

MECANISMO FISIOLÓGICOS E BIOQUÍMICOS DO ABACAXI ORNAMENTAL SOB ESTRESSE SALINO¹

BRUNA SANTANA DA SILVA MENDES², LILIA WILLADINO^{3*}, PATRICIA CARNEIRO DA CUNHA⁴, RONALDO ALVES DE OLIVEIRA FILHO⁵, TEREZINHA RANGEL CAMARA⁶

RESUMO - As bromeliáceas são plantas rústicas e de beleza exótica, apreciadas por consumidores do mundo inteiro. A espécie *Ananas porteanus* Hort Veitch ex C. Koch, particularmente, apresenta grande potencial para floricultura. Essas plantas aclimatam-se com relativa facilidade a condições ambientais adversas como as encontradas no semi-árido brasileiro. Para avaliar a tolerância à salinidade do *A. porteanus* foram constituídos dois tratamentos, um sem a adição de NaCl (controle) e outro com 80 mmol L⁻¹ de NaCl. O experimento foi conduzido durante 90 dias e foram avaliadas, na parte aérea: biomassa seca, teores de cloreto, sódio e potássio, relação Na⁺/K⁺, teores de prolina, carboidratos solúveis totais, proteínas solúveis, fenóis totais, atividade da peroxidase, teores de clorofila “a” e “b” e dano de membrana. As plantas de *A. porteanus* submetidas ao tratamento com cloreto de sódio foram capazes de manter a integridade da membrana a níveis próximos daqueles encontrados nas plantas controle, sendo a manutenção da integridade membranar consequência, em parte, da maior atividade da peroxidase. O incremento nos teores de prolina e proteínas parece ser também uma das estratégias dessa espécie para fazer frente aos danos gerados pelo excesso de NaCl, assim como o incremento nos teores de clorofila. Os carboidratos solúveis aparentemente não são osmólitos utilizados para ajuste do potencial osmótico nas plantas submetidas a 80 mmol L⁻¹ de NaCl. As alterações metabólicas ocorridas nas plantas de *A. porteanus* submetidas ao tratamento com cloreto de sódio conduziram a uma nova homeostase que resultou na tolerância da planta a magnitude do estresse salino imposto.

Palavras-chave: *Ananas porteanus*. Prolina. Peroxidase. Integridade da membrana. Salinidade.

PHYSIOLOGICAL AND BIOCHEMICAL MECHANISMS OF ORNAMENTAL PINEAPPLE UNDER SALT STRESS

ABSTRACT - The bromeliads are hardy plants with exotic beauty, appreciated by consumers worldwide. The species *Ananas porteanus* Hort ex C. Veitch Koch, in particular, shows great potential for floriculture. These plants acclimate easily to adverse environmental conditions like those found in semi-arid areas. To assess the salinity tolerance of *A. porteanus* there were two treatments, one without the addition of NaCl (control) and the other with 80 mmol L⁻¹ NaCl. The experiment lasted 90 days and were evaluated in the shoot: shoot dry matter, chloride, sodium and potassium contents, Na⁺ / K⁺ rate, proline content, total soluble carbohydrates, total soluble proteins, total phenols, peroxidase activity, levels of chlorophyll “a” and “b” and membrane damage. Plants of *A. porteanus* treated with sodium chloride were able to maintain the integrity of the membrane at levels similar to those found in control plants and the maintenance of membrane integrity result in part from increased activity of peroxidase. The increase in proline and protein content also appears to be one of the strategies of this species to cope with damage caused by the excess of NaCl as well as the increase in levels of chlorophyll. Soluble carbohydrates are not used to adjust the osmotic potential in plants subjected to 80 mmol L⁻¹ NaCl. The metabolic changes occurring in plants of *A. porteanus* treated with sodium chloride led to a new homeostasis that resulted in the plant tolerance to salt stress imposed.

Keywords: *Ananas porteanus*. Proline. Peroxidase. Membrane integrity. Salinity.

*Autor para correspondência.

¹Recebido para publicação em 26/10/2010; aceito em 06/01/2011.

Trabalho de dissertação do primeiro autor.

