance and production strategies in tropical climates. **Embrapa Uva e Vinho-Artigo em periódico indexado (ALICE)**, 2012.

CAMARGO, Umberto Almeida; TONIETTO, Jorge; HOFFMANN, Alexandre. Progressos na viticultura brasileira. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 33, n. SPE1, p. 144-149, 2011.

CAO, Boning et al. Molecular characterization and expression analysis of the mulberry Na⁺/H⁺ exchanger gene family. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 99, p. 49-58, 2016.

CHÉREL, Isabelle et al. Molecular mechanisms involved in plant adaptation to low K⁺ availability. **Journal of experimental botany**, v. 65, n. 3, p. 833-848, 2014.

CORRATGÉ-FAILLIE, C. et al. Potassium and sodium transport in non-animal cells: the Trk/Ktr/HKT transporter family. **Cellular and Molecular Life Sciences**, v. 67, n. 15, p. 2511-2532, 2010.

DAVENPORT, Romola Jane et al. The Na⁺ transporter AtHKT1; 1 controls retrieval of Na⁺ from the xylem in Arabidopsis. **Plant, cell & environment**, v. 30, n. 4, p. 497-507, 2007.

DEMIDCHIK, Vadim; MAATHUIS, Frans JM. Physiological roles of nonselective cation channels in plants: from salt stress to signalling and development. **New Phytologist**, v. 175, n. 3, p. 387-404, 2007.

DEMIDCHIK, Vadim; TESTER, Mark. Sodium fluxes through nonselective cation channels in the plasma membrane of protoplasts from Arabidopsis roots. **Plant physiology**, v. 128, n. 2, p. 379-387, 2002.

EPSTEIN, EMANUEL; SCHMID, WALTER E.; RAINS, D. W. Significance and technique of short-term experiments on solute absorption by plant tissue. **Plant and Cell Physiology**, v. 4, n. 1, p. 79-84, 1963.

FAO (2016). *FAO Soils Portal*. Disponível em: <<http://www.fao.org/soils-portal/soil-management/management-of-some-problem-soils/salt-affected-soils/more-information-on-salt-affected-soils/en/>> Acesso em: 18 de setembro de 2018.

FERREIRA, P.A; SILVA, J. B. L; RUIZ, H. A. Aspectos físicos e químicos de solos em regiões áridas e semiáridas. In: GHEYI, H. R.; DIAS, N. S.; LACERDA, C. F.; FILHO, E. G. Manejo da salinidade na agricultura: Estudos Básicos e Aplicados. Fortaleza: INCT Sal, 2016. Cap. 3, p. 17-34. Disponível em: < <http://www.ppgea.ufc.br/wp->

[content/uploads/2018/04/manejo-da-salinidade-na-agricultura.pdf](#).> Acesso em: 12 de setembro de 2018.

FERREIRA-SILVA, Sergio Luiz et al. Influence of rootstocks on the resistance of cashew plantlets to salt stress. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 44, n. 4, p. 361-367, 2009.

FERRIS, H.; ZHENG, L.; WALKER, M. A. Resistance of grape rootstocks to plant-parasitic nematodes. **Journal of Nematology**, v. 44, n. 4, p. 377, 2012.

FLOWERS, Timothy J.; COLMER, Timothy D. Plant salt tolerance: adaptations in halophytes. **Annals of botany**, v. 115, n. 3, p. 327-331, 2015.

FLOWERS, Timothy J.; MUNNS, Rana; COLMER, Timothy D. Sodium chloride toxicity and the cellular basis of salt tolerance in halophytes. **Annals of botany**, v. 115, n. 3, p. 419-431, 2015.

GOLLDACK, Dortje et al. Salinity stress-tolerant and-sensitive rice (*Oryza sativa* L.) regulate AKT1-type potassium channel transcripts differently. **Plant molecular biology**, v. 51, n. 1, p. 71-81, 2003.

GUPTA, Suresh Kumar; GOYAL, Megh R. (Ed.). **Soil Salinity management in agriculture: technological advances and applications**. CRC Press, 2017.

HANIN, Moez et al. New insights on plant salt tolerance mechanisms and their potential use for breeding. **Frontiers in plant science**, v. 7, p. 1787, 2016.

HASEGAWA, Paul M. et al. Plant cellular and molecular responses to high salinity. **Annual review of plant biology**, v. 51, n. 1, p. 463-499, 2000.

IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (2017). *Censo Agropecuário 2017 – Resultados preliminares*. Disponível em: https://biblioteca.ibge.gov.br/visualizacao/periodicos/3093/agro_2017_resultados.>. Acesso em: 28 de novembro de 2019.

KALAJI, Hazem M. et al. Chlorophyll a fluorescence as a tool to monitor physiological status of plants under abiotic stress conditions. **Acta physiologiae plantarum**, v. 38, n. 4, p. 102, 2016.

KOBAYASHI, Natsuko I. et al. OsHKT1; 5 mediates Na⁺ exclusion in the vasculature to protect leaf blades and reproductive tissues from salt toxicity in rice. **The Plant Journal**, v. 91, n. 4, p. 657-670, 2017.

LI, Bo; TESTER, Mark; GILLIHAM, Matthew. Chloride on the move. **Trends in plant science**, v. 22, n. 3, p. 236-248, 2017.

LIANG, Wenji et al. Plant salt-tolerance mechanism: a review. **Biochemical and biophysical research communications**, v. 495, n. 1, p. 286-291, 2018.

LOUREIRO, María Dolores et al. Influence of rootstock on the performance of the Albarin Negro minority grapevine cultivar. **Scientia horticultrae**, v. 201, p. 145-152, 2016.

LU, Y. et al. Effect of NaCl-induced changes in growth, photosynthetic characteristics, water status and enzymatic antioxidant system of *Calligonum caput-medusae* seedlings. **Photosynthetica**, v. 55, n. 1, p. 96-106, 2017.

MAATHUIS, Frans JM; AHMAD, Izhar; PATISHTAN, Juan. Regulation of Na⁺ fluxes in plants. **Frontiers in plant science**, v. 5, p. 467, 2014.

MARSCHNER, H. Mineral nutrition of higher plants. 3.ed London: Elsevier, 2012.

MARTINEZ, M. A. et al. Modelagem do movimento de sais no solo. In: GHEYI, H. R. et al. (Ed.). Manejo da salinidade na agricultura: estudos básicos e aplicados. Fortaleza: INCTSal, 2016. p. 95-111. Disponível em: <<http://www.ppgea.ufc.br/wp-content/uploads/2018/04/manejo-da-salinidade-na-agricultura.pdf>>. Acesso em: 12 de setembro de 2018.

MARTÍNEZ-CORDERO, M. Angeles; MARTÍNEZ, Vicente; RUBIO, Francisco. High-affinity K⁺ uptake in pepper plants. **Journal of Experimental Botany**, v. 56, n. 416, p. 1553-1562, 2005.

MIRÁS-AVALOS, José M.; INTRIGLIOLO, Diego S. Grape composition under abiotic constrains: water stress and salinity. **Frontiers in plant science**, v. 8, p. 851, 2017.

MOOLMAN, J. H. et al. The use of saline water for irrigation of grapevines and the development of crop salt tolerance indices. **Water Research Commission Report**, n. 303/1, p. 99, 1999.

MUNNS, Rana et al. Avenues for increasing salt tolerance of crops, and the role of physiologically based selection traits. In: **Progress in Plant Nutrition: Plenary Lectures of the XIV International Plant Nutrition Colloquium**. Springer, Dordrecht, 2002. p. 93-105.

MUNNS, Rana et al. Tissue tolerance: an essential but elusive trait for salt-tolerant crops. **Functional Plant Biology**, v. 43, n. 12, p. 1103-1113, 2016.

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

MUNNS, Rana. Genes and salt tolerance: bringing them together. **New phytologist**, v. 167, n. 3, p. 645-663, 2005.

MUNNS, Rana; GILLIHAM, Matthew. Salinity tolerance of crops—what is the cost?. **New phytologist**, v. 208, n. 3, p. 668-673, 2015.

MUNNS, Rana; TESTER, Mark. Mechanisms of salinity tolerance. **Annu. Rev. Plant Biol.**, v. 59, p. 651-681, 2008.

NEGRÃO, Sónia; SCHMÖCKEL, S. M.; TESTER, M. Evaluating physiological responses of plants to salinity stress. **Annals of botany**, v. 119, n. 1, p. 1-11, 2017.

NETONDO, Godfrey Wafula; ONYANGO, John Collins; BECK, Erwin. Sorghum and salinity. **Crop Science**, v. 44, n. 3, p. 797-805, 2004.

NIEVES-CORDONES, Manuel et al. A putative role for the plasma membrane potential in the control of the expression of the gene encoding the tomato high-affinity potassium transporter HAK5. **Plant molecular biology**, v. 68, n. 6, p. 521, 2008.

NIEVES-CORDONES, Manuel et al. An NH₄⁺-sensitive component dominates high-affinity K⁺ uptake in tomato plants. **Plant Science**, v. 172, n. 2, p. 273-280, 2007.

NIEVES-CORDONES, Manuel et al. The Arabidopsis thaliana HAK5 K⁺ transporter is required for plant growth and K⁺ acquisition from low K⁺ solutions under saline conditions. **Molecular plant**, v. 3, n. 2, p. 326-333, 2010.

OIV – International Organisation of Vine and Wine Intergovernmental Organisation (2019). *OIV 2019 report: 2019 Statistical Report on World Vitiviniculture*. Disponível em: <<http://www.oiv.int/public/medias/6782/oiv-2019-statistical-report-on-world-vitiviniculture.pdf>> Acesso em: 10 de setembro de 2019.

OLLAT, N. et al. Rootstocks as a component of adaptation to environment. **Grapevine in a**

- changing environment: a molecular and ecophysiological perspective**, v. 1, p. 68-108, 2016.
- PARDO, J. M., CUBERO, B., LEIDI, E. O., & QUINTERO, F. J. Alkali cation exchangers: roles in cellular homeostasis and stress tolerance. **Journal of experimental botany**, v. 57, n. 5, p. 1181-1199, 2006.
- PARIDA, Asish Kumar; DAS, Anath Bandhu. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. **Ecotoxicology and environmental safety**, v. 60, n. 3, p. 324-349, 2005.
- PELSY, F. Molecular and cellular mechanisms of diversity within grapevine varieties. **Heredity**, v. 104, n. 4, p. 331, 2010.
- REN, Zhong-Hai et al. A rice quantitative trait locus for salt tolerance encodes a sodium transporter. **Nature genetics**, v. 37, n. 10, p. 1141-1146, 2005.
- ROY, Stuart J.; NEGRÃO, Sónia; TESTER, Mark. Salt resistant crop plants. **Current Opinion in Biotechnology**, v. 26, p. 115-124, 2014.
- RUBIO, Francisco; SANTA-MARÍA, Guillermo E.; RODRÍGUEZ-NAVARRO, Alonso. Cloning of Arabidopsis and barley cDNAs encoding HAK potassium transporters in root and shoot cells. **Physiologia Plantarum**, v. 109, n. 1, p. 34-43, 2000.
- RUS, Ana et al. Natural variants of AtHKT1 enhance Na⁺ accumulation in two wild populations of Arabidopsis. **PLoS genetics**, v. 2, n. 12, 2006.
- SABBATINI, Paolo; HOWELL, Gordon S. Rootstock scion interaction and effects on vine vigor, phenology, and cold hardiness of interspecific hybrid grape cultivars (*Vitis* spp.). **International journal of fruit science**, v. 13, n. 4, p. 466-477, 2013.
- SANTA-MARÍA, G. E., RUBIO, F., DUBCOVSKY, J., RODRÍGUEZ-NAVARRO, A. The HAK1 gene of barley is a member of a large gene family and encodes a high-affinity potassium transporter. **The Plant Cell**, v. 9, n. 12, p. 2281-2289, 1997.
- SANTA-MARÍA, Guillermo E.; OLIFERUK, Sonia; MORICONI, Jorge I. KT-HAK-KUP transporters in major terrestrial photosynthetic organisms: A twenty years tale. **Journal of plant physiology**, v. 226, p. 77-90, 2018.
- SATHEE, Lekshmy et al. Differential transcript abundance of salt overly sensitive (SOS) pathway genes is a determinant of salinity stress tolerance of wheat. **Acta physiologiae plantarum**, v. 37, n. 8, p. 169, 2015.
- SEQUERA-MUTIOZABAL, Miren et al. Polyamines: emerging hubs promoting drought and salt stress tolerance in plants. **Current Molecular Biology Reports**, v. 3, n. 1, p. 28-36, 2017.
- SERRA, I. et al. The interaction between rootstocks and cultivars (*Vitis vinifera* L.) to enhance drought tolerance in grapevine. **Australian Journal of Grape and Wine Research**, v. 20, n. 1, p. 1-14, 2014.
- SHABALA, Sergey; CUIN, Tracey A. Potassium transport and plant salt tolerance. **Physiologia plantarum**, v. 133, n. 4, p. 651-669, 2008.
- SHABALA, Sergey. Learning from halophytes: physiological basis and strategies to improve abiotic stress tolerance in crops. **Annals of botany**, v. 112, n. 7, p. 1209-1221, 2013.
- SHABALA, Sergey. Signalling by potassium: another second messenger to add to the list?. **Journal of experimental botany**, v. 68, n. 15, p. 4003-4007, 2017.
- SHI, Huazhong et al. The Arabidopsis thaliana salt tolerance gene SOS1 encodes a putative

- Na⁺/H⁺ antiporter. **Proceedings of the national academy of sciences**, v. 97, n. 12, p. 6896-6901, 2000.
- STEVENS, Rob M. et al. Effects of irrigation and rootstock on *Vitis vinifera* (L.) cv. S hiraz berry composition and shrivel, and wine composition and wine score. **Australian journal of grape and wine research**, v. 22, n. 1, p. 124-136, 2016.
- STEVENS, Rob M.; HARVEY, G.; PARTINGTON, Debra Lynne. Irrigation of grapevines with saline water at different growth stages: Effects on leaf, wood and juice composition. **Australian Journal of Grape and Wine Research**, v. 17, n. 2, p. 239-248, 2011.
- TAVAKKOLI, Ehsan et al. Additive effects of Na⁺ and Cl⁻ ions on barley growth under salinity stress. **Journal of Experimental Botany**, v. 62, n. 6, p. 2189-2203, 2011.
- TESTER, Mark; DAVENPORT, Romola. Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in higher plants. **Annals of botany**, v. 91, n. 5, p. 503-527, 2003.
- TIKKANEN, Mikko; MEKALA, Nageswara Rao; ARO, Eva-Mari. Photosystem II photoinhibition-repair cycle protects Photosystem I from irreversible damage. **Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics**, v. 1837, n. 1, p. 210-215, 2014.
- TRÄNKNER, Merle; TAVAKOL, Ershad; JÁKLI, Bálint. Functioning of potassium and magnesium in photosynthesis, photosynthate translocation and photoprotection. **Physiologia plantarum**, v. 163, n. 3, p. 414-431, 2018.
- TREGEAGLE, Joanna M. et al. Cl⁻ uptake, transport and accumulation in grapevine rootstocks of differing capacity for Cl⁻ exclusion. **Functional Plant Biology**, v. 37, n. 7, p. 665-673, 2010.
- VAN LEEUWEN, Cornelis et al. Impact of clonal variability in *Vitis vinifera* Cabernet franc on grape composition, wine quality, leaf blade stilbene content, and downy mildew resistance. **Journal of agricultural and food chemistry**, v. 61, n. 1, p. 19-24, 2013.
- WALKER, ROB R. et al. Rootstock effects on salt tolerance of irrigated field-grown grapevines (*Vitis vinifera* L. cv. Sultana): 1. Yield and vigour inter-relationships. **Australian Journal of Grape and Wine Research**, v. 8, n. 1, p. 3-14, 2002.
- WALKER, ROB R. et al. Rootstock effects on salt tolerance of irrigated field-grown grapevines (*Vitis vinifera* L. cv. Sultana) 2. Ion concentrations in leaves and juice. **Australian Journal of Grape and Wine Research**, v. 10, n. 2, p. 90-99, 2004.
- WHITE, Philip J.; BROADLEY, Martin R. Chloride in soils and its uptake and movement within the plant: a review. **Annals of Botany**, v. 88, n. 6, p. 967-988, 2001.
- WHITE, Philip J.; KARLEY, Alison J. Potassium. In: **Cell biology of metals and nutrients**. Springer, Berlin, Heidelberg, 2010.
- WU, Honghong et al. Hydroxyl radical scavenging by cerium oxide nanoparticles improves *Arabidopsis* salinity tolerance by enhancing leaf mesophyll potassium retention. **Environmental Science: Nano**, v. 5, n. 7, p. 1567-1583, 2018.
- WU, Honghong. Plant salt tolerance and Na⁺ sensing and transport. **The Crop Journal**, v. 6, n. 3, p. 215-225, 2018.
- YANG, Yongqing; GUO, Yan. Elucidating the molecular mechanisms mediating plant salt-stress responses. **New Phytologist**, v. 217, n. 2, p. 523-539, 2018.
- ZHANG, Haiwen et al. Foxtail millet SiHAK1 excites extreme high-affinity K⁺ uptake to

maintain K⁺ homeostasis under low K⁺ or salt stress. **Plant cell reports**, v. 37, n. 11, p. 1533-1546, 2018.

ZHANG, Hong-Xia; BLUMWALD, Eduardo. Transgenic salt-tolerant tomato plants accumulate salt in foliage but not in fruit. **Nature biotechnology**, v. 19, n. 8, p. 765, 2001.

ZHU, Jian-Kang. Abiotic stress signaling and responses in plants. **Cell**, v. 167, n. 2, p. 313-324, 2016.

ZHU, Kaikai et al. Evolution of an intron-poor cluster of the CIPK gene family and expression in response to drought stress in soybean. **Scientific reports**, v. 6, n. 1, p. 1-12, 2016.

ZHU, Min et al. Nax loci affect SOS1-like Na⁺/H⁺ exchanger expression and activity in wheat. **Journal of experimental botany**, v. 67, n. 3, p. 835-844, 2016.

CAPÍTULO II - RESISTÊNCIA A SALINIDADE ENTRE PORTA-ENXERTOS DE VIDEIRA (*Vitis vinifera* L.) ESTÁ ASSOCIADA À AFINIDADE NA ABSORÇÃO DE POTÁSSIO (K⁺) ASSOCIADO À EXCLUSÃO DE SÓDIO (Na⁺) E CLORETO (Cl⁻) COMBINADO A CRESCIMENTO E EFICIÊNCIA FOTOSSINTÉTICA

RESUMO

A salinidade dos solos é um dos estresses ambientais que mais limitam a sustentabilidade das culturas, sobretudo em regiões semiáridas como o Vale do São Francisco, onde a vitivinicultura tem ascendido nas últimas décadas. A identificação de genótipos de porta-enxertos já utilizados no cultivo da videira e que apresentem tolerância à salinidade, bem como a compreensão desses mecanismos, é um diferencial para manutenção da cultura. Assim, o objetivo deste estudo foi caracterizar fisiologicamente dois porta-enxertos de videira, IAC 313 e Paulsen, contrastantes na tolerância ao sal, realizado por meio de dois experimentos. No experimento I, foram avaliados os efeitos do estresse salino no tempo, seguidos de recuperação (remoção do sal) em dois porta-enxertos de videira, com base no teor e alocação iônica, crescimento através do acúmulo de matéria seca e eficiência fotossintética. O acúmulo de íons Na⁺ e Cl⁻ foi superior no Paulsen especialmente em folhas, enquanto que o IAC apresentou retenção destes íons em caules e raízes garantindo assim, uma melhor razão K⁺/Na⁺ em folhas, combinados a um melhor crescimento e eficiência fotossintética, indicando uma maior seletividade por K⁺ em condições salinas, o que lhe conferiu maior tolerância. O experimento II foi realizado com o objetivo de caracterizar a absorção de K⁺ na faixa de alta afinidade na ausência e na presença do Na⁺ pelas raízes dos porta-enxertos IAC e Paulsen. Os ensaios realizados com a planta inteira evidenciam uma maior afinidade do IAC por K⁺ mesmo na presença do Na⁺ enquanto que o Paulsen reduziu a absorção de K⁺ na presença do Na⁺ indicando um maior influxo de Na⁺. Desta forma, o contraste na tolerância entre os porta-enxertos IAC e Paulsen está relacionado a uma maior afinidade por K⁺ em condições salinas, bem como a exclusão de íons tóxicos como Na⁺ e Cl⁻, combinadas a melhor manutenção do crescimento e dos parâmetros fotossintéticos.

Palavras-chave: Tolerância ao sal · Fotossíntese · Seletividade potássio (K⁺)/sódio (Na⁺) · Alocação iônica · Afinidade por potássio (K⁺)

ABSTRACT

Soil salinity is one of the environmental stresses that most limit crop sustainability, especially in semi-arid regions such as the São Francisco Valley, where viticulture has risen in recent decades. The identification of rootstock genotypes already used in the cultivation of the vine and which show tolerance to salinity, as well as the understanding of these mechanisms, is a differential for maintaining the culture. Thus, the objective of this study was to physiologically characterize two grapevine rootstocks, IAC 313 and Paulsen, contrasting in salt tolerance, carried out through two experiments. In experiment I, the effects of salt stress over time, followed by recovery (removal of salt) in two vine rootstocks, based on ionic content and allocation, growth through dry matter accumulation and photosynthetic efficiency, were evaluated. The accumulation of Na^+ and Cl^- ions was higher in Paulsen especially in leaves, while the IAC showed retention of these ions in stems and roots, thus guaranteeing a better K^+/Na^+ ratio in leaves, combined with better growth and photosynthetic efficiency, indicating greater selectivity for K^+ in saline conditions, which gave it greater tolerance. Experiment II was carried out in order to characterize the absorption of K^+ in the high affinity range in the absence and presence of Na^+ by the roots of the rootstocks IAC and Paulsen. The tests carried out with the whole plant show a greater affinity of IAC for K^+ even in the presence of Na^+ while Paulsen reduced the absorption of K^+ in the presence of Na^+ indicating a greater influx of Na^+ . Thus, the contrast in tolerance between the IAC and Paulsen rootstocks is related to a greater affinity for K^+ in saline conditions, as well as the exclusion of toxic ions such as Na^+ and Cl^- , combined with better maintenance of growth and photosynthetic parameters.

Keywords: Salt tolerance · Photosynthesis · Potassium (K^+)/sodium (Na^+) selectivity · Ion allocation · Potassium affinity (K^+)

1. INTRODUÇÃO

A salinização dos solos é um dos estresses ambientais mais agressivos para a sustentabilidade da agricultura mundialmente, especialmente em áreas semiáridas (MUNNS; GILLIHAM 2015), onde solos contendo uma grande quantidade de sais são freqüentemente encontrados (FERREIRA-SILVA et al., 2009). Dados da FAO (2015) mostram que cerca de 45 milhões (19,5%) dos 230 milhões de hectares da área irrigada do globo terrestre encontram-se afetados pelo o excesso de sais, limitando severamente a produção agrícola principalmente nas regiões áridas e semiáridas, onde cerca de 25% da área irrigada encontra-se salinizada.

