

PEDRO JOSÉ HERMÍNIO

**DINÂMICA DA ELEVAÇÃO DO DIÓXIDO DE CARBONO NA ATENUAÇÃO DO  
ESTRESSE SALINO EM PLANTAS DE Videira**

Serra Talhada-PE

2023

**H  
E  
R  
M  
Í  
N  
I  
O**

**P  
J**

**E  
L  
E  
V  
A  
Ç  
Ã  
O  
C  
O  
2  
I  
N  
C  
R  
E  
M  
E  
N  
T  
A**

**·**

**·**

**·**

**2**

**0**

**2**

**2**

**3**

PEDRO JOSÉ HERMÍNIO

**DINÂMICA DA ELEVAÇÃO DO DIÓXIDO DE CARBONO NA ATENUAÇÃO DO  
ESTRESSE SALINO EM PLANTAS DE VIDEIRA**

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

Orientador: Prof. Dr. Sergio Luiz Ferreira da  
Silva

Coorientador: Dr. Hugo Rafael Bentzen Santos

Serra Talhada-PE

2023

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)

---

H554d

Hermínio, Pedro José

Dinâmica da elevação do dióxido de carbono na atenuação do estresse salino em plantas de videira: Incremento de CO<sub>2</sub> como atenuador dos efeitos nocivos da salinidade em características morfofisiológicas em videira / Pedro José Hermínio. - 2023.

53 f. : il.

Orientador: SERGIO LUIZ FERREIRA DA SILVA, UFRPE.

Coorientador: Hugo Rafael Bentzen Santos.

Inclui referências.

Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal Rural de Pernambuco, Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal, Serra Talhada, 2023.

1. Elevado CO<sub>2</sub>. 2. Vitis vinifera. 3. homeostase iônica. 4. fotoproteção. 5. salinidade. I. UFRPE, SERGIO LUIZ FERREIRA DA SILVA,, orient. II. Santos, Hugo Rafael Bentzen, coorient. III. Título

---

CDD 581.15

PEDRO JOSÉ HERMÍNIO

**DINÂMICA DA ELEVAÇÃO DO DIÓXIDO DE CARBONO NA ATENUAÇÃO DO  
ESTRESSE SALINO EM PLANTAS DE VIDEIRA**

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 24/02/2023.

Banca Examinadora

---

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

---

Prof. Dr. Rafael Magalhães Aragão – UFRA  
Examinador Externo

---

Prof. Dr. Josemir Moura Maia – UEPB  
Examinador Externo

A meus amados pais, Lindalva Maria Ferreira Hermínio e Paulo José Hermínio, e meus  
Irmãos por me mostrarem o que significado do amor e apoio diário.

Dedico

## AGRADECIMENTOS

Primeiramente a DEUS, por tudo! Que proporciona as grandes oportunidades da vida, mostrando sempre o caminho, além de me presentear com tantas pessoas de bom coração, que tornaram cada dia mais satisfatório;

Aos meus pais, Paulo Hermínio e Lindalva, por todo o amor, ensinamentos e alicerce a mim oferecido desde o meu primeiro suspiro;

Aos meus irmãos Camila, Cleide, M. Pricila e Paulo, por todo o incentivo e fraternidade;

A instituição, UFRPE – UAST, pela oportunidade de construção e crescimento profissional, principalmente ao Programa de Pós-graduação em Produção Vegetal (PPGPV) que mostrou todos os dias, nos últimos 6 anos, que sempre há o que aprender;

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de pesquisa;

Aos professores do PPGPV, em especial André Lima, Thieres Freire, Mauricio Leite e Eduardo Souza pelas disponibilidades, contribuições e conversas cruciais no ambiente educacional;

Ao nosso Grupo de Pesquisa Agrícola do Semiárido (GPAS) pelos vários momentos de trabalhos, desafios e conversas que permitiram a minha construção profissional;

Ao meu orientador, Sérgio Luiz, pelo conhecimento compartilhado durante o período, e pela confiança, parceria e principalmente paciência, nesta jornada e futuras;