²Laboratório de Fisiologia Vegetal, Embrapa Algodão, rua Oswaldo Cruz, 1143, 58428-095, Campina Grande - PB; bruna@cnpa.embrapa.br

³Departamento de Biologia, UFRPE, rua Dom Manoel de Medeiros, s/n, 52511-900, Recife - PE; Pesquisadora do Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia do Sal INCTSal/CNPq; lilia.willadino@bol.com.br

⁴Programa de Pós-Graduação em Botânica, UFRPE; patcunha28@hotmail.com

⁵Graduando do Curso de Agronomia, UFRPE, Bolsista do Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia do Sal INCTSal/CNPq; rcnaldoalvesfoto@hotmail.com

⁶Departamento de Química/UFRPE; tkcamara@bol.com.br

INTRODUÇÃO

As bromeliáceas são plantas rústicas e de beleza exótica, apreciadas no mundo inteiro como plantas ornamentais. A espécie *Ananas porteanus* Hort Veitch ex C. Koch, particularmente, apresenta potencial para o paisagismo e para a produção de flor de corte.

No cenário mundial, o aumento das temperaturas em decorrência do aquecimento global pode provocar um grande impacto na agricultura. No Brasil, estimativas da Embrapa mostram que o aumento das temperaturas e do déficit hídrico vai alterar profundamente a geografia da produção agrícola no Brasil se nada for feito para mitigar os efeitos das mudanças climáticas mediante a adaptação e seleção de culturas tolerantes ao estresse (EMBRAPA, 2008). As condições edafoclimáticas do semi-árido brasileiro favorecem a salinização dos solos e a seleção e utilização de genótipos tolerantes à salinidade desponta como uma solução viável para essa nova situação climática, sobretudo considerando-se o aumento gradativo das áreas salinas (FAO, 2008).

O estresse salino pode provocar um conjunto de alterações deletérias devido ao efeito tóxico provocado pelos íons Na^+ e Cl^- e à redução do potencial osmótico do solo (XIONG; ZHU, 2009). As respostas morfológicas, fisiológicas e bioquímicas das plantas à salinidade variam em função do genótipo, do estágio de desenvolvimento da planta e da intensidade e duração do estresse (WILLADINO; CAMARA, 2010; GURGEL et al., 2008). A produção de osmoprotetores e a ativação de enzimas antioxidativas favorecem a sobrevivência das plantas em ambientes salinos (WILLADINO; CAMARA, 2004; PRAXEDES et al., 2009).

O excesso de Na^+ no ambiente radicular afeta a integridade da membrana (SILVA et al., 2010) e favorece o acúmulo desse cátion no interior da célula causando distúrbio na absorção de K^+ , aumento na relação Na^+/K^+ e redução do crescimento da planta. Além do Na^+ , a absorção e o acúmulo do Cl^- sob condições salinas também pode resultar em efeitos tóxicos (WILLADINO; CAMARA, 2010). Para evitar toxicidade iônica no citoplasma o Na^+ e o Cl^- podem ser compartimentalizados no vacúolo (MUNNS, 2002) e a síntese de solutos orgânicos compatíveis no citoplasma restabelece o equilíbrio osmótico celular, rompido pelo excesso de sais no meio externo e pela compartimentalização iônica no vacúolo. Entre os solutos orgânicos destacam-se a prolina, glicinabetaína e alguns carboidratos (MUNNS, 2002). A prolina, além de osmorregulador, atua favorecendo o equilíbrio redox em células estressadas (VERBRUGGEN; HERMANS, 2008) participando na prevenção da formação de espécies reativas de oxigênio (ROS) (HARIR; MITLLER, 2009). Para evitar o acúmulo de ROS geradas sob condições de estresse as plantas desenvolveram um eficiente mecanismo de defesa antioxidativo do qual participam algumas enzimas, dentre as quais as peroxidases (POD), que são marcadores de estresse

(LIMA et al., 1999). As peroxidases (PODs) são óxido-redutases que reduzem o H_2O_2 formando água e O_2 (HARIR; MITLLER, 2009).

O presente trabalho visou avaliar os mecanismos de tolerância do *A. porteanus* submetido ao estresse salino utilizando parâmetros fisiológicos e bioquímicos.

MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi realizado em casa de vegetação na Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE), no período de janeiro a junho de 2009. Mudanças, de abacaxi, procedentes da Biofábrica Governador Miguel Arraes do Centro de Tecnologias Estratégicas do Nordeste (CETENE), foram selecionadas com base na similaridade das médias da altura e do número de folhas. As mudas foram plantadas em vasos pretos de polietileno com capacidade para 3,0 kg, contendo areia lavada como substrato, seguida de uma camada de brita para minimizar a evaporação da água. As mudas foram regadas uma vez ao dia durante sete dias com solução de Hoagland e Arnon (1950) (com metade da sua força iônica), com um volume suficiente para haver drenagem. Foram definidos dois tratamentos sendo, um na ausência de NaCl e outro com concentração de 80 mmol L^{-1} de NaCl . O acréscimo de sal foi feito gradativamente; durante os 45 dias iniciais foi aplicada uma solução com 40 mmol L^{-1} de NaCl e logo após a concentração do sal foi duplicada (80 mmol L^{-1}) e mantida nos 45 dias finais do experimento. Semanalmente a condutividade elétrica foi verificada utilizando-se o drenado dos potes. O experimento foi conduzido durante 90 dias. Ao final do experimento foram determinadas as variáveis: biomassa seca da parte aérea, teor de prolina, carboidratos solúveis totais, fenóis totais, proteínas solúveis totais, clorofilas "a" e "b", atividade da peroxidase, porcentagem de danos na membrana e teores de Na^+ , Cl^- e K^+ na parte aérea da planta.

A biomassa da matéria seca foi determinada após secagem das plantas em estufa de aeração a 70°C , até peso constante. A prolina foi determinada pelo método de Bates et al. (1973). Utilizou-se o tolueno como padrão. O teor de prolina foi obtido utilizando-se uma curva padrão com concentrações conhecidas (0, 5, 10, 15, 20 e 25 mg L^{-1} de prolina), sendo os resultados expressos em microgramas de prolina/g de matéria fresca. A determinação de carboidratos foi efetuada pelo método de Yemm e Willis (1954). O teor de glicose foi obtido utilizando-se uma curva padrão com concentrações conhecidas de glicose (20, 40, 60, 80 e 100 mg L^{-1}). Os fenóis totais foram determinados de acordo com método de Folin-Dennis (1912) utilizando-se uma curva padrão com concentrações conhecidas de ácido tânico (0, 25, 50, 75, 100 e 200 mg L^{-1}). A dosagem de proteínas solúveis foi realizada seguindo o método de Bradford (1976). O teor protéico da amostra foi expresso em $\text{mg de proteína. g}^{-1}$ de matéria fresca.

A quantificação da clorofila “a”, “b” e total foi obtida mediante os seguintes cálculos: clorofila “a” = $(12,72 \times A_{663} - 2,59 \times A_{645}) \times V/1000/W$. Clorofila “b” = $(22,88 \times A_{645} - 4,67 \times A_{663}) \times V/1000/W$; clorofila total = $(20,2 \times A_{645} + 8,02 \times A_{663}) \times V/1000/W$. Sendo, A = absorvância dos extratos no comprimento de onda determinado; V = o volume do extrato clorofila-acetona e W = matéria fresca em grama do material vegetal utilizado (ARNON, 1949). A determinação da atividade da peroxidase foi medida em sistema de reação, e a variação da absorvância no intervalo de um minuto foi lida em espectrofotômetro, a 470 nm. Os resultados foram expressos em $U \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1} \cdot \text{proteína} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{massa fresca}$, de acordo com a metodologia adaptada de Fatibello-Filho e Vieira (2002). A percentagem da integridade das membranas foi estimada pelo extravasamento de eletrólitos (COSTA et al., 2010). Os teores de Na^+ e K^+ foram determinados a partir da matéria seca da terceira folha completamente expandida, a contar do ápice da planta. As determinações analíticas de sódio e potássio foram feitas por fotometria de chama conforme descrito por Malavolta et al. (1989). Para a determinação de cloreto foi empregada titulometria do nitra-

to de prata pelo método de Mohr, segundo Malavolta et al. (1989).