A resistência à salinidade tem sido definida como a capacidade da planta em manter seu crescimento e metabolismo adequados nestas condições, uma vez que impõe efeitos prejudiciais sobre o crescimento das plantas através do baixo potencial osmótico da solução do solo e desequilíbrio nutricional (MUNNS; TESTER, 2008). No entanto, esses efeitos não são igualmente expressos para todas as plantas, variando a depender da espécie, estágio de crescimento e demais fatores do ambiente (SAFDAR, et al., 2019). Com isso, uma das alternativas para aperfeiçoar a produtividade agrícola em solos afetados por sais seria o uso de genótipos mais tolerantes, sendo necessário o conhecimento das possíveis variabilidades ocorrentes dentro de uma mesma espécie (PARMAR et al., 2017).

O estresse osmótico é comumente relatado como o efeito primário do estresse salino. O aumento do teor de sais reduz o potencial hídrico da solução do solo limitando a captação de água e solutos pelas plantas (MUNNS; TESTER, 2008). A concentração de sais e o potencial osmótico dos solos estão diretamente correlacionados com a redução no crescimento das plantas (FLOWERS; COLMER, 2015). Com relação às alterações nutricionais decorrentes do estresse iônico, principalmente devido ao cloreto de sódio (NaCl) em solos salinos, está o acúmulo excessivo do íon sódio (Na^+) que afeta a absorção de outros nutrientes em especial o cálcio (Ca^{2+}) e o potássio (K^+) e ocasiona o efluxo destes íons no citosol, levando assim ao desequilíbrio na homeostase celular (PLETT; MØLLER, 2010). O K^+ é um nutriente essencial, sendo um dos componentes catiônicos mais abundantes nas plantas e que corresponde a mais de 10% do seu peso seco total, estando envolvido com a regulação das atividades enzimáticas, manutenção do turgor celular e potencial da membrana plasmática (WHITE; KARLEY, 2010; GARCÍA-CAPARRÓS, et al., 2018).

Sabe-se que o acúmulo de Na^+ acarreta mudanças desfavoráveis nas características

químicas do solo, reduzindo a disponibilidade K^+ , aumentando o influxo de Na^+ (LIU et al., 2017). Isso acontece uma vez que os íons Na^+ e K^+ possuem similaridade em seu raio iônico e, portanto compartilham propriedades físico-químicas básicas. Associada a falta de seletividade das células das raízes em distinção a estes íons, uma maior absorção e acúmulo de Na^+ pode ser induzida sob salinidade, reduzindo assim a absorção de K^+ (BENITO et al., 2014; MAATHUIS et al., 2014).

Diferentemente do Na^+ , concentrações ideais do K^+ citosólico estão em torno de 100-200 mM, enquanto que concentrações de Na^+ superiores a 100 mM no citosol podem ocasionar a substituição por K^+ e dessa forma, inibir a ação de várias enzimas comprometendo assim, o metabolismo celular vegetal (AMTMANN et al., 2018). Dessa forma, a manutenção da razão K^+/Na^+ elevada no citosol é crucial para uma homeostase iônica favorável, sendo a razão K^+/Na^+ utilizada como um marcador fisiológico na seleção de cultivares tolerantes ao sal (SHABALA; CUIN, 2008). Portanto, a capacidade dos tecidos vegetais em reter K^+ parece ser uma característica comum entre todos os genótipos e espécies tolerantes a salinidade (SHABALA, 2017; WU et al., 2015).

Condições de salinidade limitam o processo fotossintético e, portanto, o crescimento das plantas, afetando adversamente a fotossíntese das plantas, levando ao fechamento estomático ou limitação estomática nas folhas estressadas por salinidade (CHEN et al., 2015). Portanto, uma melhor eficiência fotossintética sob salinidade pode estar associada à homeostase K^+/Na^+ , uma vez que o K^+ é indispensável para vários processos fisiológicos incluindo o movimento estomático e difusão do CO_2 atmosférico nos cloroplastos (LOCASCIO et al., 2019; TRÄNKNER et al., 2018).

O íon cloreto (Cl^-) é um nutriente que desempenha funções na regulação de alguns processos fisiológicos das plantas. Porém, torna-se igualmente tóxico as plantas quando encontrado em grandes concentrações no solo, especialmente associado ao Na^+ (LI et al., 2017). A toxicidade causada pelo Cl^- é bastante relatada em culturas lenhosas perenes, inclusive em videiras, onde o acúmulo de Cl^- nas folhas está correlacionado com diminuições na fotossíntese, rendimento e qualidade das culturas (GONG et al., 2010; FORT et al., 2013).

A videira (*Vitis vinifera* L.) é amplamente cultivada em todo o mundo. De acordo com o relatório estatístico da Organização Internacional da Vinha e do Vinho – OIV sobre vitivinicultura mundial, as áreas globais de plantio de uva aumentaram rapidamente nos últimos anos, abrangendo cerca de sete milhões e meio de hectares no ano de 2018 e mais de

78 milhões de toneladas de frutas silvestres foram produzidas em todo o mundo (OIV, 2019). No Brasil, a vitivinicultura tem ascendido na Fruticultura nacional, com ampliação do cultivo exclusivo de regiões temperadas a semiáridas, com destaque para o Submédio do Vale do São Francisco, que é responsável por mais de 15% de toda a produção nacional (CAMARGO et al., 2011; IBGE, 2017). Sabe-se que nestas regiões os volumes de evapotranspiração excedem os volumes de precipitação ao longo do ano, favorecendo o processo de salinização dos solos (HANIN, 2016).

Acredita-se que 80% da produção de videiras nas vinhas em várias partes do mundo ocorram por enxertia, com plantas enxertadas em porta-enxertos interespecíficos, que são selecionados conforme características benéficas transmitidas a muda enxertada (COOKSON et al., 2018). Assim, para vitivinicultura no semiárido o uso de porta-enxertos com caráter de exclusão de sais pode contribuir para a sustentabilidade da cultura, uma vez que os mecanismos de tolerância conferidos pelo porta-enxerto são transmitidos a muda enxertada, como foi recentemente mostrado que os porta-enxertos IAC 313 e Paulsen 1103 em enxertia com o mesmo tipo de copa (BRS Vitória) apresentam um contraste diferindo na tolerância à salinidade (AMORIM, 2018). Tais porta-enxertos são comumente utilizados por apresentarem uma boa compatibilidade com as variedades copa atualmente cultivada no país com destaque para o semiárido brasileiro. A tolerância ao sal vem sendo amplamente estudada em várias espécies de plantas, inclusive em halófitas para melhor compreensão de seus mecanismos adaptativos (FLOWERS; COLMER, 2015) e constituem uma alternativa para manutenção da produtividade das culturas em solos com algum problema de salinidade.

A identificação de porta-enxertos de videira aclimatados ao semiárido brasileiro e com características de exclusão de íons salinos tóxicos (Na^+ e Cl^-) pode conferir maior resistência ao sal em plantas enxertadas da cultura. Assim, esse estudo teve como objetivo avaliar o contraste da resistência a salinidade entre dois porta-enxertos de videira com base no crescimento, dinâmica da alocação de Na^+ e Cl^- e relação K^+/Na^+ na planta, associado com maior eficiência fotossintética.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Material e tratamentos de plantas

O estudo foi realizado por meio de dois experimentos conduzidos em casa de vegetação do Programa de Pós-graduação em Produção Vegetal – UFRPE/UAST, em

condições naturais, com temperaturas médias de 24°C/36°C (mín/máx), umidade relativa 45%, densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFFA) 1200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e fotoperíodo 12h. As mudas de videira (*Vitis vinifera* L.) em fase de pré-enxertia dos genótipos IAC 313 e Paulsen 1103 foram produzidas a partir de estacas (30 dias após plantio) e fornecidas por viveiro comercial (Petromudas LTDA) certificado conforme as normas para a produção de mudas.

No experimento I foi avaliado o efeito da salinidade sobre os porta-enxertos de videira com base na concentração, transporte e seletividade iônica, acúmulo de matéria seca, parâmetros de trocas gasosas e potencial hídrico. As mudas foram aclimatadas em casa de vegetação por 20 dias, irrigadas diariamente com água destilada e a cada dois dias com solução nutritiva a ¼ da força iônica (Hoagland e Arnon, 1950). Em seguida, foram transferidas para cultivo em vasos de plástico de 5 L, contendo areia e vermiculita na proporção 1:1 (v/v) e seguiram nessas condições de cultivo por mais 15 dias para aclimação, irrigadas diariamente com água destilada e a cada dois dias com solução nutritiva a força iônica total. Após esse período procedeu-se a diferenciação dos tratamentos onde as plantas controle – T0 continuaram com irrigação diária e aplicação de solução nutritiva a cada dois dias e as plantas para aplicação do tratamento salino foram irrigadas diariamente e a cada dois dias com solução nutritiva acrescida de 80 mM de NaCl. No presente experimento, os porta-enxertos foram avaliados no período inicial do experimento, tomados como controle – T0, com 5, 10 e 15 dias de aplicação do tratamento salino (80 mM de NaCl) e com 25 dias, após 10 dias de suspensão do tratamento salino (recuperação).

O período de recuperação foi iniciado após o décimo quinto dia de aplicação do sal, onde foram feitas lavagens sucessivas do substrato com cerca de 5 a 6 litros de água destilada em cada unidade experimental (seis vasos contendo uma planta), com o objetivo de lixiviar os sais do substrato. O percolado das lavagens foi coletado e monitorado através da condutividade elétrica (CE). A partir do decréscimo da CE a valores constantes, iniciou-se o período de recuperação, que durou mais 10 dias, onde as plantas seguiram irrigadas diariamente e a cada dois dias com solução nutritiva a força iônica total. Ao final de cada tempo de avaliação, as plantas foram coletadas, separadas em diferentes partes (folhas, caules e raízes) e secas em estufa com circulação de ar (55 °C por 72h), para determinações do teor de matéria seca e conteúdo iônico.

O experimento II foi realizado com o objetivo de caracterizar a absorção de K^+ na faixa de alta afinidade (100 μM KCl) bem como detectar possíveis interferências causadas na

absorção de K^+ pela presença do Na^+ nos porta-enxertos. As mudas foram aclimatadas em casa de vegetação por 15 dias com irrigação diária e a cada dois dias com solução nutritiva de Hoagland e Arnon (1950) a $\frac{1}{4}$ da força. Em seguida, as mudas foram transferidas para sistema de crescimento hidropônico em recipientes com volume de 900 mL, contendo solução nutritiva modificada sem potássio a $\frac{1}{4}$ da força, apresentando a seguinte composição: $Ca(NO_3)_2$ 250 mM; NH_4Cl 250 mM; $NH_4H_2PO_4$ 250 mM; $MgSO_4$ 250 mM, H_3BO_3 10 mM; $MnCl_2$ 2,25 mM; $CuSO_4$ 0,75 mM; $ZnMoO_4$ 1,75 mM; Na_2MoO_4 0,025 mM; Fe-EDTA 25 mM, com pH ajustado para $6,0 \pm 0,5$.

A solução foi trocada a cada três dias e alíquotas foram coletadas com 24h e 48h após cada troca, para monitoramento do efluxo de K^+ pelas raízes. Esse monitoramento foi feito para garantir que as plantas esgotassem todo o K^+ através das raízes, induzindo a carência de K^+ e assim, aumentando a capacidade de absorção no tempo. As mudas permaneceram em solução sob privação de K^+ e em monitoramento do efluxo de K^+ durante 20 dias até a realização do ensaio e não apresentaram sintomas foliares de deficiência de K^+ .

2.2 Medições de trocas gasosas e potencial hídrico foliar

Os parâmetros de trocas gasosas foram mesurados, usando um sistema analisador de gás a infravermelho (IRGA GFS 3000, Heinz Walz, Alemanha). As medições da assimilação líquida de CO_2 (P_N), condutância estomática (g_s), transpiração (E) e concentração intercelular de CO_2 (C_i) foram determinadas em resposta à densidade do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFF) e pressão parcial de CO_2 (C_i).

As análises foram realizadas sempre nas folhas localizadas no terço médio superior das plantas, no período da manhã, no início do experimento (controle – T0), 15 dias após aplicação do tratamento salino (80 mM de NaCl) e com 25 dias (recuperação – 10 dias de suspensão do tratamento salino). A eficiência de carboxilação instantânea (P_N/C_i) e eficiência no uso da água (P_N/E) foram calculadas.

As curvas em resposta ao aumento da luz ($P_N \times DFFFA$) e da pressão parcial intercelular de CO_2 ($P_N \times C_i$) foram obtidas de acordo com Marshall e Biscoe (1980) e Sharkey et al. (2007), respectivamente. Os parâmetros internos na câmara do IRGA para a curva $P_N \times DFFF$ foi de 0 – 2500 $\mu mol m^{-2} s^{-1}$ de DFFFA, o CO_2 foi fixado em 400 $\mu mol m^{-2} s^{-1}$ e temperatura da câmara fixa em 25 °C. Durante a curva $P_N \times C_i$ foi de 400 – 0 – 2000 μmol

$\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de CO_2 , a DFFF foi fixada a $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e temperatura da câmara fixa em $25 \text{ }^\circ\text{C}$. A partir das curvas, foram calculados os parâmetros da taxa fotossintética máxima ($P_{N\text{max}}$), a taxa máxima de carboxilação da Rubisco ($V_{C\text{max}}$), o transporte máximo de elétrons fotossintéticos (J_{max}).

O potencial hídrico foliar foi determinado no início do experimento (controle – T0), após 5, 10, 15 dias de aplicação do tratamento salino e com 25 dias (recuperação). Nos respectivos períodos, folhas do terço médio superior dos dois porta-enxertos (IAC 313 e Paulsen 1103) foram coletadas sempre no horário de 4 horas da manhã, acondicionadas imediatamente em saco plástico e colocadas sob refrigeração. As medidas foram realizadas utilizando-se a câmara de pressão do tipo Scholander (PMS Instrument Company, 1505D) segundo metodologia descrita por Scholander et. al., (1964).

2.3 Teores iônicos de sódio, potássio e cloreto

Os teores de sódio (Na^+) e potássio (K^+) foram determinados por fotometria de chama, como descrito por Rodrigues et al., (2013). Após secagem em estufa, os tecidos de folhas, caules e raízes foram triturados em moinho de facas do tipo Willey para obtenção das farinhas. Em seguida, amostras (50 mg) de farinhas dos tecidos foram submetidas a extração por incubação em tubos de ensaio com tampas rosqueadas, contendo 10 ml de água ultra-pura, e fervidos em banho maria a $100 \text{ }^\circ\text{C}$ por 1 h. Os extratos foram filtrados e utilizados nas leituras de Na^+ e K^+ em fotômetro de chama (Micronal, Mod. B462). Os conteúdos de Na^+ e K^+ foram estimados com base em curva padrão (0 a $1000 \mu\text{M}$) de NaCl e KCl , respectivamente, e os resultados expressos em $\mu\text{mol g}^{-1} \text{MS}$.

O teor de cloreto (Cl^-) foi determinado conforme Ferreira-Silva et al., (2008). Amostras (200 mg) de farinhas dos tecidos foram submetidas a extração por incubação em tubos de ensaio com tampas rosqueadas, contendo 25 ml de água ultra-pura, e fervidos em banho maria a $100 \text{ }^\circ\text{C}$ por 1 h. Os extratos foram filtrados e coletados 20 ml para a titulação do cloreto com nitrato de prata (AgNO_3 28 mM), utilizando o cromato de potássio (K_2CrO_4 5%) (p/v) como indicador, e os resultados expressos em $\mu\text{mol g}^{-1} \text{MS}$.

2.4 Taxa de transporte e seletividade de sódio e potássio

As taxas de transporte (J_S) de potássio (J_K) e sódio (J_{Na}) foram calculados a partir de alterações nos teores de Na^+ e K^+ em folhas, caules e raízes de acordo com equação descrita por Welbank (1962) e Rodrigues, et al., (2013): J_{Na} or $J_K = [(M_2 - M_1)/(T_2 - T_1) \times (\ln W_2 - \ln W_1)/(W_2 - W_1)]$. Em que J_{Na} ou J_K é a taxa de transporte de íons K^+ e Na^+ ($mmol\ kg^{-1}\ MS$) expresso com base no peso seco da raiz, onde: M corresponde a concentração de íons (K^+ ou Na^+) em diferentes partes da planta (folhas, caules ou raízes) determinados no início do experimento (M_1) e no final do período experimental (M_2); T = período experimental em dias, sendo (T_1) o tempo inicial e (T_2) o tempo final; e W = a matéria seca de raízes, determinados no início (W_1) e no tempo final do período experimental (W_2). Os resultados foram expressos em $mmol\ (kg\ dia^{-1}\ MS\ raiz)^{-1}$.

A seletividade de K^+ em relação à Na^+ (S_{K-Na}) para folhas e raiz foi calculada conforme descrito por Jeschke e Stelter (1983) e Rodrigues et al., (2013): $S_{K-Na} = [J_K / J_{Na} \times [Na^+]_{ext} / [K^+]_{ext}]$. Onde J_K e J_{Na} representam as taxas de transporte de K^+ e Na^+ , respectivamente, e $[Na^+]_{ext}$ e $[K^+]_{ext}$ correspondem às concentrações de sódio (80 mM) e potássio (7 mM) na solução nutritiva, respectivamente. A seletividade é expressa em termos de $mmol\ mmol^{-1}$.

2.5 Caracterização da absorção de potássio nos porta-enxertos na ausência e na presença do sódio

Os ensaios para caracterização do influxo da absorção de K^+ na ausência e na presença do Na^+ (experimento II) foram realizados com a planta inteira, usando KCl (fonte de K^+) e NaCl (fonte de Na^+). Os porta-enxertos foram transferidos para os meios de incubação consistindo em um recipiente com capacidade para 350 mL e altura de aproximadamente 15 cm, contendo 300 mL de cada solução de tratamento. As soluções dos respectivos tratamentos foram: Controle – solução contendo 100 μM de K^+ ; NaCl 40 mM – solução contendo 100 μM de K^+ + 40 mM Na^+ e NaCl 80 mM – solução contendo 100 μM de K^+ + 40 mM Na^+ .

As raízes das plantas foram lavadas em água deionizada, secas gentilmente com auxílio de papel toalha e inseridas imediatamente nos meios de incubação. Parte da solução inicial foi coletada antes de ser distribuída nos recipientes dos meios de incubação. A cada 20 minutos após a imersão das raízes nas soluções, alíquotas foram coletadas do meio durante

100 minutos, totalizando cinco tempos de coletas (20, 40, 60, 80 e 100 minutos). As concentrações de K^+ das alíquotas coletadas em cada tempo foram determinadas em fotômetro de chama (Micronal, Mod. B462) e estimadas utilizando curva padrão de KCl. Ao final do ensaio, as plantas tiveram suas raízes coletadas e secas em estufa com circulação de ar (55 °C por 72h) para estimativa do influxo de K^+ em $\mu\text{mol g}^{-1} \text{MS}$

2.6 Delineamento experimental e análise estatística

O experimento I foi realizado em delineamento inteiramente casualizado, em fatorial 5×2 , envolvendo cinco períodos de avaliação: o início experimental, tomado como controle – T0; com 5, 10 e 15 dias de aplicação da salinidade a 80 mM de NaCl; e com 25 dias (10 dias de recuperação) e dois porta-enxertos de videira (IAC 313 e Paulsen 1103), com três repetições por tratamento. Cada réplica foi representada por um vaso contendo um porta-enxerto. Os dados foram analisados pela análise de variância (ANOVA), e as médias foram comparadas pelo teste de Tukey no nível de significância de 0,05.

O experimento II foi realizado em delineamento inteiramente casualizado, em fatorial 3×2 . Os tratamentos consistiam em um nível de KCl (100 μM) e dois de NaCl (40 e 80 mM) e dois porta-enxertos de videira (IAC 313 e Paulsen 1103), com três repetições por tratamento. Cada réplica foi representada por um meio de incubação contendo uma planta. Os resultados obtidos foram analisados através da tendência de médias em cada tempo de coleta por meio de regressão polinomial.

3. RESULTADOS

3.1 Efeitos do estresse salino no crescimento, concentração de íons e homeostase

K^+/Na^+

Neste estudo, os teores de matéria seca foram menores no porta-enxerto Paulsen em todos os períodos avaliados, enquanto o porta-enxerto IAC apresentou um maior acúmulo de matéria seca ao longo do período experimental (Tabela 1). Conforme os resultados, o IAC apresenta uma taxa de crescimento superior e contínua mesmo sob condições de salinidade, apresentando um crescimento cerca de 30% maior após 15 dias de aplicação do sal quando comparado ao início (controle – T0) com base no teor de matéria seca total, enquanto que não houve diferença significativa para o porta-enxerto Paulsen entre os tempos estudados. Com

base nos dados de matéria seca da raiz, não houve diferença entre os porta-enxertos do início (controle – T0) até o décimo quinto dia de imposição do sal. No entanto, após o período de recuperação (suspensão do sal) o IAC apresentou um acréscimo de cerca de 20% no teor de matéria seca quando comparado aos outros períodos, enquanto o Paulsen não mostrou incremento na matéria seca, não havendo diferença significativa entre os tempos estudados.

O acúmulo de íons Na^+ e Cl^- no Paulsen foram mais expressivos após o décimo dia de aplicação do tratamento salino quando comparado ao IAC, que para o mesmo período manteve seus teores Na^+ e Cl^- foliares em valores iguais ao controle – T0 (Figura 1). Entretanto, o IAC apresentou um maior acúmulo destes íons nos tecidos de caule e raízes, indicando que este porta-enxerto apresenta um mecanismo de compartimentalização de íons tóxicos nestes órgãos, impedindo o acúmulo de Na^+ e Cl^- na parte aérea, o que pode estar relacionado a uma maior razão parte aérea/raiz encontrado neste porta-enxerto (Tabela 1). Após 10 dias de suspensão do tratamento salino (recuperação), o porta-enxerto Paulsen não apresentou diferença no teor de Na^+ e Cl^- foliar quando comparada ao período de 15 dias de aplicação do sal, mostrando um acúmulo progressivo de Na^+ e Cl^- em decorrência do estresse iônico, indicando maior sensibilidade do Paulsen à salinidade.

Com relação aos teores de K^+ , os porta-enxertos IAC e Paulsen mantiveram o K^+ em folhas ao longo do tempo, não havendo diferença no conteúdo de K^+ nas folhas do Paulsen ao longo dos tempos estudados. Porém o IAC apresentou um acúmulo progressivo de K^+ quase 2 vezes maior do que o Paulsen, em todos os períodos estudados (Tabela 2). No início do experimento (controle – T0) o IAC apresentou um teor de K^+ 33% maior quando comparado ao Paulsen e um aumento de 21% já a partir do quinto dia de imposição do tratamento salino comparado com seus valores iniciais.

A razão K^+/Na^+ que é sugestiva de homeostase iônica, não apresentou diferença entre os porta-enxertos no início do experimento (Tabela 2). A partir do quinto dia de imposição do tratamento salino, o Paulsen apresentou um decréscimo expressivo na razão K^+/Na^+ quando comparado aos seus valores de controle (2,15 vezes menor) e quando comparado ao IAC (4,82 vezes menor) no mesmo período (cinco dias). Isto se dá em consequência do acúmulo progressivo do íon Na^+ nas folhas do Paulsen, causando um decréscimo na razão K^+/Na^+ , que por sua vez foi maior nas folhas do porta-enxerto IAC, uma vez que o mesmo acumulou menos Na^+ em seus tecidos foliares.