Aos meus colegas de pesquisa, que participaram da minha luta direta ou indiretamente, Elania Freire, Hugo Bentzen, Juracy Barroso, João Paulo, Marcela Albuquerque, Thiala e Vitor Nunes;

Aos meus amigos, representados aqui por Hugo Bentzen, Jerferson Barbosa, Laís Andrade, Lucas Melo, Lorena Andrade, M. Luiza, Rodrigo Camelo, Paulo Miranda, Vitor Nunes;

Aos meus amigos e colegas do tempo de graduação, representados aqui por Carla Barbosa, Gabrielle Oliveira e Gabriel Novaes;

Aos amigos e técnicos administrativos Raliuson e Laercio;

Aos meus amigos e colegas egressos do Mestrado (PPGPV), representados aqui por Alexandre, Cinara, Cléa, Lamon, Franquiele, Janaína, Yara, Mirna;

Aos colegas futuros mestres do PPGPV, representados aqui por Ângela, Astrogilda, Jamiles, Lana, Jeferson Calaça, Jean Carlos;

Aos alunos da graduação (Agronomia) da UAST, em especial aos amigos: Ariel, Aline, Nathan,  
Robson, Sara Alencar;

Aos Doutores, pela amizade e valiosa ajuda: José Edson, Zé Neto, Thalyta e Alan;

Aos servidores e terceirizados da UAST, aqui representados por Claudio, Geraldo Ricardo,  
Marquinhos e Ilo.

## RESUMO GERAL

A salinidade afeta a assimilação de CO<sub>2</sub> nas plantas por meio de modificações estomáticas ou metabólicas, enquanto que concentrações elevadas de CO<sub>2</sub> poderiam estimular a fotossíntese e o crescimento vegetal. Esse estudo teve como objetivo avaliar os efeitos benéficos da elevação da concentração de CO<sub>2</sub> na atenuação de danos metabólicos envolvendo processos de fotossíntese, crescimento, toxicidade iônica e proteção oxidativa em plantas de videira sob salinidade. Mudanças de videira BRS Núbia enxertada sobre o porta-enxerto IAC 572 foram crescidas sob concentrações ambiente (400 ppm) e elevada (800 ppm) de CO<sub>2</sub>, combinadas a irrigação com solução nutritiva controle (0 mM) ou adicionada de NaCl (80 mM NaCl). Nessas condições foram avaliados parâmetros relacionados aos processos de (i) crescimento, pelo conteúdo de matéria seca; (ii) relações hídricas, pelo potencial hídrico foliar, condutância estomática e conteúdo relativo de água; (iii) toxicidade iônica, pela acumulação/partição de Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup> e Cl<sup>-</sup>; (iv) eficiência fotoquímica, por indicadores de fluorescência e de conteúdos de clorofila; (v) proteção oxidativa, por indicadores de danos e proteção enzimática e não enzimática. Os resultados mostraram que o incremento da concentração de CO<sub>2</sub> ambiente aumentou o crescimento vegetal (massa seca de folhas) na ausência e presença de salinidade. Esse efeito benéfico para o crescimento foliar foi associado com um menor acúmulo de Na<sup>+</sup> e Cl<sup>-</sup> nas plantas salinizadas quando expostas ao elevado CO<sub>2</sub>, bem como maior homeostase nutricional (indicada pela relação K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup>). Sob elevado CO<sub>2</sub> as plantas expostas a salinidade apresentam melhor *status* hídrico, uma resposta associada a alterações morfológicas envolvendo a densidade estomática. As plantas submetidas a salinidade apresentaram menores danos oxidativos associados a uma maior síntese de carboidratos em folhas, quando expostas ao CO<sub>2</sub> elevado. Essa redução de danos oxidativos sob alto CO<sub>2</sub> foi associada a menor indução da proteção oxidativa enzimática, porém com relativa indução do sistema de proteção não enzimático. Em conclusão, os dados revelam respostas efetivamente relacionadas com efeitos benéficos da concentração elevada de CO<sub>2</sub> na atenuação de danos metabólicos induzidos pela salinidade em plantas de videira.