Foi utilizado o desenho experimental inteiramente casualizado com seis repetições por tratamento, sendo cada repetição representada por uma planta por vaso. Os dados foram submetidos à análise de variância ANOVA e as médias comparadas pelo teste de Tukey, a 5% de probabilidade, utilizando o programa ASSISTAT (SILVA; AZEVEDO, 2006).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

O tratamento das plantas com 80 mmol L^{-1} de NaCl teve efeito significativo sobre as variáveis analisadas, com exceção apenas do teor de carboidratos e do teor de clorofila que não diferiu entre plantas tratadas com solução nutritiva acrescida de NaCl e plantas que não receberam NaCl (Tabelas 1, 2 e 3).

Observou-se redução na produção de biomassa nas plantas submetidas ao tratamento salino (Tabela 1). A diminuição na biomassa foi acompanhada pelo acúmulo dos teores dos íons cloreto (Cl^-) e sódio (Na^+), apresentando uma correlação negativa altamente significativa ($r = -0,8704$ e $r = -0,7996$, respectivamente).

Tabela 1. Valores médios de biomassa seca (BS), teores de cloreto, sódio e potássio e relação Na^+/K^+ na parte aérea de plantas de *A. porteanus* submetidas a 80 mmol L^{-1} de NaCl.

Tratamentos mmol L^{-1} de NaCl	BS (g)	Cl^-	Na^+	K^+	Na^+/K^+
		($\text{mg} \cdot \text{Kg}^{-1}$)	($\text{g} \cdot \text{Kg}^{-1}$)	($\text{g} \cdot \text{Kg}^{-1}$)	
0 (controle)	7,3961a	4,32b	1,11b	4,14a	0,28b
80	3,8911b	14,28a	1,54a	2,57b	0,59a
CV (%)	18,05	10,43	8,08	14,48	10,23

Médias seguidas de mesma letra na coluna não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey a 5%.

Os teores de Cl^- registrados nas plantas de abacaxi tratadas com 80 mmol L^{-1} de NaCl foram três vezes maior que o das plantas tratadas sem NaCl, enquanto que o acúmulo de Na^+ correspondeu a um acréscimo de aproximadamente 1,4 vezes o das plantas controle (Tabela 1). Esse pequeno acréscimo no teor de Na^+ sugere a ativação do mecanismo de extrusão deste cátion. A extrusão de Na^+ ocorre através do antiporte Na^+/H^+ , um transporte ativo secundário que utiliza o gradiente eletroquímico estabelecido por $\text{H}^+ \text{-ATPase}$ de membrana, que pode garantir a manutenção da homeostase iônica (WILLADINO; CAMARA, 2010). Apesar de, na maioria das plantas, o Na^+ atingir concentrações tóxicas mais rapidamente que o Cl^- , existem algumas espécies para as quais esse ânion é mais tóxico que o Na^+ , como é o caso da soja, videira e alguns citros (STOREY, 1998). A redução na biomassa seca da parte aérea das plantas de abacaxi ornamental tratadas com NaCl foi acompanhada por uma diminuição no teor de

K^+ no tecido foliar (Tabela 1), com uma correlação positiva altamente significativa ($r = 0,7572$) entre essas variáveis. A queda na absorção do potássio coincidiu com a presença de NaCl na solução de rega. As elevadas concentrações de Na^+ e Cl^- podem provocar desequilíbrio nutricional nas plantas, sendo freqüente a deficiência de íons como potássio (WILLADINO; CAMARA, 2010). O K^+ é um importante ativador enzimático do metabolismo vegetal e o Na^+ não pode substituí-lo nessa função, de modo que um alto teor de Na^+ ou uma elevada relação Na^+/K^+ pode acarretar a inibição de diversos processos metabólicos essenciais. Nas plantas submetidas à rega com 80 mmol L^{-1} de NaCl na solução nutritiva, a relação Na^+/K^+ foi o dobro daquelas tratadas sem NaCl (Tabela 1). A queda no teor de K^+ foi mais representativo no incremento da relação Na^+/K^+ do que a variação na concentração de Na^+ . O aumento na relação Na^+/K^+ correlacionou-se negativamente com a produção de biomassa ($r = -0,8613$), evidenci-

ando o efeito deletério ocasionado pelo acúmulo de Na^+ em detrimento da concentração de K^+ no tecido vegetal.