No período de recuperação, o porta-enxerto IAC apresentou um decréscimo na razão

K^+/Na^+ (2,26 vezes menor) quando comparado aos seus valores de 15 dias de salinidade e não diferindo do Paulsen no mesmo período, uma vez que o IAC apresentou aumento no teor de Na^+ no período da recuperação comparado a seus valores nos demais períodos (Figura 1). Isto pode ter acontecido em decorrência da suspensão da salinidade e tentativa de ajuste fisiológico do porta-enxerto IAC na regulação do fluxo de íons uma vez que não se encontrava mais sob condições salinas. Enquanto que para caules e raízes, razão K^+/Na^+ foi menor no porta-enxerto IAC quando comparado a folhas, uma vez que o mesmo apresentou um maior acúmulo de Na^+ nesses tecidos (Figura 1), reduzindo a razão K^+/Na^+ principalmente em raízes (Tabela 3).

Tais resultados indicam que o IAC apresenta uma maior tolerância sob condições salinas quando comparado ao Paulsen, relacionada com a maior capacidade de retenção de K^+ nos tecidos e com os mecanismos de retenção/exclusão de Na^+ e Cl^- , favorecendo uma melhor relação K^+/Na^+ , especialmente em folhas (Tabela 3).

3.2 Efeitos da salinidade no transporte e na seletividade do potássio e sódio na parte aérea e na raiz

Os padrões encontrados nas taxas de transporte de potássio (J_K) e sódio (J_{Na}) para folhas e raízes foram semelhantes aos observados anteriormente para acúmulo iônico (Figura 1). A taxa de transporte de potássio (J_K) para as folhas foi superior no porta-enxerto IAC em todos os períodos estudados, sendo mais expressivo com cinco dias de salinidade com uma taxa cerca de 13 vezes quando comparado ao Paulsen no mesmo período (Figura 2). A partir do décimo dia de estresse salino, o IAC apresentou um decréscimo de 60% na taxa de transporte de K^+ em folhas em comparação ao quinto dia, porém, manteve-se maior que o Paulsen, que não apresentou diferença entre si nos tempos estudados.

Com relação à taxa de transporte de Na^+ (J_{Na}), o porta enxerto Paulsen apresentou taxas superiores em folhas em todos os períodos estudados, sendo mais expressivo após o período da recuperação (suspensão do sal), devido ao acúmulo progressivo de Na^+ pelo estresse iônico, mesmo após o retorno à condições não salinas, indicando uma maior susceptibilidade deste porta-enxerto ao sal. O IAC apresentou um aumento na taxa de transporte de Na^+ (J_{Na}) nas folhas no período da recuperação (Figura 3 – B). Isto pode ser explicado como uma tentativa de ajuste no fluxo iônico uma vez que o substrato passou por um processo de lixiviação do sal, que foi diminuído em raízes no mesmo período (Figura 3 –

D), explicando também os menores valores na razão K^+/Na^+ (Tabela 2.). O transporte de Na^+ (J_{Na}) em raízes foi superior no IAC em todos os períodos, indicando que houve uma redução do transporte de Na^+ para as folhas (Figura 2), enquanto que o Paulsen apresentou uma maior taxa de transporte de Na^+ para folhas. Porém, após a recuperação, o porta-enxerto IAC apresentou uma redução de 46% em seus valores da taxa de transporte de Na^+ em raízes, de quando comparado com seus valores após 15 dias de salinidade, uma vez que não se encontrava em condições salinas, indicando um reajuste na translocação iônica e um aumento na taxa em folhas como dito acima.

A seletividade (S_{K-Na}) foi determinada a partir das taxas de transporte (J_K) e (J_{Na}). Em folhas, a seletividade do K^+ sobre o Na^+ (S_{K-Na}) foi maior no porta-enxerto IAC após 5 e 10 dias, não apresentando diferença do Paulsen nos demais períodos. Já em raízes, o IAC apresentou uma seletividade do K^+ sobre o Na^+ (S_{K-Na}) mais expressivos, indicando uma maior afinidade deste porta-enxerto por K^+ mesmo com a concentração de Na^+ aplicada (80 mM) superior à concentração de K^+ presente na solução nutritiva (7 mM).

3.3 Efeitos da salinidade nas trocas gasosas, rendimento fotossintético e potencial hídrico

Neste estudo, as trocas gasosas foram mensuradas nos porta-enxertos em função do tempo de imposição da salinidade (80 mM de NaCl), no início do experimento nas plantas controle – T0, com 15 dias de aplicação do tratamento salino e no período de recuperação. No início do experimento, não houve diferença nos parâmetros da assimilação de CO_2 (P_N), condutância estomática (g_s) e transpiração (E) através da curva de luz ($P_N \times DFFFD$) entre os porta-enxertos IAC e Paulsen. Com 15 dias de imposição do sal, houve um decréscimo nos parâmetros fotossintéticos para ambas as variedades (Tabela 3 e Figura 4). O porta-enxerto Paulsen apresentou uma queda em sua fotossíntese líquida mais expressivo, diminuindo cerca de 50% quando comparado ao controle (Tabela 3). Já o IAC apresentou uma leve diminuição na sua assimilação de CO_2 quando comparado ao controle (25%), porém, manteve-se maior do que o Paulsen no período de 15 dias de salinidade, que diminuiu cerca de 30%.

Já no período de recuperação (10 dias após a suspensão do sal), o porta-enxerto IAC apresentou uma melhora significativa, apresentando parâmetros similares à condição inicial (controle – T0), enquanto que o Paulsen apresentou um comportamento similar quando em condições salinas (15 dias de imposição de sal). O mesmo foi observado para E e g_s , que

apresentou uma diminuição em ambas as variedades com 15 dias de imposição da salinidade, porém, após o período de recuperação, o IAC apresentou uma melhor g_s quando ao Paulsen, que apresentou valores similares à 15 dias de estresse salino. Com relação a EUA (P_N/E), o porta-enxerto Paulsen após a recuperação apresentou um aumento, em decorrência da queda na assimilação líquida de CO_2 juntamente com a transpiração indicando um maior gasto metabólico na tentativa de manutenção dos parâmetros fotossintéticos.

Os parâmetros de trocas gasosas em resposta a pressão parcial de CO_2 ($P_N \times C_i$) foram obtidos nos pontos de compensação de CO_2 (400 ppm) (Tabela 3), com comportamento similar aos observados na curva de luz. Não houve diferença na fotossíntese líquida e a condutância estomática entre os porta-enxertos IAC e Paulsen no início do experimento (controle – T0). Após 15 dias de tratamento salino, o porta-enxerto IAC apresentou uma melhor assimilação líquida de CO_2 , juntamente com uma melhor condutância estomática em resposta à pressão parcial de CO_2 . O Paulsen reduziu a fotossíntese quando comparado ao controle e quando comparado ao IAC no período de 15 dias. A condutância estomática foi igualmente diminuída, menor quando comparado ao controle e menor quando comparado ao IAC no mesmo período. Ao final da recuperação (10 dias após a suspensão do tratamento salino), o porta-enxerto Paulsen manteve a assimilação líquida de CO_2 reduzida, igualmente ao período de 15 dias de aplicação do sal, enquanto que o IAC apresentou um aumento significativo, igualmente à condição de controle.

A eficiência de carboxilação que é calculada pela relação P_N/C_i , diminuiu no porta-enxerto Paulsen após 15 dias de salinidade, enquanto o IAC manteve à eficiência de carboxilação em condições similares ao tempo inicial (controle – T0). Após a recuperação, o Paulsen apresentou um aumento significativo na eficiência de carboxilação quando comparado ao IAC neste mesmo período e quando comparado ao período de 15 dias de aplicação do sal, provavelmente em decorrência da diminuição da g_s , ocasionando uma queda na P_N , aumentando concentração de CO_2 intercelular não assimilado. Porém o porta-enxerto IAC manteve a eficiência de carboxilação em condições similares ao tempo inicial (controle – T0) nos períodos após 15 dias de salinidade e recuperação (Tabela 3).

Os parâmetros calculados a partir das curvas $P_N \times DFFFD$ e $P_N \times C_i$ são apresentados na Tabela 4. A taxa máxima de assimilação de CO_2 em função da luz P_{Nmax} não diferiram no controle em ambas as variedades. Com 15 dias de salinidade, o porta-enxerto Paulsen apresentou uma queda de 37% quando comparado ao controle e 22% quando comparado ao IAC no mesmo período, mantendo redução após o período de recuperação. A taxa máxima de

carboxilação de Rubisco ($V_{C_{max}}$), calculado a partir da curva $P_N \times C_i$, foi 33% menor no IAC após 15 dias de salinidade quando comparado ao controle. Porém, quando comparado ao Paulsen, foi cerca 80% maior. Tendência similar foi encontrada para a taxa máxima de transporte fotossintético de elétrons (J_{max}), que foi aproximadamente 40% maior no IAC.

Tomados em conjunto, esses resultados indicam que a fotossíntese no porta-enxerto IAC foi mais eficiente em resposta ao aumento da intensidade da luz e da pressão parcial de CO_2 em comparação com o Paulsen sob condições salinas. Com relação ao potencial hídrico, no início do experimento, não houve diferença significativa entre as variedades (Figura 5). A partir do quinto dia de imposição do sal houve um decréscimo no potencial hídrico para ambas as variedades, sendo mais expressivo para o Paulsen. Após a recuperação (suspensão da salinidade) o porta-enxerto Paulsen manteve o potencial hídrico igualmente ao período de 15 dias de salinidade, enquanto o IAC apresentou um aumento, retornando à condição inicial (controle – T0). O porta-enxerto Paulsen apresentou menores valores no potencial hídrico, bem como no crescimento com base no teor de matéria seca, demonstrando ser mais sensível em decorrência do estresse osmótico sob salinidade.

3.4 Efeitos do sódio na absorção do potássio em porta-enxertos de videira

Os porta-enxertos de videira IAC 313 e Paulsen 1103 cultivados em casa de vegetação sob a privação de K^+ apresentaram mesma tendência no comportamento absorção de K^+ do meio de incubação do tratamento controle ($100 \mu M$ de K^+), sendo essa absorção mais expressiva no genótipo IAC, que reduziu em torno de 50% da concentração inicial em 100 minutos, enquanto que o Paulsen esgotou cerca de 38% (Figura 6).

A quantidade de K^+ absorvida por unidade de massa pelas raízes dos porta-enxertos na ausência do NaCl aumentou progressivamente em função do tempo em ambas variedades. Já na presença do Na^+ , o porta enxerto Paulsen apresentou redução em torno de 50% da quantidade de K^+ absorvida, indicando a falta de seletividade desse porta-enxerto na absorção de K^+ na presença do Na^+ em altas concentrações, demonstrando dispor de um sistema de absorção de K^+ de alta afinidade (Figura 7).

4. DISCUSSÃO

Sabe-se que a salinidade afeta o crescimento das plantas em consequência do estresse

osmótico e acúmulo de íons tóxico, em especial, o Na^+ e o Cl^- (FERREIRA-SILVA, 2008; MUNNS, 2002). O Paulsen apresentou maiores decréscimos no acúmulo de fitomassa em resposta a salinidade se comparado ao IAC. Resultados semelhantes também foram encontrados em estudos entre genótipos contrastantes sob salinidade no trigo, pistache, algodão, onde a cultivar mais sensível apresentou menor acúmulo de matéria seca, associados uma menor razão K^+/Na^+ em folhas e decréscimos nos parâmetros fotossintéticos (CHENG et al., 2015; RAHNESHAN et al., 2018; WANG et al., 2017). Estudo em genótipos de cevada demonstraram que toxicidade causada pelo íon Cl^- também é um fator importante na redução do crescimento (TAVAKOLLI et al., 2011).

Neste estudo, foram observadas maiores teores dos íons Na^+ e Cl^- no porta-enxerto Paulsen, que apresentou um menor acúmulo de matéria seca em todos os períodos estudados, especialmente na parte aérea, apresentando uma menor razão parte aérea/raiz (Tabela 1), uma vez que o transporte de Na^+ e Cl^- é responsável pela diminuição dos nutrientes e redução do crescimento da parte aérea (SILVA et al., 2015; TEAKLE; TYERMAN 2010). O porta-enxerto IAC apresentou maior retenção de K^+ nos tecidos o que pode estar correlacionado com um maior acúmulo de matéria seca total (Tabela 1), uma vez que o potássio tem um papel positivo no crescimento das plantas em condições salinas, por desempenhar um papel essencial na fotossíntese e adaptações osmorregulatórias da planta ao estresse osmótico (WANG et al., 2013; SHABBIR et al., 2015).

Os íons Na^+ e K^+ são cátions que apresentam raio iônico hidratado relativamente semelhante, podendo competir pelo mesmo sítio de absorção nas células das raízes das plantas (BENITO et al., 2014). Dessa forma, a capacidade da planta em impedir o influxo de Na^+ nos tecidos e reter e/ou absorver K^+ sob condições de salinidade está envolvido com a tolerância ao sal.

O influxo de Na^+ nas plantas se dá principalmente através dos canais de cátions não seletivos (NSCCs) enquanto que a absorção de K^+ acontece por meio de um sistema de alta afinidade, especialmente a família transportadores de HAK/KUP/KT, quando o K^+ externo encontra-se em baixas concentrações (DEMIDCHIK; MAATHUIS, 2007; ZHANG, 2018). Neste estudo, o porta-enxerto IAC teve um menor acúmulo de Na^+ nos tecidos em condições onde a oferta do K^+ externo foi menor (7 mM na solução nutritiva) do que a do Na^+ (80 mM de NaCl acrescido à solução nutritiva), indicando que este porta-enxerto é mais tolerante e que pode dispor de um mecanismo de alta afinidade da absorção do K^+ , apresentando um maior teor em raízes (Tabela 2), enquanto que o Paulsen demonstrou não apresentar distinção

na absorção entre o K^+ e o Na^+ , apresentando um maior acúmulo e Na^+ nos tecidos.

Um dos mecanismos de tolerância ao sal está envolvido com a capacidade da planta em regular a absorção e o transporte do Na^+ para a parte aérea, compartimentalizando-o em caules e raízes (LIANG et al., 2018). O maior teor de Na^+ foi encontrado em raízes e caules do porta-enxerto IAC, indicando um mecanismo retenção de íons tóxicos neste órgão, impedindo seu transporte para parte aérea. Tal mecanismo é considerado um dos fatores de tolerância à salinidade (MUNNS; GILLIHAM, 2015). Genes do tipo SOS_1 presente nas células raízes desempenham um papel importante na exclusão de Na^+ na superfície das raízes regulando o transporte de Na^+ para a parte aérea (SHI et al, 2000), mantendo assim uma relação K^+/Na^+ favorável nas folhas, onde ocorrem as principais atividades metabólicas das plantas (TESTER; DAVEMPORT, 2003). O IAC pode dispor desse mecanismo, uma vez que apresentou uma maior retenção e Na^+ em caules e raízes (Figura 1) e uma maior razão K^+/Na^+ em folhas (Tabela 3). Resultados semelhantes foram encontrados em estudos realizados cevada, trigo, arroz, ao comparar genótipos contrastantes dentro da mesma espécie, observaram que os genótipos que apresentaram melhor razão K^+/Na^+ apresentavam maior tolerância ao sal, associados a demais parâmetros estudados (ZHU et al., 2017; SATHEE et al., 2015; KIBRIA et al., 2017).

Com relação as taxas de transporte, o (J_K) em raízes do IAC apresentou-se maior em todos os períodos, o que pode indicar uma maior tolerância, uma vez que o acúmulo de sais altera a composição química dos solos reduzindo a disponibilidade de K^+ (MASOOD; BANO, 2016) e neste estudo à concentração de Na^+ (80 mM) foi superior a de K^+ (7 mM). Portanto, a capacidade das plantas na retenção de K^+ em raízes está correlacionada com tolerância ao sal (CUIN et al., 2008; SHABALA; POTTOSIN et al., 2014). As plantas utilizam diferentes mecanismos para evitar a toxicidade iônica, excluindo o excesso de Na^+ dos tecidos. Como dito anteriormente, antiportadores Na^+/H^+ presentes na membrana plasmática de raízes são codificadas pelo gene SOS_1 atuam na exclusão compartimentalizando o Na^+ nas raízes como mecanismo de tolerância (SHI et al., 2002, SHI et al., 2003). Dessa forma, o IAC apresenta maior tolerância por acumular mais Na^+ em raízes (Figura 1) e conseqüentemente, maior transporte de Na^+ (J_{Na}).

A seletividade (S_{K-Na}) foi determinada a partir das taxas de transporte (J_K) e (J_{Na}). O porta-enxerto IAC apresentou uma maior tolerância através da seletividade por K^+ sobre o Na^+ (S_{K-Na}), especialmente em raízes, uma vez que o K^+ é absorvido pelas raízes através das células epidérmicas e corticais e, uma vez no estelo, é transportado para a parte aérea e

distribuído nas folhas e demais funções metabólicas (ASSAHA et al., 2017). Esta absorção é mediada por canais transportadores de alta afinidade, que medeiam à absorção de K^+ quando este se encontra em baixas concentrações ou sob condições de salinidade, contribuindo na manutenção da homeostase de K^+ e, portanto na tolerância ao sal (OU et al., 2018, WU et al., 2018).

Um dos marcadores fisiológicos de tolerância pode estar envolvido com a manutenção de uma melhor taxa fotossintética sob condições de sal, uma vez que é bem relatado que a salinidade inibe a fotossíntese e a capacidade de trocas gasosas nas plantas (PARIHAR et al., 2015). O porta-enxerto Paulsen apresentou maiores reduções nos parâmetros fotossintéticos, indicando uma maior sensibilidade desse porta-enxerto sob condições de salinidade. O estresse iônico, decorrente do acúmulo de íons Na^+ e Cl^- , são um dos fatores diretamente relacionados com a diminuição da fotossíntese nas plantas sob salinidade (CHEN et al., 2015). De fato, neste estudo, o Paulsen apresentou maior acúmulo destes íons (Figura 1), o que pode estar diretamente correlacionado com a diminuição nos parâmetros de trocas gasosas, uma vez que acúmulo de Na^+ e Cl^- nos tecidos foliares e conseqüentemente, nas células dos cloroplastos, afeta os pigmentos que são responsáveis por captar a energia luminosa, tais como as clorofilas e os carotenóides (FENG et al., 2014; HUANG et al., 2015), aumentando também o fechamento estomático em decorrência da possível substituição do K^+ por Na^+ , reduzindo a assimilação de CO_2 nas células (BOSE et al., 2017; TAVAKKOLI et al., 2011).

O porta-enxerto IAC apresentou menores reduções nos parâmetros avaliados com 15 dias de salinidade e após o período de recuperação. Isto pode estar relacionado com a maior capacidade deste porta-enxerto em reter o K^+ foliar sob condições de salinidade, uma vez que o desbalanço nutricional nos teores de K^+ em decorrência da salinidade afeta a difusão do CO_2 da atmosfera nos cloroplastos (JÁKLI et al., 2016). Essa manutenção fotossintética associado uma melhor condutância estomática, combinados com uma maior eficiência no transporte de elétrons dos fotossistemas para o ciclo de Calvin e uma maior taxa de rotatividade de Rubisco (Tabela 4). Esta eficiência pode estar relacionada com um menor acúmulo Na^+ e Cl^- nos tecidos foliares favorecendo uma melhor razão K^+/Na^+ quando comparado ao Paulsen, uma vez que o K^+ é relevante nos processos fotossintéticos estando diretamente envolvido na fluorescência da clorofila, atividade da Rubisco e fixação líquida de CO_2 (TIGHE-NEIRA et al., 2018). Similarmente ao porta-enxerto Paulsen, diminuições nos parâmetros fotossintéticos também foram observados em plantas de trigo em decorrência da diminuição do K^+ sob

salinidade, apresentando limitações em sua taxa fotossintética em decorrência da diminuição da condutância estomática (GUL, 2019). Estudos realizados em citros revelaram que o acúmulo excessivo de Cl^- também causou reduções na eficiência fotossintética em um dos genótipos estudados, caracterizando o mecanismo de exclusão deste íon como fator para tolerância ao sal (BRUMÓS et al., 2009). Estudos anteriores abordaram a toxicidade iônica específica dos íons Na^+ e Cl^- na eficiência fotossintética em genótipos de cevada sob salinidade, onde elevadas concentrações de Na^+ reduziram assimilação de K^+ e Ca^+ ocasionando declínio na assimilação de CO_2 em decorrência da redução da condutância estomática, enquanto que a alta concentração de Cl^- limitou a fotossíntese por fatores não estomáticos e sim, pela degradação da clorofila original (TAVAKOLLI et al., 2011)

O estresse osmótico é um dos primeiros fatores que limitam o crescimento das plantas sob salinidade, uma vez que diminui a disponibilidade de água em decorrência da concentração de sais no solo (YANG; GUO, 2018). Dessa forma, pode-se inferir que a capacidade de recuperação do IAC está relacionada a uma maior razão K^+/Na^+ nos tecidos, refletindo em um melhor ajuste osmótico sob condições de salinidade, indicando uma maior tolerância, uma vez que o K^+ está envolvido com a regulação osmótica e um maior acúmulo em tecidos pode promover uma regulação estatus hídrico da planta (WANG et al. 2013).

As respostas do efeito do sódio na restrição da absorção de potássio apresentaram respostas contrastantes entre os porta-enxertos. Os meios de incubação de ambos porta-enxertos apresentaram redução significativa da concentração do K^+ em decorrência da absorção das raízes, uma vez que foram mantidas em solução nutritiva sem K^+ durante 20 dias. Já foi demonstrado que o sistema alta afinidade pode ser ativado em plantas cultivadas sob restrição de K^+ e que apresentem reduções de K^+ nos tecidos, com foi descrito em plantas de pimenta (MARTÍNEZ-CORDERO et al., 2005). Resultados semelhantes foram encontrados em estudos realizados com raízes destacadas de cajueiro (ALVES et al., 2012) e feijão-caupi (VOIGT et al., 2009) onde as plantas sob privação de K^+ absorveram quantidades expressivas na faixa de alta afinidade.

Sabe-se que altas concentrações de Na^+ externo inibe a captação de K^+ tanto nos sistemas de alta como de baixa afinidade, sendo a o sistema de baixa afinidade mais sensível a essa inibição, como foi demonstrado em estudos com cevada (*Hordeum vulgare* L.) (KRONZUCKER et al., 2006 , 2008). A capacidade da planta em manter a absorção de K^+ mesmo na presença do Na^+ é um dos mecanismos de tolerância, uma vez que atas concentrações externas de Na^+ inibe a absorção de K^+ em decorrência da competição entre

esses íons pelos canais de transportadores de K^+ (SHABALA et al., 2017). Dessa forma, o porta-enxerto IAC demonstra ser mais tolerante, apresentando uma redução no influxo líquido de K^+ em cerca de 20% mesmo na presença do Na^+ , corroborando com os resultados coletados no primeiro estudo.