*Palavras-chave:* Elevado CO<sub>2</sub>, crescimento, homeostase iônica, fotoproteção, salinidade, *Vitis vinifera*.

## GENERAL ABSTRACT

Salt stress affects CO<sub>2</sub> uptake in plants by stomatal and non-stomatal damages, while that high CO<sub>2</sub> concentrations could stimulate photosynthesis and plant growth. This study aimed to evaluate the beneficial effects of increasing CO<sub>2</sub> concentration on the attenuation of metabolic damage involving processes of photosynthesis, growth, ionic toxicity, and oxidative protection in grapevine plants under salinity. Plants of BRS Nbia vine grafted on IAC 572 rootstock were grown under ambient (400 ppm) and high (800 ppm) CO<sub>2</sub> concentrations, combined with irrigation with control nutrient solution (0 mM) or added NaCl (80 mM NaCl). Under these conditions, parameters related to the processes of (i) growth - by dry matter content; (ii) water relations - by leaf water potential, stomatal conductance, and relative water content; (iii) ionic toxicity - by accumulation/partition of Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup> and Cl<sup>-</sup>; (iv) photochemical efficiency - by fluorescence and chlorophyll content indicators; (v) oxidative protection - by damage indicators and enzymatic and non-enzymatic protection, were evaluated. Data showed that the increase in ambient CO<sub>2</sub> concentration increased plant growth (dry weight of leaves) in the absence and presence of salinity. This beneficial effect on leaf growth was associated with less Na<sup>+</sup> and Cl<sup>-</sup> accumulation in salinized plants when exposed to high CO<sub>2</sub>, as well as greater nutritional homeostasis (indicated by the K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup> ratio). Under high CO<sub>2</sub>, plants exposed to salinity have better water status, a response associated with morphological changes involving stomatal density. Plants subjected to salinity showed less oxidative damage associated with greater synthesis of carbohydrates in leaves when exposed to high CO<sub>2</sub>. This reduction in oxidative damage under high CO<sub>2</sub> was associated with a lower induction of enzymatic oxidative protection, but with a relative induction of the non-enzymatic protection system. In conclusion, the data reveal responses effectively related to the beneficial effects of high CO<sub>2</sub> concentration in the attenuation of metabolic damage induced by salinity in grapevine plants.

*Keywords:* Elevated CO<sub>2</sub>, growth, ionic homeostasis, photoprotection, salinity, *Vitis vinifera*.

## LISTA DE ABREVIATURAS E SIMBOLOS

<i>Car</i>	Carotenóide
<i>Chl</i>	Clorofila
<i>Ci</i>	Concentração intercelular de carbono
<i>DFFF</i>	Densidade de fluxo de fótons fotossintéticos
<i>E</i>	Transpiração
EROs	Espécies reativas de oxigênio
<i>ETR</i>	Taxa relativa de transporte de elétrons
<i>g<sub>s</sub></i>	Condutância estomática
NPQ	Quenching não fotoquímico
<i>PSI</i>	Fotossistema I
<i>PSII</i>	Fotossistema II
qP	Quenching fotoquímico
<i>RuBP</i>	Ribulose-1,5-bisfosfato
<i>Rubisco</i>	Ribulose-1,5-bisfosfatase carboxilase/oxigenase
<i>TBARS</i>	Substâncias reativas ao ácido tiobarbitúrico
Y(II)	Eficiência quântica atual do FSII
AsA	Conteúdo de ascorbato reduzido
De	Densidade estomática
DM	Dano de membrana

## LISTA DE FIGURAS

**Figura 1.** Mecanismo celular submetido à homeostase iônica e sua compartimentalização, indução de antioxidantes e osmólitos em diferentes organelas: a homeostase iônica ocorre através de vários transportadores que auxiliam no influxo de iônico dentro do vacúolo. Abreviaturas: SOD, superóxido dismutase; POX, peroxidase; CAT, catalase; APX, ascorbato peroxidase; DHAR, desidroascorbato redutase; GPX, glutathione peroxidase; GR, glutathione redutase; Pro, prolina; GB, glicina betaína; GABA, ácido  $\gamma$ -aminobutírico; Put, putrescina; Spd, espermidina; Spm, espermina. (ARIF et al., 2020).....15