As plantas que receberam solução nutritiva acrescida de NaCl acumularam prolina (PRO) e proteínas solúveis (Prot. sol.), enquanto que a concentração de carboidratos solúveis não variou em função da presença do sal na solução de rega (Tabela 2). A primeira resposta típica das plantas ao estresse salino é o ajuste osmótico. O acúmulo de solutos compatíveis no citoplasma é considerado como um mecanismo que contribui para a tolerância à salinidade (MUNNS et al., 2002) em várias espécies. A concentração de prolina (PRO) nas plantas submetidas ao estresse salino foi mais de seis vezes superior à concentração nas plantas não estressadas, enquanto que o aumento no teor de proteínas não foi tão expressivo (Tabela 2). Esses dados sugerem que o aumento da concentração de prolina não foi consequência da hidrólise protéica, como também constatado em feijão-caupi (*Vigna unguiculata*) (COSTA et al., 2003). O acúmulo de PRO pode ocorrer por meio do incremento de sua síntese e/ou inibição do seu catabolismo sendo um mecanismo frequente de tolerância ao estresse. A prolina atua, também, protegendo as células de espécies reativas de oxigênio uma vez que em sua síntese, a partir do glutamato, ocorrem duas reações de redução às custas de NADPH, primeiro na formação de glutamato semi-aldeído e posteriormente na redução da P5C (pirrolina 5-carboxilato) à prolina. Portanto a síntese de prolina fornece NADP que será receptor de elétrons no fotossistema 1 evitando que esses elétrons reduzam o O_2 levando a geração de O_2^- processo conhecido como Reação de Meller (HARIR; MITLLER, 2009).

No que se refere ao acúmulo de proteínas solúveis, sabe-se que muitas plantas têm a síntese proteica estimulada quando submetidas a condições salinas (SEN, 2002). Strogonov (1964) constatou uma maior concentração de proteínas em plantas de milho submetidas à salinidade. De acordo com esse autor, as plantas tolerantes ao sal mantêm a síntese protéica sob condições salinas, mas as plantas suscetíveis não o fazem.

A atividade da peroxidase nos tecidos da parte aérea das plantas tratadas com 80 mmol L^{-1} de NaCl foi quase o dobro dos valores encontrados nas plantas mantidas no tratamento controle (Tabela 2). O aumento da atividade de enzimas antioxidantes foi observado em diversas espécies vegetais (SAIRAM, 2002) quando submetidas à salinidade. A maioria dos resultados apresentam uma correlação entre tolerância ao NaCl e uma maior efetividade do sistema antioxidativo. O estresse oxidativo resulta na formação de espécies reativas de oxigênio (ROS), entre as quais se destaca o peróxido de hidrogênio, substrato da peroxidase. A peroxidase desempenha um importante papel na adaptação de plantas sob condições salinas por mediar a regulação dos níveis de H_2O_2 , evitando seu acúmulo a níveis tóxicos (HARIR; MITLLER, 2009).

O teor de fenóis totais na parte aérea das plantas submetidas ao tratamento com 80 mmol L^{-1} de NaCl foi reduzido à metade quando comparado às plantas do tratamento controle (Tabela 2). O menor teor de fenóis é provavelmente decorrente do aumento da atividade da POD que utiliza principalmente compostos fenólicos como doadores de elétrons para reduzir o peróxido de hidrogênio (HARIR; MITLLER 2009). A propriedade redutora dos fenóis na neutralização e/ou sequestro de radicais livres foi comprovada por diversos pesquisadores. Diferentes autores relatam o acúmulo de fenólicos em plantas submetidas a estresse salino (KSOURI et al., 2007; WAHID; GHAZANFAR, 2006). Embora reconhecidamente os compostos fenólicos solúveis sejam poderosos antioxidantes em tecidos vegetais sujeitos a estresse, as modulações nos níveis fenólicos sob condição de estresse abiótico ainda precisam ser mais bem estudadas (WAHID; GHAZANFAR, 2006).