5. CONCLUSÃO

Os resultados evidenciam que os porta-enxertos IAC e Paulsen apresentam características fisiológicas distintas quando submetidas à salinidade, caracterizando um contraste na tolerância. Conforme dados do experimento I, o IAC apresentou melhor capacidade de crescimento com base nos teores de matéria seca, associado ao menor acúmulo de Na^+ e Cl^- em tecidos foliares e combinados com um maior teor destes íons em tecidos de caules e raízes, sugerindo que este porta-enxerto apresenta mecanismos de retenção/exclusão de íons tóxicos, sendo esse um dos mecanismos de tolerância ao sal. Dessa forma, a melhor razão K^+/Na^+ encontradas no IAC, especialmente em folhas, indica maior afinidade deste porta-enxerto por K^+ mesmo em condições salinas, resultando em uma melhor eficiência fotossintética, maior relação parte aérea/raiz e ajuste osmótico quando comparado ao Paulsen. Esta afinidade do porta-enxerto IAC por K^+ na presença do Na^+ foi confirmado a partir dos dados obtidos no experimento II, onde os porta-enxertos foram incubados em meios de concentração de K^+ na faixa de absorção de alta afinidade (100 μM), na ausência e na presença do Na^+ (40 mM e 80 mM). O porta-enxerto IAC apresentou uma maior afinidade por K^+ , embora o excesso de Na^+ no meio tenha restringido a absorção de K^+ pelas raízes de ambos genótipos, sendo essa redução mais acentuada no porta-enxerto Paulsen e portanto, evidenciando que este porta-enxerto dispõe de um sistema de baixa afinidade na captação de K^+ , permitindo um maior influxo de Na^+ em condições salinas. Assim, nossos dados sugerem que o contraste na tolerância à salinidade entre genótipos de porta-enxertos de videira constitui um fator importante na seleção de variedades que venham a garantir a sustentabilidade da cultura sob salinidade, especialmente no semiárido.

REFERÊNCIAS

ALVES, Francisco Abel Lemos et al. Cinética de absorção de K^+ na ausência e presença de Na^+ em raízes de cajueiro. **Revista Ciência Agronômica**, v. 43, n. 3, p. 439-445, 2012.

AMORIM, T. L. Mecanismos fisiológicos de resistência a salinidade conferidos pelo porta-enxerto em mudas enxertadas de videira. 2018. 82 f. Dissertação (Mestrado em Produção

Vegetal) – Universidade Federal Rural de Pernambuco – Unidade Acadêmica de Serra Talhada, Serra Talhada, 2018. Disponível em: <http://www.pgpv.ufrpe.br/sites/www.pgpv.ufrpe.br/files/documentos/dissertacao_-_banca.pdf>. Acesso em: 23 de agosto de 2018.

AMTMANN, Anna; ARMENGAUD, Patrick; VOLKOV, Vadim. Potassium nutrition and salt stress. **Annual Plant Reviews online**, p. 328-379, 2018.

ASSAHA, Dekoum VM et al. The role of Na⁺ and K⁺ transporters in salt stress adaptation in glycophytes. **Frontiers in physiology**, v. 8, p. 509, 2017.

BENITO, Begoña et al. The twins K⁺ and Na⁺ in plants. **Journal of plant physiology**, v. 171, n. 9, p. 723-731, 2014.

BOSE, Jayakumar et al. Chloroplast function and ion regulation in plants growing on saline soils: lessons from halophytes. **Journal of Experimental Botany**, v. 68, n. 12, p. 3129-3143, 2017.

BRUMÓS, Javier et al. Membrane transporters and carbon metabolism implicated in chloride homeostasis differentiate salt stress responses in tolerant and sensitive Citrus rootstocks. **Functional & integrative genomics**, v. 9, n. 3, p. 293, 2009.

CAMARGO, Umberto Almeida; TONIETTO, Jorge; HOFFMANN, Alexandre. Progressos na viticultura brasileira. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 33, n. SPE1, p. 144-149, 2011.

CHEN, TSU-WEI; KAHLEN, Katrin; STUETZEL, Hartmut. Disentangling the contributions of osmotic and ionic effects of salinity on stomatal, mesophyll, biochemical and light limitations to photosynthesis. **Plant, cell & environment**, v. 38, n. 8, p. 1528-1542, 2015.

CHENG, D.; WU, G.; ZHENG, Y. Positive correlation between potassium uptake and salt tolerance in wheat. **Photosynthetica**, v. 53, n. 3, p. 447-454, 2015.

COOKSON, Sarah Jane et al. Understanding scion-rootstock interactions at the graft interface of grapevine. In: **XII International Conference on Grapevine Breeding and Genetics 1248**. 2018. p. 369-374.

CRAIG PLETT, DARREN; MØLLER, Inge Skrumager. Na⁺ transport in glycophytic plants: what we know and would like to know. **Plant, cell & environment**, v. 33, n. 4, p. 612-626, 2010.

CUIN, Tracey Ann et al. A root's ability to retain K⁺ correlates with salt tolerance in wheat. **Journal of experimental botany**, v. 59, n. 10, p. 2697-2706, 2008.

DEMIDCHIK, Vadim; MAATHUIS, Frans JM. Physiological roles of nonselective cation channels in plants: from salt stress to signalling and development. **New Phytologist**, v. 175, n. 3, p. 387-404, 2007.

FAO (2015). *FAO Soils Portal*. Disponível em: <<http://www.fao.org/soils-portal/soilmanagement/management-of-some-problem-soils/salt-affected-soils/more-information-onsalt-affected-soils/en/>>. Acesso em: 23 de setembro de 2019.

FENG, Z. T. et al. Effects of NaCl stress on the growth and photosynthetic characteristics of *Ulmus pumila* L. seedlings in sand culture. **Photosynthetica**, v. 52, n. 2, p. 313-320, 2014.

FERREIRA-SILVA, Sergio Luiz et al. Changes in physiological indicators associated with salt tolerance in two contrasting cashew rootstocks. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 20, n. 1, p. 51-59, 2008.

- FERREIRA-SILVA, Sergio Luiz et al. Influence of rootstocks on the resistance of cashew plantlets to salt stress. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 44, n. 4, p. 361-367, 2009.
- FLOWERS, Timothy J.; COLMER, Timothy D. Plant salt tolerance: adaptations in halophytes. **Annals of botany**, v. 115, n. 3, p. 327-331, 2015.
- FORT, Kevin P. et al. Cultural conditions and propagule type influence relative chloride exclusion in grapevine rootstocks. **American Journal of Enology and Viticulture**, v. 64, n. 2, p. 241-250, 2013.
- GARCÍA-CAPARRÓS, Pedro; HASANUZZAMAN, Mirza; LAO, María Teresa. Ion Homeostasis and Antioxidant Defense Toward Salt Tolerance in Plants. In: **Plant Nutrients and Abiotic Stress Tolerance**. Springer, Singapore, p. 415-436, 2018.
- GONG, Haijun et al. Contrast in chloride exclusion between two grapevine genotypes and its variation in their hybrid progeny. **Journal of experimental botany**, v. 62, n. 3, p. 989-999, 2010.
- GUL, Mehreen et al. Potassium induced decrease in cytosolic Na⁺ alleviates deleterious effects of salt stress on wheat (*Triticum aestivum* L.). **Plant Biology**, 2019.
- HANIN, Moez et al. New insights on plant salt tolerance mechanisms and their potential use for breeding. **Frontiers in plant science**, v. 7, p. 1787, 2016.
- HOAGLAND, Dennis Robert et al. The water-culture method for growing plants without soil. **Circular. California agricultural experiment station**, v. 347, n. 2nd edit, 1950.
- HUANG, C.-J. et al. Responses of gas exchange, chlorophyll synthesis and ROS-scavenging systems to salinity stress in two ramie (*Boehmeria nivea* L.) cultivars. **Photosynthetica**, v. 53, n. 3, p. 455-463, 2015.
- IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (2017). *Censo Agropecuário 2017 – Resultados preliminares*. Disponível em: <https://biblioteca.ibge.gov.br/visualizacao/periodicos/3093/agro_2017_resultados>. Acesso em: 28 de novembro de 2019.
- JÁKLI, Bálint et al. Adequate supply of potassium improves plant water-use efficiency but not leaf water-use efficiency of spring wheat. **Journal of Plant Nutrition and Soil Science**, v. 179, n. 6, p. 733-745, 2016.
- JESCHKE, WOLF DIETER; STELTER, WILFRIED. Ionic Relations of Garden Orache, *Atriplex hortensis* L.: Growth and Ion Distribution at Moderate Salinity and the Function of Bladder Hairs. **Journal of Experimental Botany**, v. 34, n. 7, p. 795-810, 1983.
- KIBRIA, Mohammad Golam et al. Antioxidant defense mechanisms of salinity tolerance in rice genotypes. **Rice Science**, v. 24, n. 3, p. 155-162, 2017.
- KRONZUCKER, Herbert J. et al. Non-reciprocal interactions between K⁺ and Na⁺ ions in barley (*Hordeum vulgare* L.). **Journal of Experimental Botany**, v. 59, n. 10, p. 2793-2801, 2008.
- KRONZUCKER, Herbert J. et al. The cytosolic Na⁺: K⁺ ratio does not explain salinity-induced growth impairment in barley: a dual-tracer study using ⁴²K⁺ and ²⁴Na⁺. **Plant, Cell & Environment**, v. 29, n. 12, p. 2228-2237, 2006.
- LI, Bo; TESTER, Mark; GILLIHAM, Matthew. Chloride on the move. **Trends in plant science**, v. 22, n. 3, p. 236-248, 2017.
- LIANG, Wenji et al. Plant salt-tolerance mechanism: A review. **Biochemical and**

biophysical research communications, v. 495, n. 1, p. 286-291, 2018.

LIU, Xiaohui et al. Halophytic NHXs confer salt tolerance by altering cytosolic and vacuolar K⁺ and Na⁺ in Arabidopsis root cell. **Plant Growth Regulation**, v. 82, n. 2, p. 333-351, 2017.

LOCASCIO, Antonella et al. BCL2-ASSOCIATED ATHANOGENE4 Regulates the KAT1 Potassium Channel and Controls Stomatal Movement. **Plant physiology**, p. pp. 00224.2019, 2019.

MAATHUIS, Frans JM; AHMAD, Izhar; PATISHTAN, Juan. Regulation of Na⁺ fluxes in plants. **Frontiers in plant science**, v. 5, p. 467, 2014.

MARSHALL, B.; BISCOE, P. V. A model for c3 leaves describing the dependence of net photosynthesis on irradiance: II. Application to the analysis of flag leaf photosynthesis. **Journal of Experimental Botany**, v. 31, n. 1, p. 41-48, 1980.

MARTÍNEZ-CORDERO, M. Angeles; MARTÍNEZ, Vicente; RUBIO, Francisco. High-affinity K⁺ uptake in pepper plants. **Journal of Experimental Botany**, v. 56, n. 416, p. 1553-1562, 2005.

MASOOD, Sajid; BANO, Asghari. Mechanism of potassium solubilization in the agricultural soils by the help of soil microorganisms. In: **Potassium solubilizing microorganisms for sustainable agriculture**. Springer, New Delhi, 2016. p. 137-147.

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

MUNNS, Rana; GILLIHAM, Matthew. Salinity tolerance of crops—what is the cost?. **New phytologist**, v. 208, n. 3, p. 668-673, 2015.

MUNNS, Rana; TESTER, Mark. Mechanisms of salinity tolerance. *Annu. Rev. Plant Biol.*, v. 59, p. 651-681, 2008.

OIV – International Organisation of Vine and Wine Intergovernmental Organisation (2019). *OIV 2019 report: 2019 Statistical Report on World Vitiviniculture*. Disponível em: <<http://www.oiv.int/public/medias/6782/oiv-2019-statistical-report-on-world-vitiviniculture.pdf>> Acesso em: 10 de setembro de 2019.

OU, Wenjun et al. Genome-wide identification and expression analysis of the KUP family under abiotic stress in cassava (*Manihot esculenta* Crantz). **Frontiers in physiology**, v. 9, p. 17, 2018.

PARIHAR, Parul et al. Effect of salinity stress on plants and its tolerance strategies: a review. **Environmental Science and Pollution Research**, v. 22, n. 6, p. 4056-4075, 2015.

PARMAR, Nehanjali et al. Genetic engineering strategies for biotic and abiotic stress tolerance and quality enhancement in horticultural crops: a comprehensive review. **3 Biotech**, v. 7, n. 4, p. 239, 2017.

RAHNESHAN, Zahra; NASIBI, Fatemeh; MOGHADAM, Ali Ahmadi. Effects of salinity stress on some growth, physiological, biochemical parameters and nutrients in two pistachio (*Pistacia vera* L.) rootstocks. **Journal of Plant Interactions**, v. 13, n. 1, p. 73-82, 2018.

RODRIGUES, Cicera Raquel Fernandes et al. High K⁺ supply avoids Na⁺ toxicity and improves photosynthesis by allowing favorable K⁺: Na⁺ ratios through the inhibition of Na⁺ uptake and transport to the shoots of *Jatropha curcas* plants. **Journal of Plant Nutrition and Soil Science**, v. 176, n. 2, p. 157-164, 2013.

- SAFDAR, Hamna et al. A review: Impact of salinity on plant growth. **Nat Sci**, v. 17, n. 1, p. 34-40, 2019.
- SATHEE, Lekshmy et al. Differential transcript abundance of salt overly sensitive (SOS) pathway genes is a determinant of salinity stress tolerance of wheat. **Acta physiologiae plantarum**, v. 37, n. 8, p. 169, 2015.
- SCHOLANDER, Per F. et al. Hydrostatic pressure and osmotic potential in leaves of mangroves and some other plants. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 52, n. 1, p. 119, 1964.
- SHABALA, Sergey. Signalling by potassium: another second messenger to add to the list?. **Journal of experimental botany**, v. 68, n. 15, p. 4003-4007, 2017.
- SHABALA, Sergey; CUIN, Tracey A. Potassium transport and plant salt tolerance. **Physiologia plantarum**, v. 133, n. 4, p. 651-669, 2008.
- SHABALA, Sergey; POTTOSIN, Igor. Regulation of potassium transport in plants under hostile conditions: implications for abiotic and biotic stress tolerance. **Physiologia plantarum**, v. 151, n. 3, p. 257-279, 2014.
- SHABBIR, R. N. et al. Combined effects of drought stress and NPK foliar spray on growth, physiological processes and nutrient uptake in wheat. **Pakistan Journal of Botany**, v. 47, n. 4, p. 1207-16, 2015.
- SHARKEY, Thomas D. et al. Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C3 leaves. **Plant, cell & environment**, v. 30, n. 9, p. 1035-1040, 2007.
- SHI, Huazhong et al. Overexpression of a plasma membrane Na⁺/H⁺ antiporter gene improves salt tolerance in Arabidopsis thaliana. **Nature biotechnology**, v. 21, n. 1, p. 81-85, 2003.
- SHI, Huazhong et al. The Arabidopsis thaliana salt tolerance gene SOS1 encodes a putative Na⁺/H⁺ antiporter. **Proceedings of the national academy of sciences**, v. 97, n. 12, p. 6896-6901, 2000.
- SHI, Huazhong et al. The putative plasma membrane Na⁺/H⁺ antiporter SOS1 controls long-distance Na⁺ transport in plants. **The Plant Cell**, v. 14, n. 2, p. 465-477, 2002.
- SILVA, E. N. et al. Physiological adjustment to salt stress in *Jatropha curcas* is associated with accumulation of salt ions, transport and selectivity of K⁺, osmotic adjustment and K⁺/Na⁺ homeostasis. **Plant Biology**, v. 17, n. 5, p. 1023-1029, 2015.
- TAVAKKOLI, Ehsan et al. Additive effects of Na⁺ and Cl⁻ ions on barley growth under salinity stress. **Journal of Experimental Botany**, v. 62, n. 6, p. 2189-2203, 2011.
- TEAKLE, Natasha L.; TYERMAN, Stephen D. Mechanisms of Cl⁻ transport contributing to salt tolerance. **Plant, cell & environment**, v. 33, n. 4, p. 566-589, 2010.
- TESTER, Mark; DAVENPORT, Romola. Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in higher plants. **Annals of botany**, v. 91, n. 5, p. 503-527, 2003.
- TIGHE-NEIRA, Ricardo et al. Role of potassium in governing photosynthetic processes and plant yield. In: **Plant Nutrients and Abiotic Stress Tolerance**. Springer, Singapore. p. 191-203, 2018.
- TRÄNKNER, Merle; TAVAKOL, Ershad; JÁKLI, Bálint. Functioning of potassium and magnesium in photosynthesis, photosynthate translocation and photoprotection. **Physiologia plantarum**, v. 163, n. 3, p. 414-431, 2018.

- VOIGT, Eduardo Luiz et al. Source–sink regulation of cotyledonary reserve mobilization during cashew (*Anacardium occidentale*) seedling establishment under NaCl salinity. **Journal of Plant Physiology**, v. 166, n. 1, p. 80-89, 2009.
- WANG, Min et al. The critical role of potassium in plant stress response. **International journal of molecular sciences**, v. 14, n. 4, p. 7370-7390, 2013.
- WANG, Ning et al. Cotton (*Gossypium hirsutum* L.) genotypes with contrasting K⁺/Na⁺ ion homeostasis: implications for salinity tolerance. **Acta physiologiae plantarum**, v. 39, n. 3, p. 77, 2017.
- WELBANK, P. J. The effects of competition with *Agropyron repens* and of nitrogen-and water supply on the nitrogen content of *Impatiens parviflora*. **Annals of Botany**, v. 26, n. 3, p. 359-373, 1962.
- WHITE, Philip J.; KARLEY, Alison J. Potassium. In: Cell biology of metals and nutrients. **Springer**, Berlin, Heidelberg, 2010.
- WU, Honghong et al. It is not all about sodium: revealing tissue specificity and signalling roles of potassium in plant responses to salt stress. **Plant and soil**, v. 431, n. 1-2, p. 1-17, 2018.
- WU, Honghong et al. K⁺ retention in leaf mesophyll, an overlooked component of salinity tolerance mechanism: a case study for barley. **Journal of integrative plant biology**, v. 57, n. 2, p. 171-185, 2015.
- YANG, Yongqing; GUO, Yan. Elucidating the molecular mechanisms mediating plant salt-stress responses. **New Phytologist**, v. 217, n. 2, p. 523-539, 2018.
- ZHANG, Haiwen et al. Foxtail millet SiHAK1 excites extreme high-affinity K⁺ uptake to maintain K⁺ homeostasis under low K⁺ or salt stress. **Plant cell reports**, v. 37, n. 11, p. 1533-1546, 2018.
- ZHU, Min et al. Physiological and molecular mechanisms mediating xylem Na⁺ loading in barley in the context of salinity stress tolerance. **Plant, cell & environment**, v. 40, n. 7, p. 1009-1020, 2017.

TABELAS

Tabela 1. Conteúdo de matéria seca em folhas (MSF), caules (MSC), raízes (MSR), matéria seca total (MST) e razão parte aérea/raiz (Pa/R) de porta-enxertos de videira IAC 313 e Paulsen 1103 no início do experimento (controle – T0), com 5, 10 e 15 dias de exposição ao estresse salino (80 mM de NaCl) e 25 dias (recuperação).

Porta-enxerto	Tempo (dias)	MATÉRIA SECA (g planta ⁻¹)				
		MSF	MSC	MSR	MST	Pa/R
IAC 313	T0	5,92 Ac	5,77 Bc	4,84 Ac	16,53 Ac	2,42 Ab
	5	8,57 Aab	8,77 Aab	6,43 Bb	23,45 Ab	2,71 Aab
	10	7,92 Aab	8,68 Aab	5,16 Bbc	21,76 Ab	3,22 Aa
	15	7,58 Abc	8,21 Ab	6,20 Bb	21,99 Ab	2,95 Aa
	25	9,76 Aa	10,74 Aa	8,27 Aa	28,77 Aa	2,49 Bb
Paulsen 1103	T0	2,29 Bb	4,67 Bb	4,63 Ba	11,59 Ba	1,51 Bb
	5	3,37 Bab	5,92 Bab	5,46 Ba	14,76 Ba	1,71 Bb
	10	2,59 Bab	7,18 Aa	5,92 Ba	15,70 Ba	1,66 Bb
	15	3,25 Bab	6,93 Aab	5,39 Ba	15,55 Ba	1,65 Bb
	25	4,29 Ba	5,81 Bab	5,87 Ba	15,97 Ba	1,72 Bb

As médias (n = 3) dentro de cada coluna seguidas pela mesma letra maiúscula (compara os dois porta-enxertos em cada tempo) e pela mesma letra minúscula (compara o mesmo porta-enxerto em todos os tempos) não diferem de acordo com o teste de Tukey (p ≤ 0,05).

Tabela 2. Razões K⁺/Na⁺ em tecidos de folhas, caules e raízes de porta-enxertos de videira IAC 313 e Paulsen 1103 no início do experimento (controle – T0), com 5, 10 e 15 dias de exposição ao estresse salino (80 mM de NaCl) e 25 dias (recuperação).

Porta-enxertos	Tempo (dias)	Relação K ⁺ /Na ⁺		
		Folha	Caule	Raiz
IAC 313	T0	15,71 Ab	6,68 Aa	5,44 Aa
	5	24,33 Aab	5,33 Ab	2,13 Bb
	10	21,40 Ab	4,27 Ab	1,50 Bb
	15	13,00 Ab	2,05 Bb	1,06 Bb
	25	5,74 Bc	1,25 Bb	1,46 Bb
Paulsen 1103	T0	10,86 Abc	4,23 Ba	6,77 Aa
	5	5,05 Ba	2,99 Bab	3,57 Aa
	10	1,62 Bab	2,04 Bb	2,25 Bb
	15	2,22 Bcd	1,59 Bc	2,15 Bb
	25	1,04 Bd	1,51 Bc	1,76 Bb

As médias (n = 3) dentro de cada coluna seguidas pela mesma letra maiúscula (compara os dois porta-enxertos em cada tempo) e pela mesma letra minúscula (compara o mesmo porta-enxerto em todos os tempos) não diferem de acordo com o teste de Tukey (p ≤ 0,05).

Tabela 3. Assimilação líquida de CO₂ (P_N), condutância estomática (g_s), concentração intercelular de CO₂ (C_i) e eficiência de carboxilação instantânea (P_N/C_i) em resposta ao aumento da pressão parcial de CO₂ (C_i) no ponto de saturação (400 ppm) de porta-enxertos de videira IAC 313 e Paulsen 1103 no início do experimento (controle – T0), com 5, 10 e 15 dias de exposição ao estresse salino (80 mM de NaCl) e 25 dias (recuperação).

Porta-enxertos	Tempo (dias)	P _N	g _s	C _i	P _N /C _i
		($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	($\mu\text{mol mol}^{-1}$)	
IAC 313	T0	11,49 Aa	0,102 Ab	216,93 Aa	0,044 Aa
	15	10,40 Aa	0,096 Ab	226,29 Aa	0,046 Aa
	25	11,30 Aa	0,120 Aa	223,30 Aa	0,051 Ba
Paulsen 1103	T0	11,20 Aa	0,114 Aa	216,43 Aa	0,052 Aa
	15	5,23 Bb	0,053 Bc	193,99 Ba	0,027 Bb
	25	5,42 Bb	0,071 Bb	78,68 Bb	0,069 Aa

As médias (n = 3) dentro de cada coluna seguidas pela mesma letra maiúscula (compara os dois porta-enxertos em cada tempo) e pela mesma letra minúscula (compara o mesmo porta-enxerto em todos os tempos) não diferem de acordo com o teste de Tukey (p ≤ 0,05).

Tabela 4. Parâmetros associados à eficiência fotossintética calculados a partir das curvas de ajuste P_N/DFFFA e P_N/C_i. Taxa máxima de assimilação de CO₂ (P_{Nmax}), taxa máxima de carboxilação da Rubisco (V_{Cmax}) e taxa máxima de transporte de elétrons fotossintéticos (J_{max}) de porta-enxertos de videira IAC 313 e Paulsen 1103 no início do experimento (controle – T0), com 5, 10 e 15 dias de exposição ao estresse salino (80 mM de NaCl) e 25 dias (recuperação).