**Figura 2.** Efeitos do CO<sub>2</sub> elevado na fotossíntese e sua interferência na condutância estomática nas respostas de crescimento das plantas (Círculo verde = cloroplasto; quadrados laranja = células epidérmicas; semicírculos azuis = estômatos; seta vermelha denota um aumento; e seta azul denota uma diminuição; aCO<sub>2</sub> = concentração de CO<sub>2</sub> ambiente; PS = Fotossistemas I e II; ETR = Taxa de transporte de elétrons; EUA = eficiência no uso da água). Fonte adaptada: GAMAGE et al., 2018.....18

**Figura 3.** Medidas de Potencial hídrico foliar ao meio dia ( $\Psi_w$ ), Teor relativo de água (TRA), Condutância estomática ( $g_s$ ) e Dano de Membrana (DM) em mudas de videiras enxertadas (BRS Núbria/IAC 572) cultivadas na ausência (controle – S0) e presença de salinidade (80 mM NaCl – S80) sob concentração de CO<sub>2</sub> ambiente (400 ppm – aCO<sub>2</sub>) ou elevado (800 ppm – eCO<sub>2</sub>) durante 80 dias. Valores seguidos de mesmas letras maiúsculas (A, B) na barra de mesma cor, não diferem entre si para concentração de dióxido de carbono. Valores seguidos de mesmas letras minúsculas (a, b) no grupo de barras, não diferem entre si para o tratamento NaCl, isto pelo teste Tukey ( $p < 0,05$ ).....38

**Figura 4.** Imagens representativas de microscópio óptico do número de estômatos ao final de 80 DAT de idade das videiras enxertadas (BRS Núbria/IAC 572) cultivadas na ausência (controle) e presença de salinidade (80 mM NaCl) sob concentração de CO<sub>2</sub> ambiente (400 ppm) ou elevado (800 ppm) durante 80 dias.....39

**Figura 5.** Análise da modulação do quenching fotoquímico (qP, A), taxa de transporte de elétrons (ETR, B), quenching não-fotoquímico (NPQ, C) e eficiências quântica atual do PSII (Y (II), D) em resposta ao aumento da densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (PAR) e eficiência quântica máxima (Fv/Fm) em mudas de videiras enxertadas (BRS Núbria/IAC 572) cultivadas na ausência (controle – S0) e presença de salinidade (80 mM NaCl – S80) sob

concentração de CO<sub>2</sub> ambiente (400 ppm – aCO<sub>2</sub>) ou elevado (800 ppm – eCO<sub>2</sub>) durante 80 dias.....40

**Figura 6.** Conteúdo de Glutathiona reduzida (GSH, A), Ascorbato reduzido (AsA, B), peróxido de hidrogênio (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, C) e peroxidação lipídica (TBARS, D) em mudas de videiras enxertadas (BRS Núbia/IAC 572) cultivadas na ausência (controle – S0) e presença de salinidade (80 mM NaCl – S80) sob concentração de CO<sub>2</sub> ambiente (400 ppm – aCO<sub>2</sub>) ou elevado (800 ppm – eCO<sub>2</sub>) durante 80 dias. Valores seguidos de mesmas letras maiúsculas (A, B) na barra de mesma cor, não diferem entre si para concentração de dióxido de carbono. Valores seguidos de mesmas letras minúsculas (a, b) no grupo de barras, não diferem entre si para o tratamento NaCl, isto pelo teste Tukey (p<0,05).....42