As plantas submetidas ao estresse salino apresentaram um incremento significativo no teor de clorofila "a" (Tabela 3). Os teores de clorofila e carotenóides nas folhas variam em função do estresse salino aplicado. Enquanto alguns autores registram redução dos teores de clorofila outros registram incrementos dos mesmos como resposta ao estresse salino (PARIDA, 2005). O incremento no conteúdo de clorofila em função do estresse salino e hídrico foi reportado em células de *Bouteloua gracilis*, uma gramínea tolerante ao estresse hídrico (GARCÍA-VALENZUELA et al., 2005). O incremento nos teores de clorofila pode ser resultado do desenvolvimento do cloroplasto (aumento no número de tilacóides) ou do aumento no número de cloroplastos sugerindo a ativação de um mecanismo de proteção ao aparato fotossintético (GARCÍA-VALENZUELA et al., 2005).

O tratamento das plantas com solução nutritiva acrescida de 80 mmol L^{-1} de NaCl resultou em uma diminuição relativamente pequena na integridade da membrana causando dano da ordem de 15% em relação às plantas do tratamento sem NaCl. Vários estudos sugerem que a membrana plasmática é o principal local de injúria pelo sal (MANSOUR, 1998). O decréscimo na estabilidade da membrana reflete a extensão da peroxidação de lipídios causados por espécies reativas de oxigênio (ROS). O radical superóxido (O_2^-), além de outras espécies químicas altamente reativas como o oxigênio singlete ($^1\text{O}_2$), o radical hidroxila (OH^\cdot) e o peróxido de hidrogênio (H_2O_2) são capazes de iniciar a peroxidação lipídica (HARRIR; MITLLER, 2009). Variedades de trigo (FAROOQ; AZAM, 2006) e canola (ASHRAF; ALI, 2008) cultivadas sob estresse salino apresentam danos na membrana celular. Em canola a variedade considerada mais tolerante à salinidade apresentou um aumento de 10% na permeabilidade membranar quando submetida a 150 mmol L^{-1} de NaCl por 30 dias (ASHRAF; ALI, 2008). Ashraf e Ali (2008) atribuem o menor aumento na permeabilidade da

membrana da variedade mais tolerante ao aumento na atividade de enzimas antioxidantes, entre elas a peroxidase. Esses resultados coincidem com os dados obtidos neste trabalho, no qual se verificou aumento

expressivo na atividade da peroxidase nas plantas tratadas com NaCl, que pode ter sido responsável pela queda relativamente pequena na integridade da membrana.

Tabela 2. Valores médios dos teores de prolina (PRO), carboidratos (CHO), proteínas solúveis (Prot sol.), fenóis totais e da atividade da peroxidase (POD) na parte aérea de plantas de *A. porteanus* submetido a 80 mmol L⁻¹ de NaCl.

Tratamentos mmol L ⁻¹ de NaCl	PRO μg.g ⁻¹ mat. fr	CHO μg.g ⁻¹ mat. fr	Prot. sol. mg.g ⁻¹ mat. fr	Fenóis mg.g ⁻¹ mat. fr	POD U.min ⁻¹ .mg ⁻¹ prot.g ⁻¹ mat. fresca
0 (controle)	39,27b	0,084a	0,27b	2,19a	325,72b
80	244,67a	0,087a	0,35a	1,03b	604,06a
CV (%)	18,73	16,58	15,71	16,68	17,81

Médias seguidas de mesma letra na coluna não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey a 5%

Tabela 3. Valores médios dos teores de clorofila “a” (Clor a), clorofila “b” (Clor b), relação clorofilas “a” e “b” (Clor a/b) e clorofila total (Clor Total) na parte aérea de plantas de *A. porteanus* submetido a 0 e 80 mmol L⁻¹ de NaCl.

Tratamentos mmol L ⁻¹ de NaCl	Clor a mg.g ⁻¹ mat. fr	Clor b mg.g ⁻¹ mat. fr	Clor Total mg.g ⁻¹ mat. fresca
0 (controle)	12,78b	0,380a	0,87a
80	14,70a	0,420a	0,95a
CV (%)	10,75	15,50	10,9

Médias seguidas de mesma letra na coluna não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey a 5%.