Porta-enxertos	Tempo (dias)	Parâmetros ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)		
		P _{Nmax}	V _{Cmax}	J _{max}
IAC 313	Controle - T0	12,70 Aa	102,01 Aa	119,81 Ba
	15 dias	9,13 Ab	68,25 Ab	104,30 Ab
	Recuperação	11,08 Aa	53,47 Ab	92,28 Ab
Paulsen 1103	Controle - T0	11,18 Aa	104,96 Aa	139,42 Aa
	15 dias	7,04 Bb	24,28 Bb	41,66 Bc
	Recuperação	5,78 Bb	27,68 Bb	90,99 Ab

As médias (n = 3) dentro de cada coluna seguidas pela mesma letra maiúscula (compara os dois porta-enxertos em cada tempo) e pela mesma letra minúscula (compara o mesmo porta-enxerto em todos os tempos) não diferem de acordo com o teste de Tukey (p ≤ 0,05).

FIGURAS

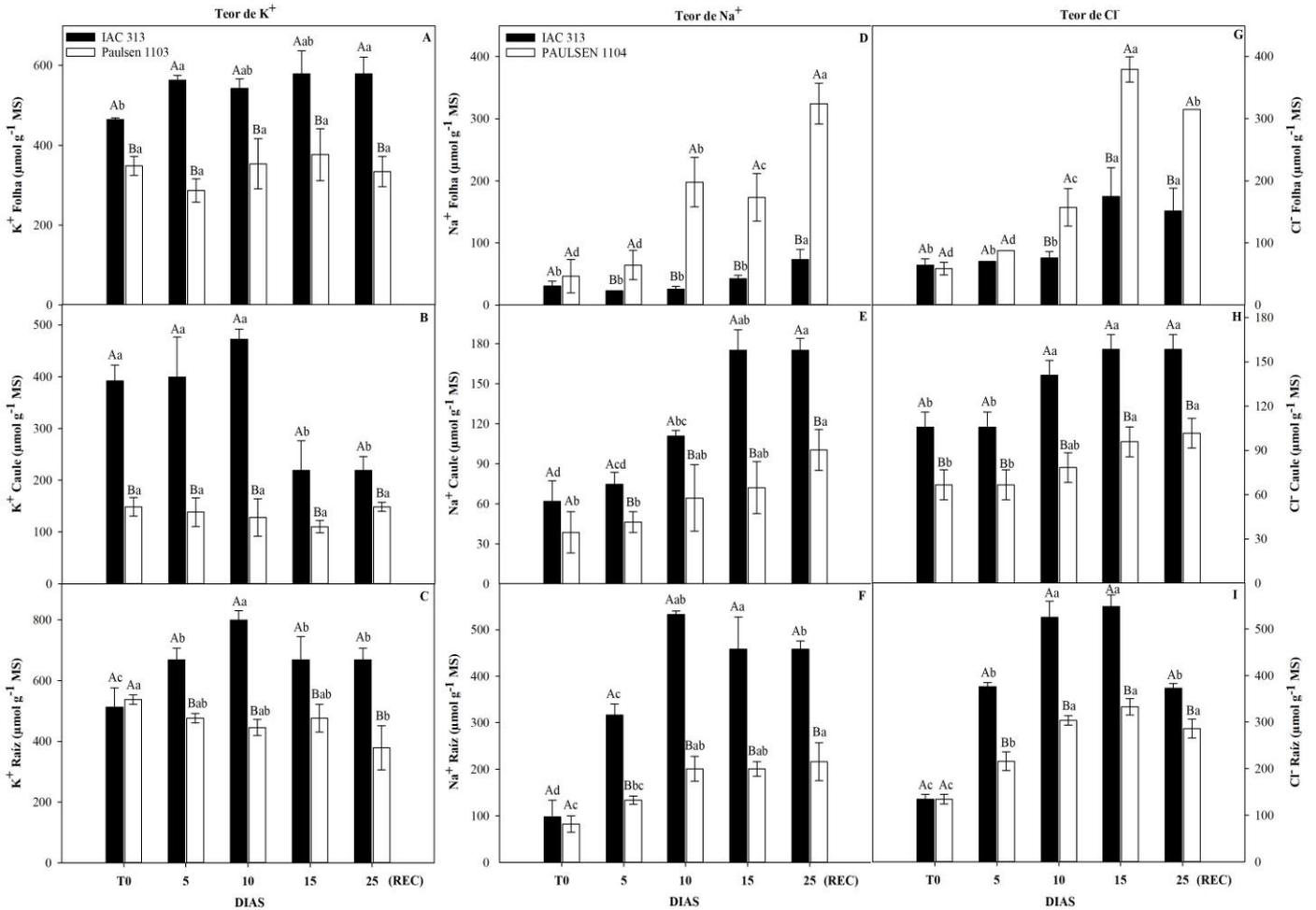


Figura 1. Os teores de K⁺, Na⁺ e Cl⁻ em folhas (em A, D e G), caules (em B, E e H) e raízes (em C, F e I) de porta-enxertos de videira IAC 313 (barras pretas) e Paulsen 1103 (barras brancas) no início do experimento (controle – T0), com 5, 10 e 15 dias de exposição ao estresse salino (80 mM de NaCl) e 25 dias (recuperação). As barras representam os valores médios ($n = 3$) \pm DP. Os valores seguidos por letras maiúsculas diferentes mostram diferenças estatísticas com 5% de probabilidade entre os porta-enxertos no mesmo tempo de tratamento com sal. Os valores seguidos por diferentes letras minúsculas mostram diferenças estatísticas com 5% de probabilidade entre o mesmo porta-enxerto em todos os tempos de tratamento com sal, de acordo com o teste de Tukey.

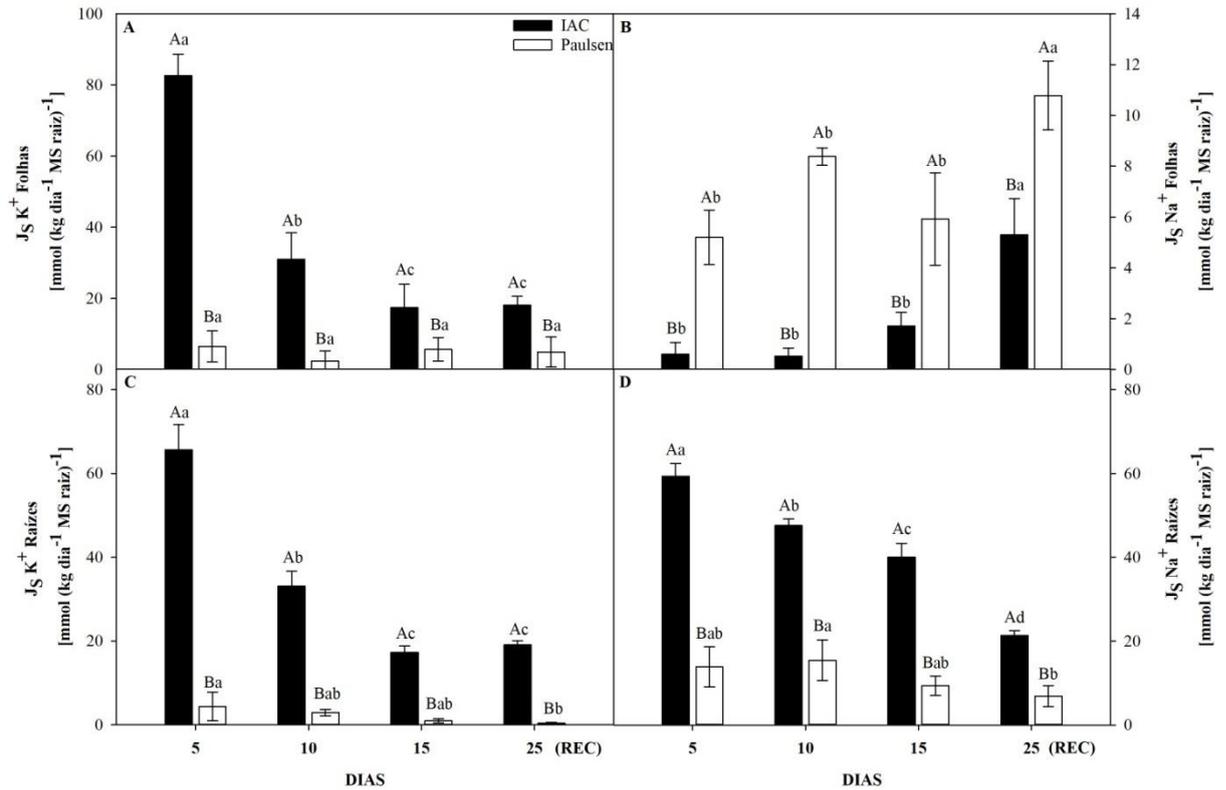


Figura 2. Taxas de transporte de Na^+ (J_{Na}) e K^+ (J_K) em folhas (em A e B) e raízes (em C e D) de porta-enxertos de videira IAC 313 (barras pretas) e Paulsen 1103 (barras brancas) no início do experimento (controle – T0), com 5, 10 e 15 dias de exposição ao estresse salino (80 mM de NaCl) e 25 dias (recuperação). As barras representam os valores médios ($n = 3$) \pm DP. Os valores seguidos por letras maiúsculas diferentes mostram diferenças estatísticas com 5% de probabilidade entre os porta-enxertos no mesmo tempo de tratamento com sal. Os valores seguidos por diferentes letras minúsculas mostram diferenças estatísticas com 5% de probabilidade entre o mesmo porta-enxerto em todos os tempos de tratamento com sal, de acordo com o teste de Tukey.

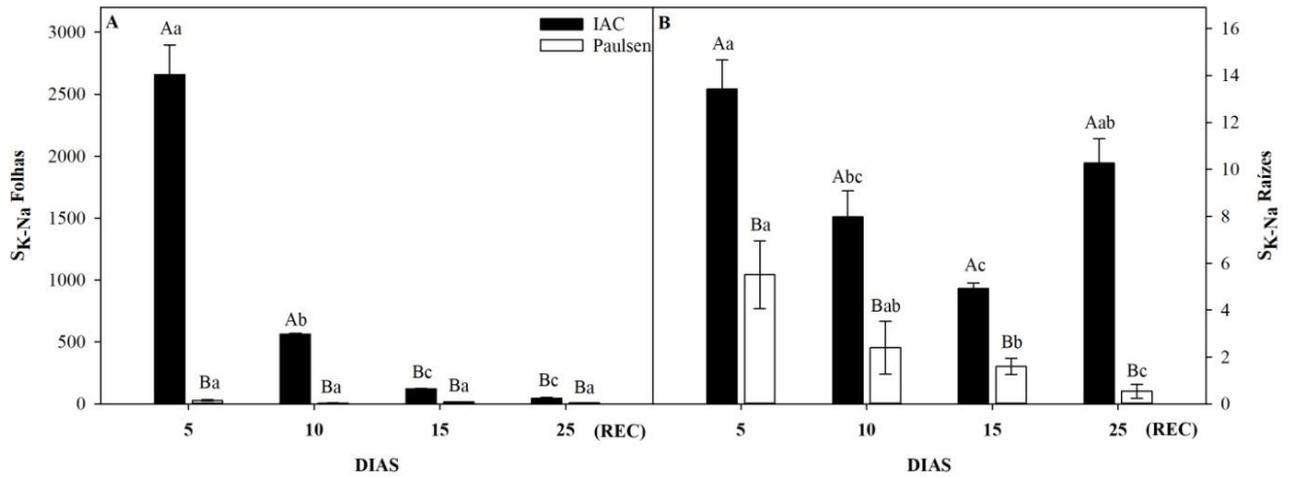


Figura 3. Seletividade ($S_{K,Na}$) em folhas (em A) e raízes (em B) de porta-enxertos de videira IAC 313 (barras pretas) e Paulsen 1103 (barras brancas) no início do experimento (controle – T0), com 5, 10 e 15 dias de exposição ao estresse salino (80 mM de NaCl) e 25 dias (recuperação). As barras representam os valores médios ($n = 3$) \pm DP. Os valores seguidos por letras maiúsculas diferentes mostram diferenças estatísticas com 5% de probabilidade entre os porta-enxertos no mesmo tempo de tratamento com sal. Os valores seguidos por diferentes letras minúsculas mostram diferenças estatísticas com 5% de probabilidade entre o mesmo porta-enxerto em todos os tempos de tratamento com sal, de acordo com o teste de Tukey.

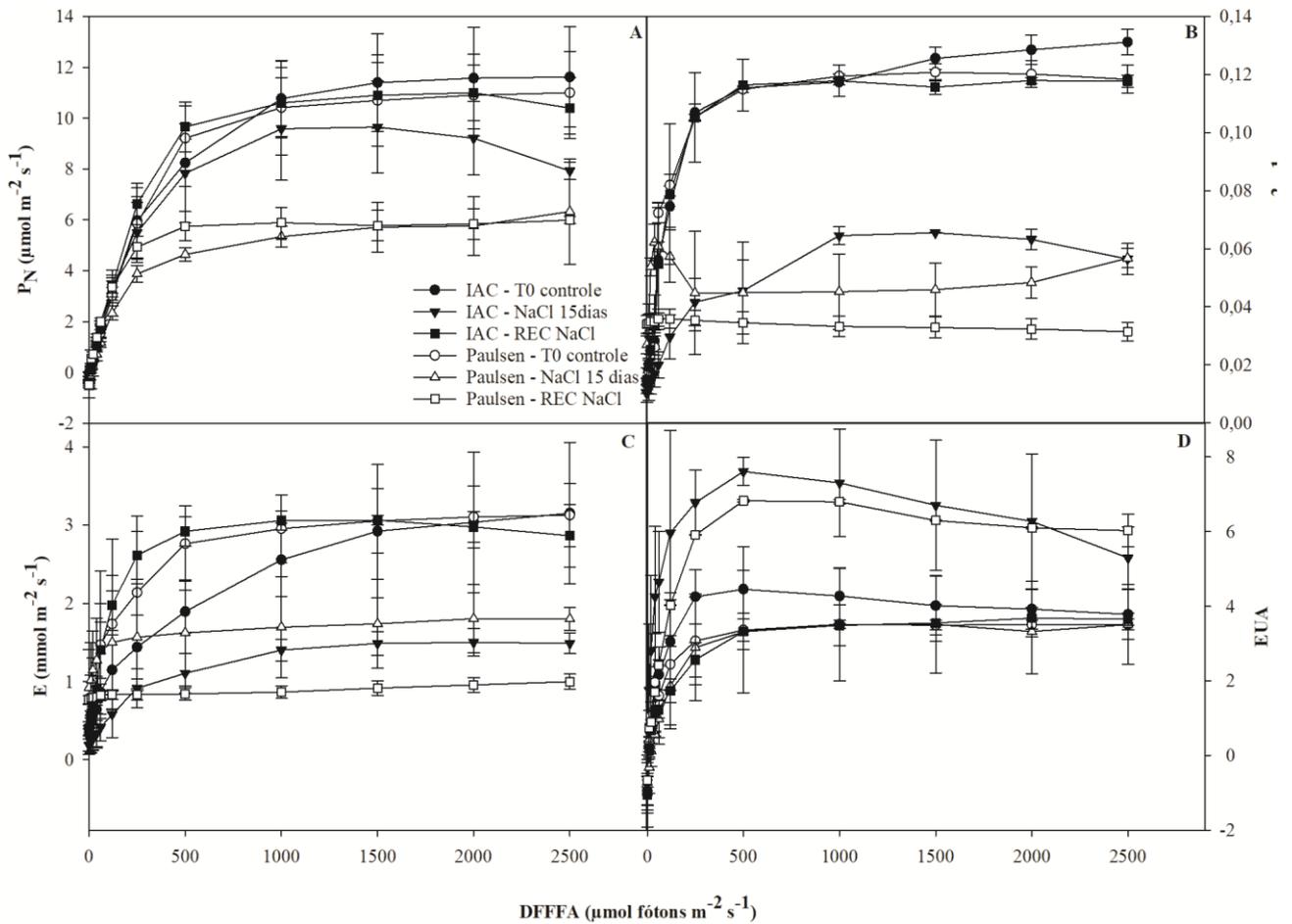


Figura 4. Curvas de assimilação líquida de CO_2 (em A), condutância estomática (em B), transpiração (em C) e eficiência do uso da água (em D) em resposta ao aumento da densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFFA) de porta-enxertos de videira IAC 313 (símbolos fechados) e Paulsen 1103 (símbolos abertos), no início do experimento (controle – T0), com 15 dias de exposição ao estresse salino (80 mM de NaCl) e 25 dias (recuperação). Os símbolos representam os valores médios ($n = 3$) \pm DP.

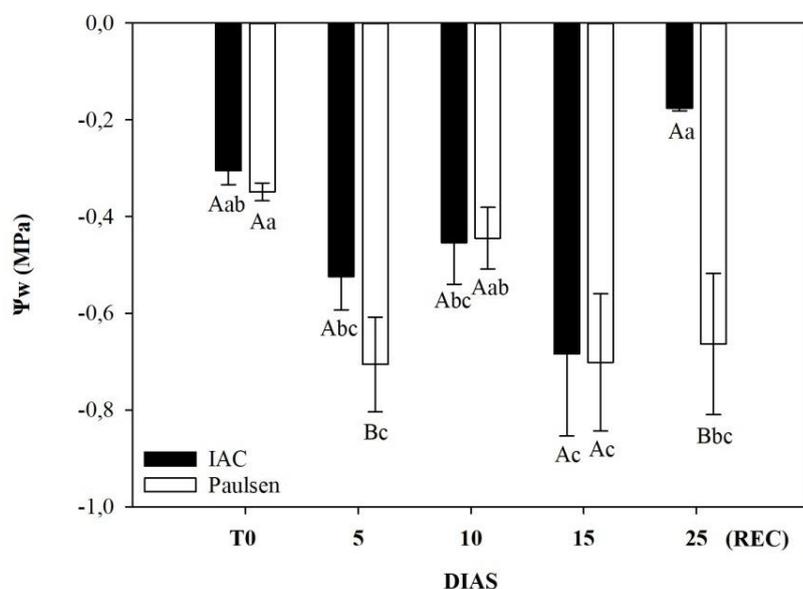


Figura 5. Potencial hídrico foliar de porta-enxertos de videira IAC 313 (barras pretas) e Paulsen 1103 (barras brancas) no início do experimento (controle – T0), com 5, 10 e 15 dias de exposição ao estresse salino (80 mM de NaCl) e 25 dias (recuperação) realizadas no horário da antemãhã (4h). As barras representam os valores médios ($n = 3$) \pm DP. Os valores seguidos por letras maiúsculas diferentes mostram diferenças estatísticas com 5% de probabilidade entre os porta-enxertos no mesmo tempo de tratamento com sal. Os valores seguidos por diferentes letras minúsculas mostram diferenças estatísticas com 5% de probabilidade entre o mesmo porta-enxerto em todos os tempos de tratamento com sal, de acordo com o teste de Tukey.

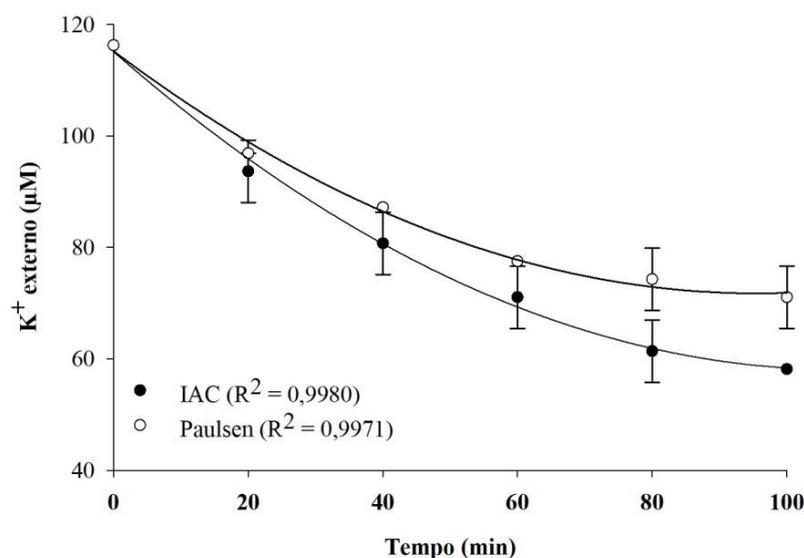


Figura 6. Redução da concentração do K⁺ no meio de incubação decorrentes da absorção pelas raízes de porta-enxertos de videira IAC 313 (símbolo fechado) e Paulsen 1103 (símbolo aberto) durante 100 minutos. Os símbolos representam os valores médios ($n = 3$) \pm DP.

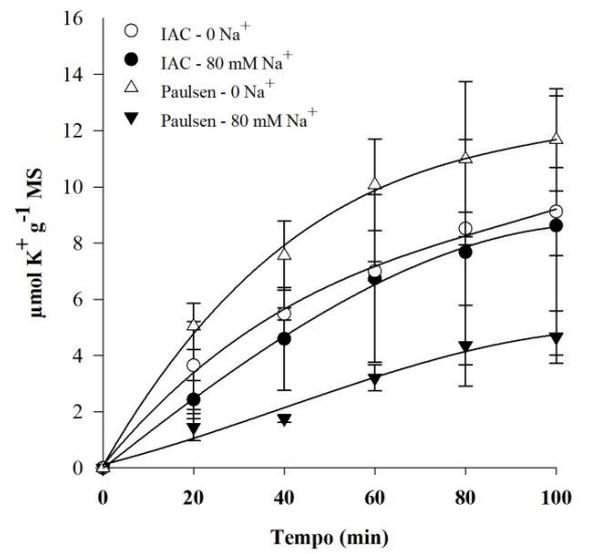
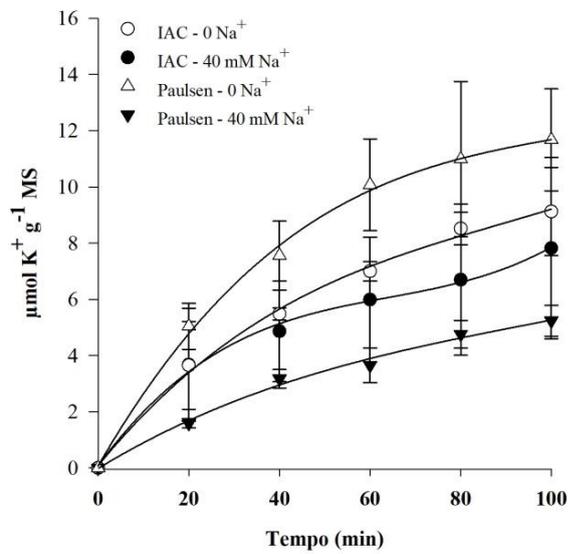


Figura 7. Efeito das concentrações de NaCl (40 e 80 mM) no infuxo líquido de K⁺ pelas raízes de porta-enxertos de videira IAC 313 (círculos) e Paulsen 1103 (triângulos) durante 100 minutos. Os símbolos representam os valores médios ($n = 3$) \pm DP.

MATERIAL SUPLEMENTAR

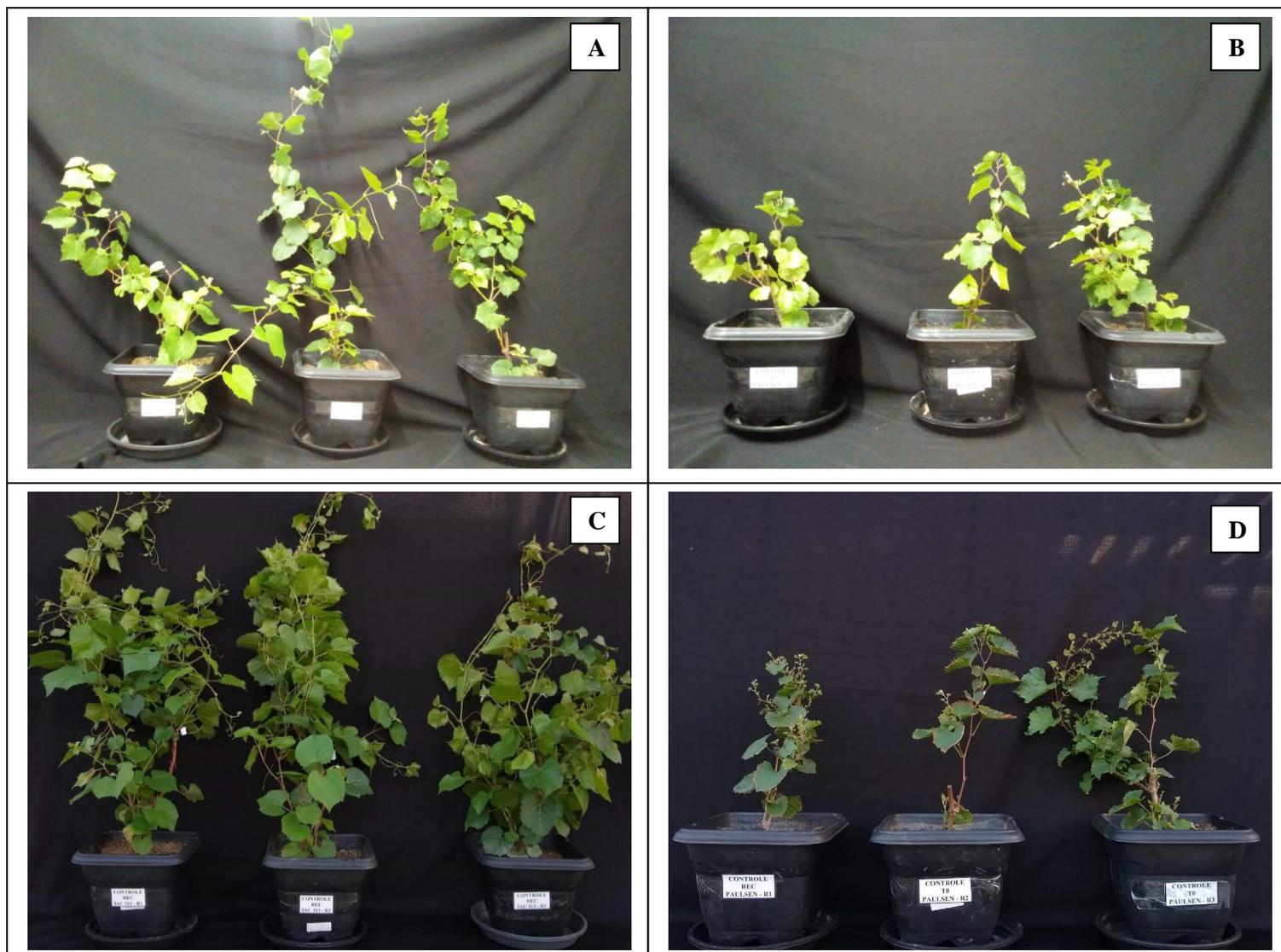


Figura 1S. Aspecto visual dos porta-enxertos de videira IAC 313 e Paulsen 1103 no início do experimento (controle – T0) (em A e B) e com 25 dias (recuperação) (em C e D).



Figura 2S. Sintoma de toxicidade em folhas do porta-enxertos Paulsen 1103 com 25 dias (recuperação).

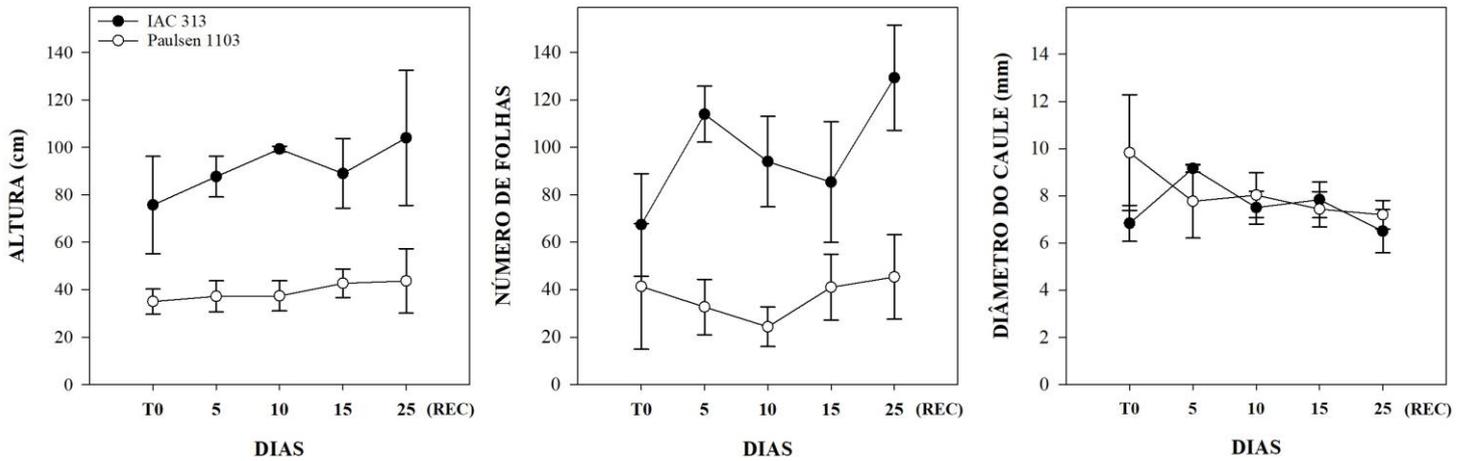


Figura 3S. Crescimento de porta-enxertos de videira IAC 313 (símbolos fechados) e Paulsen 1103 (símbolos abertos), no início do experimento (controle – T0), com 5, 10 e 15 dias de exposição ao estresse salino (80 mM de NaCl) e 25 dias (recuperação). Os símbolos representam os valores médios ($n = 3$) \pm DP.

CAPÍTULO III – DIFERENÇAS GENOTÍPICAS ENVOLVIDAS COM A HOMEOSTASE IÔNICA CONFERIDA PELA DISPONIBILIDADE DE K⁺ EM PORTA-ENXERTOS DE VIDEIRA (*Vitis vinifera* L.) SOB SALINIDADE

RESUMO

O aumento da salinidade nas terras agricultáveis é uma ameaça a produção vegetal em todo mundo, especialmente em regiões semiáridas. É comumente relatado que o acúmulo excessivo do Na⁺ interfere na homeostase do K⁺ especialmente em folhas, diminuindo o rendimento das culturas. Portanto, uma alternativa para manutenção da vitivinicultura nessas regiões seria aumento da oferta de K⁺ a fim de restringir os efeitos negativos da salinidade. Desta forma, o estudo teve como objetivo caracterizar diferenças genotípicas envolvidas na redução de danos iônicos, fotossintéticos e de crescimento em resposta a ao aumento da disponibilidade de K⁺ em porta-enxertos de videira sob salinidade. Dois porta-enxertos de videira (*Vitis vinifera* L.), das variedades IAC 313 e Paulsen, foram crescidos na ausência de salinidade (controle) e presença dos tratamentos salino com NaCl (40 mM) isolado e combinação de NaCl+KCl (40 mM + 40 mM). Os porta-enxertos apresentaram respostas distintas associados aos efeitos acumulativos do Cl⁻ decorrente da oferta externa do K⁺. No porta-enxerto IAC 313, a aumento do K⁺ atenuou o acúmulo de Na⁺, resultando em melhores valores na razão K⁺/Na⁺ especialmente em folhas, combinados a manutenção dos parâmetros fotossintéticos e fotoquímicos, enquanto que o Paulsen demonstrou falta de seletividade na absorção do K⁺ e do Na⁺ associados à presença do Cl⁻. Desta forma, o suprimento de K⁺ como alternativa para mitigar os efeitos do Na⁺ em porta-enxertos de videira está associado à afinidade diferencial na absorção K⁺ entre os porta-enxertos de videira, diferindo na tolerância a salinidade.

Palavras-chave: Estresse salino · Toxicidade iônica · Transporte de íons · Homeostase de K⁺ · Parametros fotoquímicos

ABSTRACT

The increase in salinity in agricultural land is a threat to crop production worldwide, especially in semiarid regions. It is commonly reported that excessive Na^+ accumulation interferes with K^+ homeostasis, especially in leaves, decreasing crop yields. Therefore, an alternative for maintaining viticulture in these regions would be to increase the supply of K^+ in order to limit the negative effects of salinity. Thus, the study aimed to characterize genotypic differences involved in the reduction of ionic, photosynthetic and growth damage in response to the increased availability of K^+ in grapevine rootstocks under salinity. Two grapevine rootstocks (*Vitis vinifera* L.), varieties IAC 313 and Paulsen, were grown in the absence of salinity (control) and the presence of saline treatments with NaCl (40 mM) alone and combination of NaCl + KCl (40 mM + 40 mM). The rootstocks presented different responses associated with the cumulative effects of Cl^- resulting from the external supply of K^+ . In the IAC 313 rootstock, the increase in K^+ attenuated the Na^+ accumulation, resulting in better values in the K^+/Na^+ ratio, especially in leaves, combined with the maintenance of photosynthetic and photochemical parameters, while Paulsen demonstrated a lack of selectivity in the absorption of K^+ and Na^+ associated with the presence of Cl^- . Thus, the supply of K^+ as an alternative to mitigate the effects of Na^+ in vine rootstocks is associated with the differential affinity in K^+ absorption between vine rootstocks, differing in tolerance to salinity.

Keywords: Saline stress · Ionic toxicity · Ion transport · K^+ homeostasis · Photochemical parameters

1. INTRODUÇÃO

A salinidade dos solos é uma dos fatores mais importantes que acometem de forma negativa a produção vegetal, limitando o crescimento, associados com o desbalanço nutricional e limitações da atividade fotossintética, como resultado de efeitos osmóticos e iônicos do estresse salino (ISAYENKOV; MAATHUIS, 2019). O aumento da salinização dos solos em áreas agrícolas representa uma séria preocupação para a sustentabilidade da produção vegetal, especialmente em regiões semiáridas, onde a baixa pluviosidade combinadas a altas demandas evaporativas favorece a o processo de salinização dos solos (HANIN, 2016). O excesso de sais na solução do solo aumenta a concentração de solutos afetando os potenciais osmótico/hídrico, além de intensificar o efeito tóxico de íons salino específicos, principalmente Na^+ e Cl^- (MUNNS; GUILLIAM, 2015).

O excesso de Na^+ nos solos afeta a absorção e processos metabólicos dependentes de K^+ , em decorrência da competição por mecanismos de absorção em células das raízes bem como por sítios de ligação em proteínas específicas (NIEVES-CORDONES et al., 2016). A absorção do K^+ pelas plantas ocorre através de dois sistemas específicos, denominados de alta e baixa afinidade. O sistema de baixa afinidade é responsável pela captação quando o teor de K^+ externo encontra-se elevado (faixa de mM), enquanto que o sistema de alta afinidade atua na absorção em concentrações de K^+ reduzidas (faixa de μmol) (LI et al., 2018). Já o influxo de Na^+ ocorre por meio dos canais de cátions não seletivos (NSCC) que são permeáveis tanto a cátions monovalentes como divalentes, ou pelos sistemas de alta afinidade na absorção de K^+ devido à similaridade do raio iônico entre Na^+ e K^+ (ASSAHA et al., 2017).

O K^+ é um dos macronutrientes essenciais no crescimento e desenvolvimento das plantas, sendo um dos cátions mais abundantes nos tecidos vegetais vivos, requerido em várias atividades metabólicas na célula vegetal, como a osmorregulação, ativação enzimática, síntese de proteínas, fotossíntese e homeostase de iônica (ZENG et al., 2018). Por outro lado, o Na^+ não é um nutriente essencial, embora já seja considerado como elemento benéfico para algumas espécies de plantas C_4 e halófitas (NIEVES-CORDONES et al., 2016). Assim, a manutenção de uma elevada razão K^+/Na^+ celular sob salinidade tem sido relatada como um mecanismo de tolerância ao sal (ZHANG et al., 2018). Além disso, o acúmulo de íons tóxicos como Na^+ e Cl^- reduz a capacidade fotossintética e a fluorescência da clorofila e a resposta desses parâmetros podem ser usados como ferramentas fisiológicas para avaliar a tolerância ao estresse salino (NAJAR et al., 2019). Já foi relatado que o aumento da concentração

externa de K^+ pode restringir a toxicidade do Na^+ sob condições salinas (RODRIGUES et al., 2013).

A vitivinicultura no Brasil tem ascendido nos últimos anos, com aumento do cultivo exclusivo de regiões temperadas a semiáridas, especialmente no vale do submédio do São Francisco, que é responsável por mais de 15% de toda produção nacional (CAMARGO et al., 2011; IBGE, 2017). Nestas regiões, as condições edafoclimáticas associadas a técnicas inadequadas de manejo do solo e irrigação com águas de baixa qualidade podem intensificar o processo de salinização (FERREIRA-SILVA et al., 2009). Além disso, nessas condições a correção da salinidade dos solos com práticas agrícolas convencionais de gessagem e lavagem do perfil do solo são consideradas de alto custo e apenas temporárias. Por outro lado, a identificação e uso de genótipos mais tolerantes ao estresse salino é considerado como uma solução mais sustentável/viável.

A videira é uma espécie agrícola cultivada na forma de plantas enxertadas, porém ainda não existem genótipos caracterizados para resistência a sal. Assim, a identificação de porta-enxertos resistentes com base em marcadores genéticos/fisiológicos envolvidos com processos metabólicos necessários a produção sob salinidade, como a fotossíntese e a homeostase iônica, pode contribuir com a viabilidade de cultivos em áreas salinizadas. Desta forma, o objetivo do estudo foi caracteriza diferenças genotípicas responsáveis pela resistência ao sal envolvendo seletividade K^+/Na^+ , fotossíntese e crescimento, com base em marcadores fisiológicos de eficiência desses processos em plantas de videira expostas a salinidade na ausência e presença de concentração elevada de K^+ no meio.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Material e tratamentos de plantas

As mudas de videira (*Vitis vinifera* L.), em fase de pré-enxertia, dos genótipos IAC 313 e Paulsen 1103, produzidas pelas normas certificadas para a produção de mudas, foram fornecidas por viveiro comercial (Petromudas LTDA). As mudas obtidas a partir de estacas (30 dias após plantio) foram aclimatadas em casa de vegetação do Programa de pós-graduação em Produção Vegetal – UFRPE/UAST, com temperaturas médias de 24°C/36°C (mín/máx), umidade relativa 45%, densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFFA) $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e fotoperíodo 12h, por 7 dias, irrigadas diariamente com água destilada e a cada dois dias

com solução nutritiva a ¼ da força iônica (Hoagland e Arnon, 1950). Em seguida, foram transferidas para cultivo em vasos de plástico de 5 L, contendo areia e vermiculita na proporção 1:1 (v/v) e seguiram nessas condições de cultivo por mais 7 dias para aclimatação, irrigadas diariamente com água destilada e a cada dois dias com solução nutritiva a força iônica total (Hoagland e Arnon, 1950).

Após esse período procedeu-se a diferenciação dos tratamentos onde as plantas controle foram submetidas à irrigação diária e aplicação de solução nutritiva a cada dois dias e as plantas para aplicação dos tratamentos tiveram NaCl 40 mM (proporção Na⁺:K⁺ 1:0) e a combinação NaCl 40 mM + KCl 40 mM (proporção Na⁺:K⁺ 1:1) acrescidas à solução nutritiva, respectivamente. O experimento teve duração de 12 dias, até as plantas apresentarem sintomas visuais toxicidade, totalizando seis aplicações dos tratamentos.

Ao final do experimento, as plantas foram coletadas, separadas em diferentes partes (folhas, caules e raízes) onde parte das folhas foi pesada e imediatamente imersas em nitrogênio líquido e armazenadas em ultra-freezer (-80 °C) para análises posteriores. As demais foram secas juntamente com caules e raízes em estufa com circulação de ar (55 °C por 72h), para determinações do teor de matéria seca e conteúdo iônico.

2.2 Medições de trocas gasosas e parâmetros fotoquímicos

As trocas gasosas foram medidas usando um sistema analisador de gás a infravermelho (IRGA, modelo LI6400XT, LI-COR, EUA). As medições da assimilação líquida de CO₂ (P_N), condutância estomática (g_s), e transpiração (E) foram determinadas em resposta à densidade do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFF) e pressão parcial de CO₂ (C_i). As análises foram realizadas nas folhas localizadas no terço médio superior das plantas, no período da manhã, ao final do período experimental (12 dias). Os parâmetros internos na câmara do IRGA foram a DFFFA fixada a 1500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, o CO₂ foi fixado em 380 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e a temperatura em 28 °C.

Os parâmetros de fluorescência foram mensurados na superfície da folha das plantas usando o método de pulso de saturação através de um fluorímetro de luz portátil MINI-PAM II (Heinz Walz, Alemanha). O rendimento quântico efetivo do fotossistema II PSII Y(II), taxa relativa de transporte de elétrons (ETR), quenching fotoquímico (qP) e quenching não fotoquímico (NPQ), foram estimados pelas seguintes $F/F_m' \times DFFF \times 0,5 \times \Delta F/F_m' = (F_m' -$

F_s'/F_m' , $ETR = \Delta$ relações $F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$, 0,84, $qP = (F_m' - F_s)/(F_m' - F_o')$, $NPQ = (F_m - F_m')/F_m'$.

2.3 Conteúdo de clorofilas a, b e totais e carotenóides

Foram pesadas 200 mg de matéria fresca (MF) das folhas de cada planta, cortadas em pequenos fragmentos e solubilizados em tubos de ensaio contendo 5 ml de acetona a 80%. Os tubos foram armazenados fora da luz em ambiente refrigerado e seu volume foi completado sempre que necessário. As medidas dos teores de clorofila (Chl) e carotenóides foram realizadas por leituras diretas em espectrofotômetro nos comprimentos de onda de 470, 645, 652 e 663 nm, de acordo com os métodos de Arnon (1949) e Wellburn (1994) e foram estimadas através das seguintes equações: $Chl_a = [(12.7 \times A_{663} - 2.69 \times A_{645}) / (1000 \times W)] \times V$, $Chl_b = [(22.9 \times A_{645} - 4.68 \times A_{663}) / (1000 \times W)] \times V$, $Chl_{totais} = (Chl_a + Chl_b)$ e $Carotenóides = [((1000 \times A_{470}) - (1.9 \times Chl_a) - (63.14 \times Chl_b)) / 214]$; onde A é a absorbância, V o volume final do extrato (5 mL), e W o peso em gramas do tecido vegetal ($\cong 0,2$ g). Os resultados foram estimados em $mg\ g^{-1}$ MF.

2.4 Teores de sódio (Na^+), potássio (K^+) e cloreto (Cl^-) e taxa de acumulação de Na^+ e Cl^-

Os teores de Na^+ e K^+ foram determinados por fotometria de chama e o teor de Cl^- por titulação. Após secagem em estufa, os tecidos de folhas, caules e raízes foram triturados em moinho de facas do tipo Willey para obtenção das farinhas. Em seguida, amostras (200 mg) de farinhas dos tecidos foram submetidas a extração por incubação em tubos de ensaio com tampas rosqueadas, contendo 25 ml de água ultra-pura, e fervidos em banho maria a 100 °C por 1 h. Os extratos foram filtrados e coletados 20 ml para a titulação do cloreto com nitrato de prata ($AgNO_3$ 28 mM), utilizando o cromato de potássio (K_2CrO_4 5%) (p/v) como indicador; e para as determinações de sódio e potássio em fotômetro de chama (Micronal, Mod. B462) com base em curva padrão (0 a 1000 μM) de NaCl e KCl. Os resultados foram expressos em $\mu mol\ g^{-1}$ MS.

A taxa de acumulação de Na^+ e Cl^- foi calculada com base dos teores destes íons encontrados em folhas, caules e raízes, para os tratamentos salinos comparados aos seus respectivos controles durante o período experimental: $TAC_{Na/Cl} = (M_f - M_i) / t_f$. Onde a TAC

é a taxa de acúmulo iônico para Na^+ ou Cl^- , M_f e M_i são os teores iônicos final (tratamento) e inicial (controle) e t_f é o período experimental de 12 dias, expresso em $\mu\text{mol g}^{-1} \text{MS dia}^{-1}$.

2.5 Delineamento experimental e análise estatística

O experimento foi realizado em delineamento inteiramente casualizado, em fatorial 3 x 2, com três tratamentos: controle, NaCl e NaCl+KCl e dois porta-enxertos de videira (IAC 313 e Paulsen 1103), com três repetições por tratamento. Cada réplica foi representada por um vaso contendo um porta-enxerto. Os dados foram analisados pela análise de variância (ANOVA), e as médias foram comparadas pelo teste de Tukey no nível de significância de 0,05.

3. RESULTADOS

3.1 Sintoma de toxicidade foliar, acúmulo de matéria seca, partição de íons e homeostase iônica

Esse estudo teve o objetivo de avaliar se a oferta externa de K^+ na mesma proporção atenuaria os efeitos do Na^+ em porta-enxertos de videira, usando o KCl e NaCl com fonte desses íons, respectivamente. O teor de K^+ nas plantas controle não apresentou diferença em folhas, caules e raízes (Figura 1). Nos tratamentos com a combinação do NaCl+KCl, os valores do K^+ em folhas dobraram em ambas as variedades, cerca de 2,10 vezes no IAC e 2,67 vezes no Paulsen, mostrando que o aumento na disponibilidade do K^+ na mesma proporção do Na^+ induziu um aumento proporcional no teor de K^+ , especialmente no Paulsen, porém, esse aumento não reduziu o influxo de Na^+ em folhas nesta variedade, que aumentou cerca de 10 vezes o teor de Na^+ quando comparado ao controle e 2 vezes quando comparado ao tratamento apenas com NaCl 40 mM.

Essa diferença na redução do influxo de Na^+ entre os porta-enxertos pode estar relacionados à afinidade do IAC por K^+ em condições salinas, conforme exposto no capítulo II, associados ao mecanismo de exclusão/retenção de Na^+ em caules que esta variedade dispõe, indicando maior tolerância. Os resultados do teor de Cl^- nos tecidos em folhas seguiram a mesma tendência do acúmulo de Na^+ (Figura 2). O porta-enxerto Paulsen no tratamento NaCl+KCl apresentou um acúmulo 2 vezes maior de Cl^- em folhas quando

comparado ao tratamento com NaCl 40 mM, enquanto que neste tratamento o teor de Cl^- aumentou cerca de 5 vezes quando comparado ao controle.

Conforme exposto, o Paulsen mesmo com o aumento na oferta de K^+ , não diminuiu o acúmulo de Na^+ nos tecidos e, portanto, diminuiu a relação K^+/Na^+ especialmente em folhas (Tabela 1). O IAC apresentou melhor relação K^+/Na^+ em folhas, cerca de 3 vezes maior que o Paulsen no tratamento NaCl+KCl, onde houve um aumento da oferta externa de K^+ . Já em caules e raízes da variedade IAC, esta relação diminuiu cerca de 7 vezes quando comparado a folhas, decorrentes do maior acúmulo de Na^+ em tecidos de caules e raízes deste porta-enxerto. Ao correlacionar com as taxas de acúmulo de Na^+ e Cl^- , o porta-enxerto Paulsen apresentou um acúmulo de Na^+ quase 2 vezes maior no tratamento com a combinação NaCl+KCl quando comparados com o tratamento apenas com NaCl 40 mM (Tabela 2). Já no porta-enxerto IAC, foi possível evidenciar no tratamento com a combinação do NaCl+KCl uma redução na taxa de acúmulo de Na^+ em folhas de quase 10 vezes, evidenciando que o aumento no teor de K^+ atenuou o acúmulo de Na^+ nesta variedade.