CONCLUSÕES

As alterações metabólicas ocorridas nas plantas de *A. porteanus* submetidas ao tratamento com cloreto de sódio (NaCl), sobretudo a maior atividade da peroxidase, contribuem para a manutenção da integridade da membrana a níveis próximos daqueles encontrados nas plantas cultivadas sem NaCl. O incremento nos teores de prolina e proteínas é também uma das estratégias para fazer frente aos danos gerados pelo excesso de sal assim como o incremento nos teores de clorofila “a” que, por sua vez, pode ser resultado da ativação de um mecanismo de proteção ao aparato fotossintético. Os carboidratos solúveis, não são os osmólitos utilizados para ajuste do potencial osmótico em plantas submetidas a 80mmol L⁻¹ de NaCl.

REFERÊNCIAS

ARNON, D.I. Copper enzymes in isolated chloroplasts: polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. **Plant Physiology**, v. 24, n. 1, p. 1-15, 1949.

ASHRAF, M., ALI, Q. Relative membrane permeability and activities of some antioxidant enzymes as the key determinants of salt tolerance in canola (*Brassica napus* L.). **Environment Experimental Botany**, v. 63 n. 1-3, p. 266-273, 2008.

BATES, L. S.; WALDREN, R. P.; TEARE, I. D. Rapid determination of free proline for water-stress studies. **Plant and Soil**, v. 39, n. 1, p. 205-207, 1973.

BRADFORD, M. A Rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. **Analytical Biochemistry**, v. 72, n. 1-2, p. 248, 1976.

COSTA, P. H. A. et al. Crescimento e níveis de solutos orgânicos e inorgânicos em cultivares de *Vigna unguiculata* submetidos à salinidade. **Revista Brasileira de Botânica**, Londrina, v. 26, n. 3, p. 289-297, 2003.

COSTA, A. S. Characterization of symptoms of senescence and chilling injury on inflorescences of *Heliconia bihai* (L.) cv. Lobster Claw and cv. Halloween. **Postharvest Biology and Technology**, v. 59, n. 2, p. 1-7, 2010.

- EMBRAPA. **Aquecimento global e a nova geografia da produção agrícola do Brasil**. São Paulo: Unicamp, 2008. 84 p.
- FAO. FAO - Land and Plant nutrition management service. **Extent and causes of salt-affected soils in participating countries**. Disponível em: <http://www.fao.org/ag/agl/agll/spush/topic2.htm>. Acesso em: 05 mar. 2008.
- FAROOQ, S.; AZAM, F. The use of cell membrane stability (CMS) technique to screen for salt tolerant wheat varieties. **Journal of Plant Physiology**, v. 163, n. 6, p. 629-637, 2006.
- FATIBELHO-FILHO, O.; VIEIRA, I. C. Uso analítico de tecidos e de extratos brutos vegetais como fonte enzimática. **Química Nova**, São Paulo, v. 25, n. 3, p. 455-464, 2002.
- FOLIN, O.; DENIS, W. Determination of total phenols. **Journal of Biological Chemistry**, v. 12, n. 2, p. 239-243, 1912.
- GARCÍA-VALENZUELA, A. et al. Chlorophyll accumulation is enhanced by osmotic stress in graminaceous chlorophyll cells. **Journal of Plant Physiology**, v. 162, n. 6, p. 650-656, 2005.
- GURGEL, M. T. et al. Nutrição de cultivares de meloeiro irrigadas com águas de baixa e alta salinidade. **Revista Caatinga**, Mossoró, v. 21, n. 5, p. 36-43, 2008.
- HARIR, Y.; MITTLER, R. The ROS Signaling Network of Cells. In: DEL RIO, L. A.; PUPPO, A. (Ed.). **Reactive oxygen species in plants signaling**. Berlin: Springer-Verlag, 2009. cap. 10, p. 165-174.
- HOAGLAND, D. R.; ARNON, D. I. The water culture method for growing plants without soil. 1. ed. Riverside, CA. California Agricultural Experimental Station, 1950. 32 p.
- KSOURI, R. et al. Salinity effects on polyphenol content and antioxidant activities in leaves of the halophyte *Cakile maritima*. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 45, n. 3-4, p. 244-249, 2007.
- LIMA, G. P. P.; BRASIL, O. G. B.; OLIVEIRA, A. M. Poliaminas e atividade de peroxidase em feijão *Phaseolus vulgaris* L. cultivados sob estresse salino. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 56, n. 1, p. 21-26, 1999.
- MALAVOLTA, E.; VITTI, G. C.; OLIVEIRA, S. A. **Avaliação do estado nutricional das plantas: princípios e aplicações**. Piracicaba: Ceres, 1989. 201 p.
- MANSOUR, M. M. F. Protection of plasma membrane of onion epidermal cells by glycinebetaine and proline against NaCl stress. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 36, n. 10, p. 767-772, 1998.
- MUNNS, H. et al. Avenues for increasing salt tolerance of crops, and the role of physiologically based selection traits. **Plant and Soil**, v. 247, n. 1, p. 93-105, 2002.
- PARIDA, A. K.; DAS, A. B. Salt tolerance and salinity effects on plants. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, v. 60, n. 3, p. 324-394, 2005.
- PRAXEDES, S. C.; FERREIRA, T. M.; GOMES FILHO, E. Acúmulo de prolina e aminoácidos em cultivares de feijão caupi com tolerância diferencial à salinidade. **Revista Caatinga**, Mossoró, v. 22, n. 3, p. 211-214, 2009.
- SAIRAM, R. K.; RAO, K. V.; SRIVASTAVA, G. C. Differential response of wheat genotypes to long term salinity stress in relation to oxidative stress, antioxidant activity and osmolyte concentration. **Plant Science**, v. 163, n. 5, p. 1037-1046, 2002.
- SEN, D. N.; KASERA, P. K.; MOHAMMOL L-LED, S. Biology and Physiology of Saline Plants. In: Pessarakli, M. (Ed.). **Handbook of plant and crop physiology**. New York: Marcel Dekker, 2002. 563 p.
- SILVA, F. A. S.; AZEVEDO, C. A. V. A new version of the assistat-statistical assistance software. In: WORLD CONGRESS ON COMPUTERS IN AGRICULTURE, 4., 2006, Orlando. **Anais...** Orlando: American Society of Agricultural and Biological Engineers, 2006. p. 393-396.
- SILVA, L. E. N. et al. Photosynthetic changes and protective mechanisms against oxidative damage subjected to isolated and combined drought and heat stresses in *Jatropha curcas* plants. **Journal of Plant Physiology**, v. 167, n. 14, p. 1157-1164, 2010.
- STROGONOV, B. P. **Physiological basis of salt tolerance of plants**. Tradução de A. Poljakoff. Israel: Prog. Scient. Transl., 1964. 279 p.
- STOREY, R.; WALKER, R.R. Citrus and salinity. **Scientia Horticulturae**, v. 78, n. 1-4, p. 39-81, 1998.
- VERBRUGGEN, N.; HERMANS, C. Proline accumulation in plants. **Amino Acids**, v. 35, n. 4, p. 753-759, 2008.
- WAHID, A.; GHAZANFAR, A. Possible involvement of some secondary metabolites in salt tolerance of sugarcane. **Journal of Plant Physiology**, v. 163, n. 7, p. 723-730, 2006.

WILLADINO, L.; CAMARA, T. R. Origen y naturaleza de los ambientes salinos. In: REIGOSA, M. J. et al. (Ed.). **La ecofisiología vegetal una ciencia de síntesis**. Madri: Editora Thompsom, 2004. cap. 10, p. 303-330.

WILLADINO, L.; CAMARA, T. R. Tolerância das plantas à salinidade: aspectos fisiológicos e bioquímicos. **Enciclopédia Biosfera**, v. 6, n. 11, p. 1-23, 2010.

XIONG, L.; ZHU, J. Molecular and genetic aspects of plant responses to osmotic stress. **Plant, Cell and Environment**, v. 25, n. 2, p. 131-139, 2001.

YEMMOL L. E. W.; WILLIS, A. J. The estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrone. **Biochemical Journal**, v. 57, p. 508-514, 1954.