Com relação ao acúmulo de Cl^- em folhas, a taxa de acúmulo dobrou no Paulsen quando comparado apenas ao tratamento com NaCl. Isto pode ter ocorrido em resposta à combinação das fontes do K^+ e Na^+ apresentarem associação com o cloreto Cl^- . Neste estudo, os sintomas de queima foliar foram observados no porta-enxerto Paulsen com 12 dias de aplicação dos tratamentos, sendo mais expressivo na combinação NaCl+KCl, enquanto que o IAC não apresentou sintomas (Figura 3), confirmando o acúmulo de Na^+ combinados aos efeitos aditivos de Cl^- em folhas, conforme exposto anteriormente.

Com base no teor de matéria seca, o porta-enxerto Paulsen no tratamento com a combinação NaCl+KCl apresentou maiores reduções na matéria seca de folhas, reduzindo cerca de 2 vezes quando comparado ao seu respectivo controle, enquanto que para o IAC não foram encontradas diferenças significativas entre os porta-enxertos após 12 dias de aplicação dos tratamentos (Tabela 3), estando associado ao acúmulo de Cl^- em tecidos de folhas.

3.2 Respostas das trocas gasosas, parâmetros de fluorescência e conteúdo de clorofila e carotenóides

Com relação às mensurações de trocas gasosas, a assimilação líquida de CO_2 nas duas variedades após 12 dias de aplicação do NaCl 40 mM não apresentaram diferença

significativa quando comparados ao controle (Figura 4). O porta-enxerto IAC não apresentou diferença na fotossíntese líquida nos tratamentos com NaCl 40 mM e na combinação NaCl+KCl, mesmo apresentando uma redução na relação K^+/Na^+ no tratamento apenas com NaCl 40 mM (Tabela 2).

Já o porta-enxerto Paulsen na combinação NaCl+KCl apresentou uma redução cerca de 66% na assimilação de CO_2 quando comparado ao controle e 54% quando comparado ao tratamento apenas com NaCl 40 mM. Diferentemente do IAC, esses resultados confirmam que o decréscimo nos parâmetros fotossintéticos no porta-enxerto Paulsen nos tratamentos do NaCl+KCl é decorrente do acúmulo de Na^+ e especialmente o Cl^- em folhas (Figura 2) resultante da combinação. As taxas de transpiração e condutância estomática apresentaram o mesmo padrão de resposta da assimilação líquida de CO_2 .

Os parâmetros fotoquímicos foram avaliados com base no rendimento quântico aparente de fotossistema II PSII (YII), taxa de transporte de elétrons (ETR), quenchings fotoquímico (qP) e não fotoquímico (NPQ). Nos tratamentos controle, não foram observadas diferenças na eficiência fotoquímica do PSII (YII) entre as variedades, estando ambas em torno de 0,79 (Figura 5), apresentando respostas distintas quando expostas aos tratamentos com sal. No tratamento apenas com NaCl, não houve uma variação significativa em ambas variedades. No entanto, no tratamento com a combinação do NaCl+KCl, o YII apresentou uma redução significativa, com efeito mais acentuado no porta-enxerto Paulsen, atingiu um valor de 0,581 enquanto que o IAC manteve-se semelhante ao controle. Na ausência do sal, o porta-enxerto Paulsen apresenta maiores valores de ETR, apresentando uma redução em torno de 30% no tratamento com NaCl 40 mM e cerca de 70% no tratamento da combinação NaCl+KCl, saturando em torno 250 μ mol de fótons.

Com relação ao quenchings fotoquímico (qP) e não fotoquímico (NPQ), é possível observar uma leve diminuição do qP nos tratamentos salinos quando comparados ao controle, indicando que mesmo com aplicação dos tratamentos o porta-enxerto IAC manteve os centros de reações abertos. Relacionados a isto, é possível observar um leve aumento no quenching não fotoquímico (NPQ) no IAC nos tratamentos salinos em relação ao controle. O Paulsen na ausência do sal apresentou qP superior, igualmente a eficiência do PSII e da ETR, diminuindo no tratamento apenas com NaCl. Já no tratamento com a combinação do NaCl+KCl, o Paulsen reduziu o qP em quase 50% quando comparado ao controle, indicando que os centros de reações foram fechados em resposta a algum desequilíbrio nos centros de reações.

Igualmente ao qP, o NPQ no tratamento com a combinação do NaCl+KCl reduziu drasticamente a dissipação em forma de calor, saturando antes dos 500 μmol de fótons.

Mesmo com respostas distintas entre os genótipos nos parâmetros fotoquímicos, não foram observadas diferenças significativas com relação aos teores de clorofila e carotenóides (Tabela 4). Mesmo apresentando sintomas visíveis de toxicidade em resposta ao excesso de Cl^- não foi possível detectar alterações significativas nos conteúdos de clorofila e carotenóides.

4. DISCUSSÃO

Diferentemente do Paulsen, no IAC foi possível observar que o aumento da oferta externa de K^+ reduziu o influxo de Na^+ nos tecidos (Figura 2). Em folhas, o IAC no tratamento com a combinação do NaCl+KCl apresentou uma redução de 1,64 vezes no acúmulo de Na^+ quando comparado ao tratamento apenas com NaCl 40 mM, mostrando que o aumento da oferta do K^+ externo reduziu o acúmulo de Na^+ nesta variedade. Já foi relatado que a aplicação de K^+ pode reduzir a absorção de Na^+ e dessa forma, aliviar os efeitos nocivos do estresse salino (WAKEEL, 2013). Estudos realizados com pinhão manso e com morango mostraram que um aumento na disponibilidade do K^+ em condições salinas diminuiu os teores de Na^+ (RODRIGUES et al., 2012; KHAYYAT et al., 2009).

A capacidade de regular a captação e transporte do Na^+ , bem como a manutenção do K^+ sob salinidade são uma das características envolvidas na tolerância ao sal (SHABALA; POTTOSIN, 2014). Foi demonstrado que proteínas do tipo SOS1 desempenham um papel crucial na regulação do transporte de Na^+ para a parte aérea, secretando o Na^+ na seiva do xilema (ZHU et al., 2016; ADEM et al., 2014). Quando comparado ao Paulsen, o IAC apresentou um maior acúmulo de Cl^- em tecidos de caules e raízes quando comparados a folha nos tratamentos NaCl 40 mM e na combinação NaCl+KCl, confirmando retenção de íons tóxicos nestes órgãos impedindo o transporte a parte aérea. Em videiras, já foi relatado que o antiporter vacuolar do tipo NHX (VnNHX1) está envolvido na regulação do transporte de Na^+ e tolerância à salinidade (SALEH; ALSHEHADA, 2018; AYADI et al., 2019). Enquanto ao Cl^- , existem vários genes candidatos envolvidos na regulação do transporte em videiras, através do carregamento do Cl^- do simplasto estelar das raízes para o apoplasto do xilema, via indução do ácido abscísico (ABA), impedindo o transporte para folhas (GONG et al., 2011; ABBASPOUR et al., 2014).

O IAC apresentou melhor relação K^+/Na^+ em folhas decorrentes do maior acúmulo de Na^+ em tecidos de caules e raízes deste porta-enxerto. Um dos mecanismos de tolerância a salinidade está envolvido na regulação transporte do K^+ e o Na^+ , envolvendo um acúmulo seletivo de K^+ e uma exclusão do Na^+ , mantendo assim, uma relação K^+/Na^+ favorável, especialmente em folhas (ASSAHA et al., 2017). A manutenção da razão K^+/Na^+ é um indicativo de tolerância bem relatado em glicófitas (MUNNS; TESTER, 2008; SHABALA, 2013).

A combinação com o Cl^- também pode ter contribuído para o aumento no influxo de Na^+ no tratamento com a combinação, uma vez que o teor de Na^+ dobrou quando comparado ao tratamento apenas com NaCl. Sabe-se que o influxo de Na^+ nas plantas ocorrem via sistemas de baixa afinidade de captação de cátions através dos canais de cátions não seletivos (NSCCs) ou por meio dos sistemas de alta afinidade na captação de K^+ pela competição devido à similaridade do raio iônico desses dois cátions (TESTER; DAVEMPORT 2003; ZHU, 2003). Dessa forma, pode se inferir que o acúmulo de Cl^- foi maior em folhas do porta-enxerto Paulsen uma vez que o Cl^- estava associado aos cátions Na^+ e K^+ , indicando a falta de seletividade deste genótipo na absorção de cátions monovalentes, diferentemente do IAC. A toxicidade por Cl^- é bastante relatada em lenhosas perenes, inclusive em videiras, onde alterações fisiológicas sob salinidade são decorrentes da sensibilidade ao acúmulo de Cl^- nas folhas e não do Na^+ (LI et al., 2017).

Sintomas de toxixidade foliar foram observados no porta-enxerto Paulsen quando comparado ao IAC. Um diagnóstico importante na avaliação do estado nutricional das plantas são os sintomas visuais que podem ser expressos na folhas. A diagnose visual trata-se de um meio simples e necessário que fornece informações sobre a deficiência ou excesso conforme os sintomas específicos a cada nutriente (MALAVOLTA et al., 2006). Os sintomas de toxicidade (ressecamento e necrose) foliar são comumente descritos como um dos efeitos negativos da salinidade em plantas, inclusive em videiras (SOHRABI et al., 2017). O porta-enxerto Paulsen também apresentou menor teor de matéria seca e em videiras já foi relatado que o acúmulo de Na^+ e em maior extensão do Cl^- , resultou em reduções do crescimento, biomassa e produção de frutos (WALKER et al., 2004; 2010).

O aumento do influxo de Na^+ em tecidos foliares ocasiona decréscimos nos parâmetros fotossintéticos uma vez que reduzi a relação K^+/Na^+ (SHABALLA; POTOSSIN, 2014). Porém, estudos realizados com videira relatam que o acúmulo do Cl^- em folhas é mais danoso que o Na^+ , ocasionado maiores reduções na fotossíntese (FISARAKIS et al., 2001).

Dessa forma, a resposta similar na fotossíntese do IAC nos tratamentos com NaCl 40 mM e na combinação NaCl+KCl pode estar atribuída ao menor teor de Cl^- em folhas (Figura 1).

Ao correlacionar os parâmetros fotoquímicos com acúmulo iônico, podemos afirmar que o tratamento da combinação NaCl+KCl causaram maiores danos no porta-enxerto Paulsen em decorrência do excesso de Cl^- , ocasionando uma diminuição significativa na cadeia de transporte de elétrons nas membranas dos tilacóides associados a danos nos receptores de elétrons do (YII) (CHAGAS et al., 2008; FOYER; NOCTOR, 2000). Mesmo não apresentando diferença, o aumento do NPQ no IAC nos tratamentos com sal pode estar associado a mecanismos de proteção a fim de dissipar o excesso de energia não utilizada nas reações fotoquímicas evitando a fotoinibição (ROHÁCEK, 2002), mantendo assim o qP. O Paulsen reduziu o qP em quase 50% quando comparado ao controle e o NPQ saturou antes dos 500 μmol de fótons. O NPQ é usado como indicativo do excesso de dissipação de energia luminosa na forma de calor nos complexos antenas do PSII (NAJAR et al., 2019). Dessa forma, essa redução indica que porção de energia luminosa não estava sendo absorvida em decorrência de equilíbrio no complexo antena.

Com relação aos conteúdos de clorofila e carotenóides, é comumente relatado que o estresse salino altera os conteúdos de clorofila em resposta ao efeito oxidativo, em decorrência do efeito iônicos, degradando a clorofila original seguidos da senescência (NEGRÃO, et al., 2017). Porém, sabe-se que as plantas sob salinidade são afetadas primariamente pelo efeito osmótico decorrente do excesso de sais na solução do solo restringindo a absorção (MUNNS; GILLIHAM, 2015). Portanto, é possível inferir que devido ao curto tempo de exposição aos tratamentos (12 dias) entre as variedades em resposta aos efeitos osmóticos, uma vez que o dano oxidativo acontece em resposta secundária ao efeito gradativo do estresse iônico.

5. CONCLUSÃO

Neste estudo, os porta-enxertos IAC e Paulsen apresentaram respostas distintas em relação à oferta do K^+ proporcionalmente igual ao Na^+ , combinados aos efeitos aditivos do Cl^- . Não houve redução do Paulsen, a oferta externa de K^+ não reduziu o acúmulo de Na^+ nos tecidos de folhas no tratamento NaCl+KCl. O ânion Cl^- afetou o porta-enxerto Paulsen, que apresentou um maior acúmulo em folhas tanto do Cl^- quanto do Na^+ , reduzindo assim, os parâmetros fotoquímicos e fotossintéticos. Já no IAC, foi possível observar que a oferta

externa de K^+ proporcionalmente ao Na^+ mesmo no curto tempo, atenuou os teores de Na^+ nos tecidos e associados a uma maior afinidade na absorção de K^+ , combinados aos mecanismos de exclusão/compartimentalização que este porta-enxerto dispõe, com base nos teores de Na^+ e especialmente o Cl^- em tecidos de caules e raízes no tratamento $NaCl+KCl$, impedindo o transporte desses íons para as folhas e assim, favorecendo uma melhor homeostase iônica e razão K^+/Na^+ em folhas. Os resultados demonstram que o porta-enxerto IAC dispõe de mecanismos que regulam o transporte iônico e uma maior afinidade na absorção de K^+ em condições salinas, assegurando uma melhor homeostase e contribuindo para manutenção tanto dos parâmetros fotoquímicos quanto os de trocas gasosas, indicando uma maior tolerância deste porta-enxerto quando comparado ao Paulsen sob salinidade.

REFERÊNCIAS

- ABBASPOUR, Nasser; KAISER, Brent; TYERMAN, Steve. Root apoplastic transport and water relations cannot account for differences in Cl^- transport and Cl^-/NO_3^- interactions of two grapevine rootstocks differing in salt tolerance. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 36, n. 3, p. 687-698, 2014.
- ADEM, Getnet Dino et al. Evaluating contribution of ionic, osmotic and oxidative stress components towards salinity tolerance in barley. **BMC plant biology**, v. 14, n. 1, p. 113, 2014.
- ARNON, Daniel I. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. **Plant physiology**, v. 24, n. 1, p. 1, 1949.
- ASSAHA, Dekoum VM et al. The role of Na^+ and K^+ transporters in salt stress adaptation in glycophytes. **Frontiers in physiology**, v. 8, p. 509, 2017.
- AYADI, Mariem et al. Genome Wide Identification, Molecular Characterization, and Gene Expression Analyses of Grapevine NHX Antiporters Suggest Their Involvement in Growth, Ripening, Seed Dormancy, and Stress Response. **Biochemical genetics**, p. 1-27, 2019.
- CAMARGO, Umberto Almeida; TONIETTO, Jorge; HOFFMANN, Alexandre. Progressos na viticultura brasileira. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 33, n. SPE1, p. 144-149, 2011.
- CHAGAS, Roberta M. et al. 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, n. 3, p. 181-188, 2008.
- FERREIRA-SILVA, Sergio Luiz et al. Influence of rootstocks on the resistance of cashew plantlets to salt stress. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 44, n. 4, p. 361-367, 2009.
- FISARAKIS, I.; CHARTZOULAKIS, K.; STAVRAKAS, D. Response of Sultana vines (*V. vinifera* L.) on six rootstocks to $NaCl$ salinity exposure and recovery. **Agricultural water management**, v. 51, n. 1, p. 13-27, 2001.

FOYER, Christine H.; NOCTOR, Graham. Tansley Review No. 112 Oxygen processing in photosynthesis: regulation and signalling. **The New Phytologist**, v. 146, n. 3, p. 359-388, 2000.

GONG, Haijun et al. Contrast in chloride exclusion between two grapevine genotypes and its variation in their hybrid progeny. **Journal of experimental botany**, v. 62, n. 3, p. 989-999, 2011.

HANIN, Moez et al. New insights on plant salt tolerance mechanisms and their potential use for breeding. **Frontiers in plant science**, v. 7, p. 1787, 2016.

IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (2017). *Censo Agropecuário 2017 – Resultados preliminares*. Disponível em: <https://biblioteca.ibge.gov.br/visualizacao/periodicos/3093/agro_2017_resultados .>. Acesso em: 28 de novembro de 2019.

ISAYENKOV, Stanislav V.; MAATHUIS, Frans JM. Plant salinity stress: Many unanswered questions remain. **Frontiers in plant science**, v. 10, 2019.

KHAYYAT, M. et al. Effects of NaCl and supplementary potassium on gas exchange, ionic content, and growth of salt-stressed strawberry plants. **Journal of plant nutrition**, v. 32, n. 6, p. 907-918, 2009.

LI, Bo; TESTER, Mark; GILLIHAM, Matthew. Chloride on the move. **Trends in plant science**, v. 22, n. 3, p. 236-248, 2017.

LI, Weihong et al. Plant HAK/KUP/KT K⁺ transporters: function and regulation. In: **Seminars in cell & developmental biology**. Academic Press, 2018. p. 133-141.

MALAVOLTA, Eurípedes. **Manual de nutrição mineral de plantas**. Agronômica Ceres, 2006.

MUNNS, Rana; GILLIHAM, Matthew. Salinity tolerance of crops—what is the cost?. **New phytologist**, v. 208, n. 3, p. 668-673, 2015.

MUNNS, Rana; TESTER, Mark. Mechanisms of salinity tolerance. **Annu. Rev. Plant Biol.**, v. 59, p. 651-681, 2008.

NAJAR, Rim et al. Effect of salt stress on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in *Medicago truncatula*. **Plant Biosystems—An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology**, v. 153, n. 1, p. 88-97, 2019.

NEGRÃO, Sônia; SCHMÖCKEL, S. M.; TESTER, M. Evaluating physiological responses of plants to salinity stress. **Annals of botany**, v. 119, n. 1, p. 1-11, 2017.

NIEVES-CORDONES, Manuel et al. Comparison between *Arabidopsis* and rice for main pathways of K⁺ and Na⁺ uptake by roots. **Frontiers in Plant Science**, v. 7, p. 992, 2016.

RODRIGUES, Cicera Raquel Fernandes et al. High K⁺ supply avoids Na⁺ toxicity and improves photosynthesis by allowing favorable K⁺: Na⁺ ratios through the inhibition of Na⁺ uptake and transport to the shoots of *Jatropha curcas* plants. **Journal of Plant Nutrition and Soil Science**, v. 176, n. 2, p. 157-164, 2013.

RODRIGUES, Cicera Raquel Fernandes et al. Potassium transport and partitioning alleviates toxic effects of sodium on young physic nut plants. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 36, n. 1, p. 223-232, 2012.

ROHÁČEK, Karel. Chlorophyll fluorescence parameters: the definitions, photosynthetic meaning, and mutual relationships. **Photosynthetica**, v. 40, n. 1, p. 13-29, 2002.

- SALEH, B.; ALSHEHADA, E. Gene Expression Profiling in Halwani and Baladi Grapevine (*Vitis vinifera* L.) Cultivars under Saline Conditions. **J Plant Biochem Physiol**, v. 6, n. 222, p. 2, 2018.
- SHABALA, Sergey. Learning from halophytes: physiological basis and strategies to improve abiotic stress tolerance in crops. **Annals of botany**, v. 112, n. 7, p. 1209-1221, 2013.
- SHABALA, Sergey; POTTOSIN, Igor. Regulation of potassium transport in plants under hostile conditions: implications for abiotic and biotic stress tolerance. **Physiologia plantarum**, v. 151, n. 3, p. 257-279, 2014.
- SOHRABI, Saber et al. Enhanced values of various physiological traits and VvNAC1 gene expression showing better salinity stress tolerance in some grapevine cultivars as well as rootstocks. **Scientia horticulturae**, v. 225, p. 317-326, 2017.
- TESTER, Mark; DAVENPORT, Romola. Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in higher plants. **Annals of botany**, v. 91, n. 5, p. 503-527, 2003.
- WAKEEL, Abdul. Potassium–sodium interactions in soil and plant under saline-sodic conditions. **Journal of Plant Nutrition and Soil Science**, v. 176, n. 3, p. 344-354, 2013.
- WALKER, ROB R. et al. Rootstock effects on salt tolerance of irrigated field-grown grapevines (*Vitis vinifera* L. cv. Sultana) 2. Ion concentrations in leaves and juice. **Australian Journal of Grape and Wine Research**, v. 10, n. 2, p. 90-99, 2004.
- WALKER, Rob R.; BLACKMORE, Deidre H.; CLINGELEFFER, Peter R. Impact of rootstock on yield and ion concentrations in petioles, juice and wine of Shiraz and Chardonnay in different viticultural environments with different irrigation water salinity. **Australian Journal of Grape and Wine Research**, v. 16, n. 1, p. 243-257, 2010.
- WELLBURN, A. R. The Spectral Determination of Chlorophylls a and b, as well as Total Carotenoids, Using Various Solvents with Spectrophotometers of Different Resolution. **Journal of Plant Physiology**, v. 144, n. 3, p. 307–313, 1994
- ZENG, Jianbin et al. Root and leaf metabolite profiles analysis reveals the adaptive strategies to low potassium stress in barley. **BMC plant biology**, v. 18, n. 1, p. 187, 2018.
- ZHANG, Haiwen et al. Foxtail millet SiHAK1 excites extreme high-affinity K⁺ uptake to maintain K⁺ homeostasis under low K⁺ or salt stress. **Plant cell reports**, v. 37, n. 11, p. 1533-1546, 2018.
- ZHU, J. K. Regulation of ion homeostasis under salt stress. **Current opinion in plant biology**, v. 6, n. 5, p. 441-445, 2003.
- ZHU, Kaikai et al. Evolution of an intron-poor cluster of the CIPK gene family and expression in response to drought stress in soybean. **Scientific reports**, v. 6, n. 1, p. 1-12, 2016.

TABELAS

Tabela 1. Relação K^+/Na^+ em tecidos de folhas, caules e raízes de porta-enxertos de videira IAC 313 e Paulsen 1103 nos tratamentos controle, NaCl 40 mM e NaCl+KCl durante 12 dias.

Porta-enxertos	Tratamento	Relação K^+/Na^+		
		Folha	Caule	Raiz
IAC 313	Controle	12,98 Aa	8,13 Aa	8,63 Aa
	NaCl	5,93 Bb	0,72 Cb	0,97 Bb
	NaCl+KCl	9,88 Aa	1,37 Bb	1,46 Bb
Paulsen 1103	Controle	12,82 Aa	3,88 Ba	7,55 Aa
	NaCl	4,60 Bb	0,63 Cb	1,11 Bb
	NaCl+KCl	3,40 Bb	1,32 Bb	1,54 Bb

As médias ($n = 3$) dentro de cada coluna seguidas pela mesma letra maiúscula (compara os dois porta-enxertos em cada tratamento) e pela mesma letra minúscula (compara o mesmo porta-enxerto em todos os tratamentos) não diferem de acordo com o teste de Tukey ($p \leq 0,05$).

Tabela 2. Taxa de acumulação de Na^+ e Cl^- em tecidos de folhas, caules e raízes de porta-enxertos de videira IAC 313 e Paulsen 1103 submetidos aos tratamentos com NaCl 40 mM e NaCl+KCl, relativa aos controle, durante 12 dias.

Porta-enxertos	Tratamentos	$(\mu\text{mol g}^{-1} \text{MS dia}^{-1})$					
		Na^+			Cl^-		
		Folha	Caule	Raiz	Folha	Caule	Raiz
IAC 313	NaCl	13,77 Aa	21,91 Aa	39,93 Aa	16,20 Bb	11,92 Aa	48,37 Ab
	NaCl+KCl	1,72 Bb	15,35 Aa	32,72 Aa	33,95 Ba	15,43 Aa	43,56 Bb
Paulsen	NaCl	11,09 Ab	16,70 Aa	39,02 Aa	32,39 Ab	4,43 Bb	40,18 Bb
	NaCl+KCl	25,16 Aa	13,00 Aa	31,22 Aa	79,15 Aa	2,90 Bb	53,88 Aa

As médias ($n = 3$) dentro de cada coluna seguidas pela mesma letra maiúscula (compara os dois porta-enxertos em cada tratamento) e pela mesma letra minúscula (compara o mesmo porta-enxerto em todos os tratamentos) não diferem de acordo com o teste de Tukey ($p \leq 0,05$).

Tabela 3. Conteúdo de matéria seca em folhas (MSF), caules (MSC), raízes (MSR) e razão parte aérea/raiz (Pa/R) de porta-enxertos de videira IAC 313 e Paulsen 1103 nos tratamentos controle, NaCl 40 mM e NaCl+KCl durante 12 dias.

		MATÉRIA SECA			
Porta-enxertos	Tratamentos	(g planta ⁻¹)			
		MSF	MSC	MSR	Pa/R
IAC 313	Controle	5,98 Aa	8,63 Aa	3,29 Aa	4,61 Aa
	NaCl	4,46 Aa	6,80 Ba	1,69 Bb	6,86 Aa
	NaCl+KCl	4,33 Aa	7,11 Aa	2,56 Aab	4,52 Aa
Paulsen 1103	Controle	5,33 Aa	7,76 Aa	3,30 Aa	4,09 Aa
	NaCl	6,62 Aa	8,88 Aa	3,72 Aa	4,19 Aa
	NaCl+KCl	2,57 Bb	8,87 Aa	3,13 Aa	3,70 Aa

As médias (n = 3) dentro de cada coluna seguidas pela mesma letra maiúscula (compara os dois porta-enxertos em cada tratamento) e pela mesma letra minúscula (compara o mesmo porta-enxerto em todos os tratamentos) não diferem de acordo com o teste de Tukey ($p \leq 0,05$).

Tabela 4. Conteúdos de clorofilas a, b, totais e carotenóides de porta-enxertos de videira IAC 313 e Paulsen 1103 nos tratamentos controle, NaCl 40 mM e NaCl+KCl durante 12 dias.

		Conteúdo de Clorofila e Carotenóides			
Porta-enxertos	Tratamento	mg g ⁻¹ MF			
		Chl _a	Chl _b	Chl totais	Carotenóides
IAC 313	Controle	0,78 Aa	0,26 Aa	1,04 Aa	7,03 Aa
	NaCl	0,57 Aa	0,17 Aa	0,74 Aa	6,11 Aa
	NaCl+KCl	0,39 Aa	0,14 Aa	0,52 Aa	6,10 Aa
Paulsen 1103	Controle	0,76 Aa	0,25 Aa	1,01 Aa	6,78 Aa
	NaCl	0,65 Aa	0,18 Aa	0,83 Aa	6,88 Aa
	NaCl+KCl	0,81 Aa	0,25 Aa	1,06 Aa	7,46 Aa

As médias (n = 3) dentro de cada coluna seguidas pela mesma letra maiúscula (compara os dois porta-enxertos em cada tratamento) e pela mesma letra minúscula (compara o mesmo porta-enxerto em todos os tratamentos) não diferem de acordo com o teste de Tukey ($p \leq 0,05$).

FIGURAS

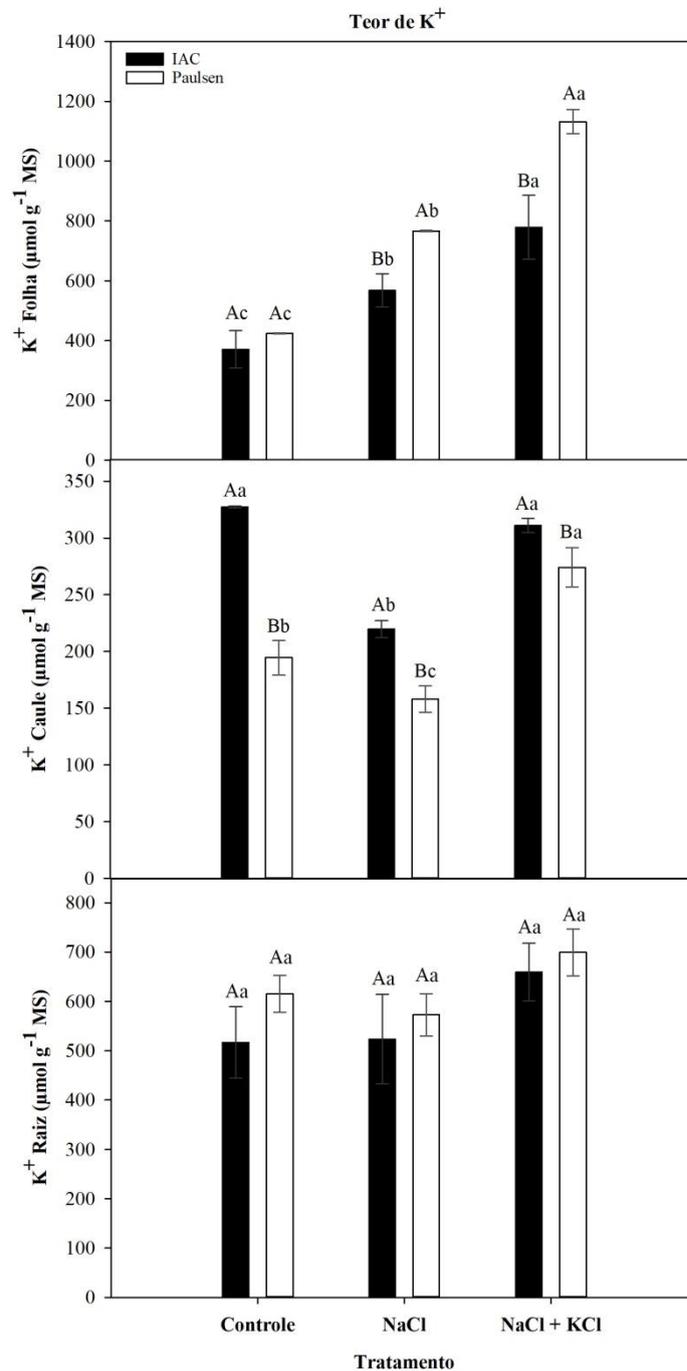


Figura 1. O teor de K⁺ em folhas (em A), caules (em B) e raízes (em C) de porta-enxertos de videira IAC 313 (barras pretas) e Paulsen 1103 (barras brancas) nos tratamentos controle, NaCl 40 mM e NaCl+KCL durante 12 dias. As barras representam os valores médios (n = 3) ± DP. Os valores seguidos por letras maiúsculas diferentes mostram diferenças estatísticas com 5% de probabilidade entre os porta-enxertos no mesmo tratamento. Os valores seguidos por diferentes letras minúsculas mostram diferenças estatísticas com 5% de probabilidade entre o mesmo porta-enxerto em todos os tratamentos, de acordo com o teste de Tukey.

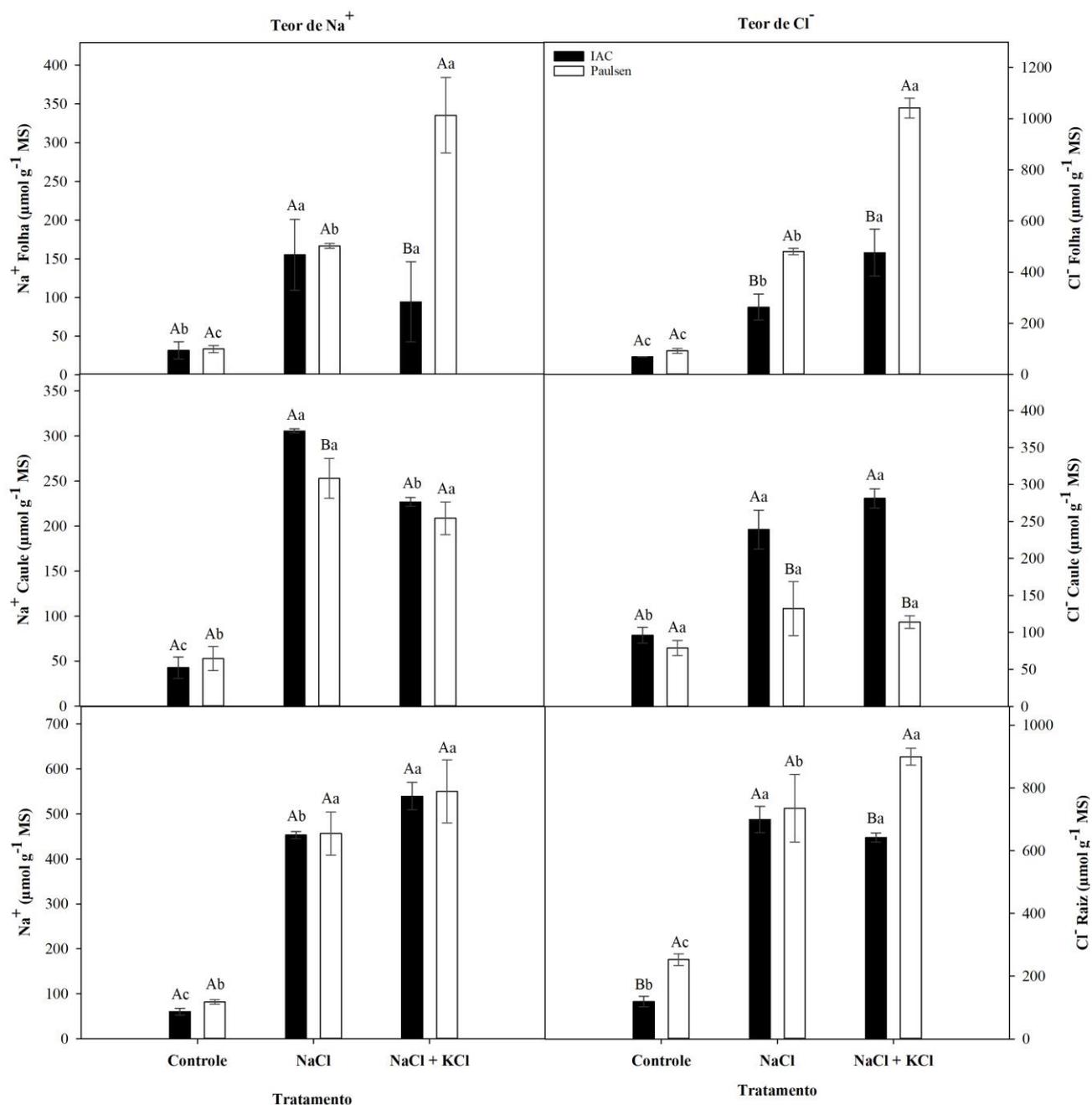


Figura 2. Os teores de Na^+ e Cl^- em folhas (em A e D), caules (em B e E) e raízes (em C e F) de porta-enxertos de videira IAC 313 (barras pretas) e Paulsen 1103 (barras brancas) nos tratamentos controle, NaCl 40 mM e NaCl+KCL durante 12 dias. As barras representam os valores médios ($n = 3$) \pm DP. Os valores seguidos por letras maiúsculas diferentes mostram diferenças estatísticas com 5% de probabilidade entre os porta-enxertos no mesmo tratamento. Os valores seguidos por diferentes letras minúsculas mostram diferenças estatísticas com 5% de probabilidade entre o mesmo porta-enxerto em todos os tratamentos, de acordo com o teste de Tukey.

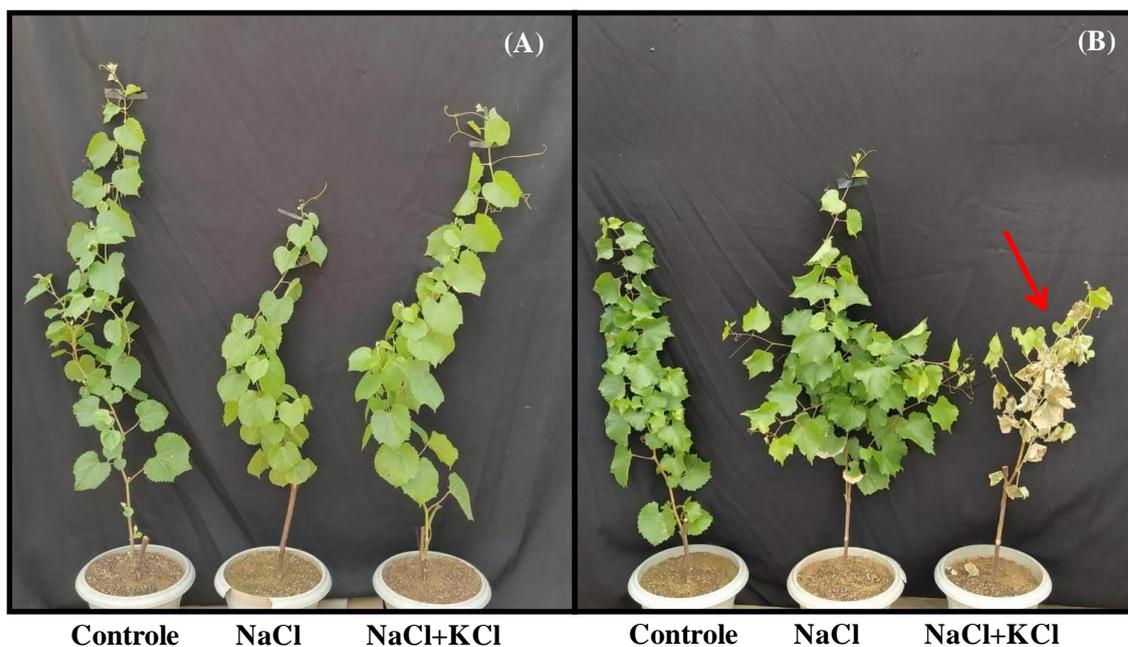


Figura 3. Aspecto visual de porta-enxertos de videiras das variedades IAC 313 (em A) e Paulsen (em B) depois de cultivados na ausência (controle) e presença de NaCl (40 mM) e da combinação de NaCl+KCl (40 mM + 40 mM) durante 12 dias, em condições de casa de vegetação. Em destaque, os sintomas da toxicidade iônica foliar severa apenas nas mudas da variedade Paulsen submetidas ao NaCl combinado ao KCl.

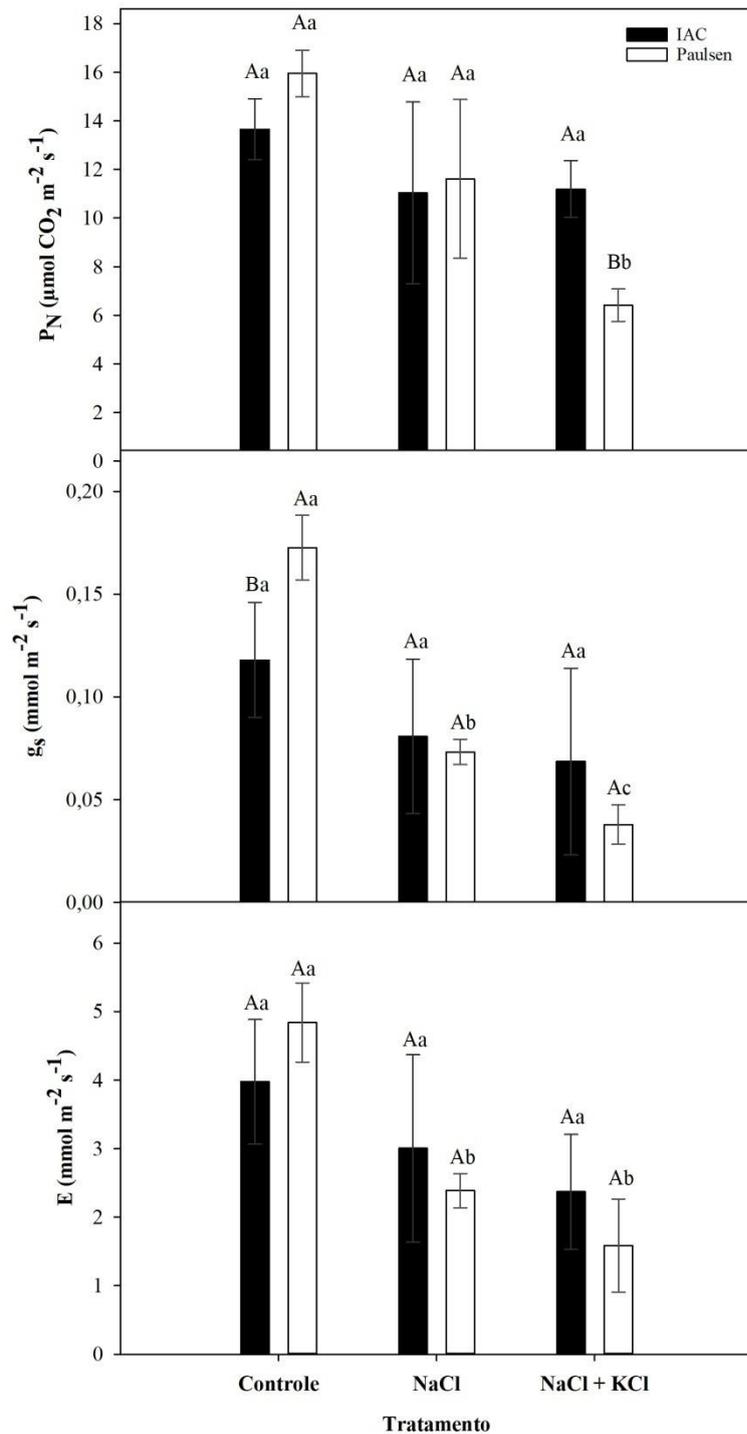


Figura 4. Taxas de assimilação líquida de CO_2 (em A), condutância estomática (em B) e transpiração (em C) de porta-enxertos de videira IAC 313 (barras pretas) e Paulsen 1103 (barras brancas) nos tratamentos controle, NaCl 40 mM e NaCl+KCl durante 12 dias. As barras representam os valores médios ($n = 3$) \pm DP. Os valores seguidos por letras maiúsculas diferentes mostram diferenças estatísticas com 5% de probabilidade entre os porta-enxertos no mesmo tratamento. Os valores seguidos por diferentes letras minúsculas mostram diferenças estatísticas com 5% de probabilidade entre o mesmo porta-enxerto em todos os tratamentos, de acordo com o teste de Tukey.

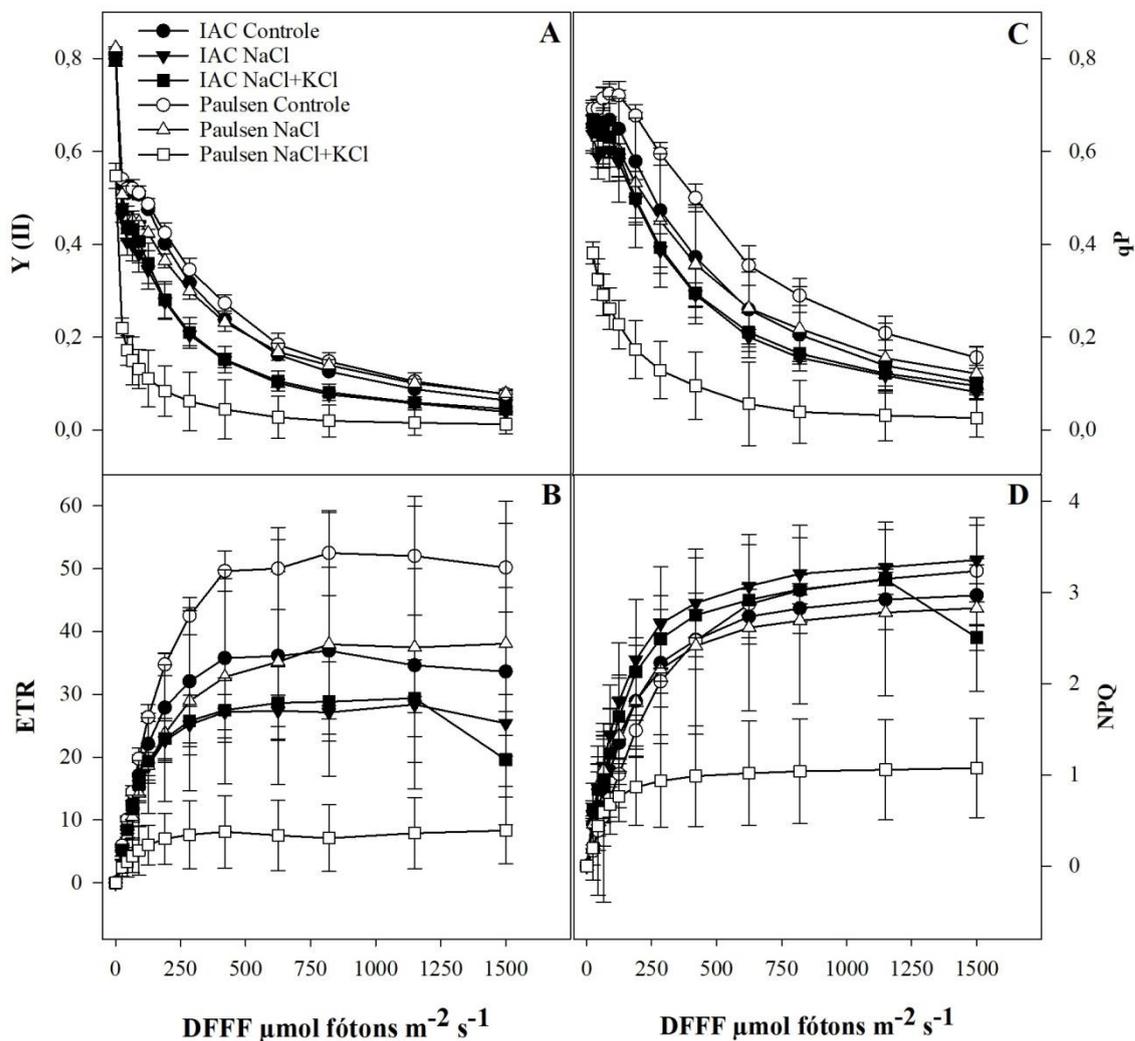


Figura 5. Curvas dos parâmetros fotoquímicos em resposta ao aumento da DFFF: eficiência do fotossistema II (Y(II)) (em A), quenching fotoquímico (qP) (em B), taxa relativa de transporte de elétrons (ETR) (em C) e quenching não fotoquímico (NPQ) (em D) de porta-enxertos de videira IAC 313 (símbolos fechados) e Paulsen 1103 (símbolos abertos) nos tratamentos controle, NaCl 40 mM e NaCl+KCL durante 12 dias. As barras representam os valores médios ($n = 3$) \pm DP.