**Figura 7.** Conteúdo de proteína solúveis (A) e atividade específica de enzimas antioxidantes, como Catalase (CAT, B), Superóxido dismutase (SOD, C) e Peroxidase do ascorbato (APX, D) em mudas de videiras enxertadas (BRS Núbia/IAC 572) cultivadas na ausência (0 mM NaCl) e presença de salinidade (80 mM NaCl) sob concentração de CO<sub>2</sub> ambiente (400 ppm – aCO<sub>2</sub>) ou elevado (800 ppm – eCO<sub>2</sub>) durante 80 dias. Valores seguidos de mesmas letras maiúsculas (A, B) na barra de mesma cor, não diferem entre si para concentração de dióxido de carbono. Valores seguidos de mesmas letras minúsculas (a, b) no grupo de barras, não diferem entre si para o tratamento NaCl, isto pelo teste Tukey (p<0,05)...43

**Figura 8.** Análise de componentes principais (PCA) em biplot para os parâmetros de biomassa, relações hídricas e bioquímicos avaliados em mudas de videiras enxertadas (BRS Núbia/IAC 572) cultivadas na ausência (aCO<sub>2</sub>-S0, quadrado azul (PC2) e eCO<sub>2</sub>-S0, quadrado vermelho (PC1)) e presença (aCO<sub>2</sub>-S80, quadrado vermelho (PC1) e eCO<sub>2</sub>-S80, quadrado azul (PC2)) de salinidade durante 80 dias. O painel (A) mostra a distribuição dos escores, e o painel (B) mostra as cargas (peso) de cada fator, na PCA de ordenação. As variáveis em círculo aberto e preto pertencem a PC3. As variáveis em círculo aberto e preto pertencem a PC3. Abreviações: AsA, Conteúdo de ascorbato reduzido; Carb\_f, Conteúdo de carboidrato na folha; Carb\_c, Conteúdo de carboidrato no caule; Carb\_r, Conteúdo de carboidrato na raiz; Cl\_f, Conteúdo de cloreto na folha; Cl\_c, Conteúdo de cloreto no caule; Cl\_r, Conteúdo de cloreto na raiz; De, Densidade estomática; DM, Dano de membrana; K\_f, Conteúdo de potássio na folha; K\_c, Conteúdo de potássio no caule; K\_r, Conteúdo de potássio na raiz; Na\_f, Conteúdo de sódio na folha; Na\_c, Conteúdo de sódio no caule; Na\_r, Conteúdo de sódio na raiz.....45

## LISTA DE TABELAS

**Tabela 1.** Condutividade elétrica da água lixiviada pelo substrato (CeL) após aplicação de 1 L de água deionizada, ao final da condução do experimento de videiras enxertadas (BRS Núbia/IAC 572) cultivadas na ausência (controle) e presença de salinidade (80 mM NaCl) sob concentração de CO<sub>2</sub> ambiente (400 ppm) ou elevado (800 ppm) durante 80 dias.....29

**Tabela 2.** Massa seca (MS) nos diferentes órgãos de videiras enxertadas (BRS Núbia/IAC 572) cultivadas na ausência (controle) e presença de salinidade (80 mM NaCl) sob concentração de CO<sub>2</sub> ambiente (400 ppm) ou elevado (800 ppm) durante 80 dias.....34

**Tabela 3.** Conteúdo de sódio (Na<sup>+</sup>) nos diferentes órgãos de videiras enxertadas (BRS Núbia/IAC 572) cultivadas na ausência (controle) e presença de salinidade (80 mM NaCl) sob concentração de CO<sub>2</sub> ambiente (400 ppm) ou elevado (800 ppm) durante 80 dias.....35

**Tabela 4.** Conteúdo de potássio (K<sup>+</sup>) órgãos de folha, caule e raiz de videiras enxertadas (BRS Núbia/IAC 572) cultivadas na ausência (controle) e presença de salinidade (80 mM NaCl) sob concentração de CO<sub>2</sub> ambiente (400 ppm) ou elevado (800 ppm) durante 80 dias.....35

**Tabela 5.** Razão potássio/sódio (K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup>) em diferentes órgãos de folha, raiz e caule de videiras enxertadas (BRS Núbia/IAC 572) cultivadas na ausência (controle) e presença de salinidade (80 mM NaCl) sob concentração de CO<sub>2</sub> ambiente (400 ppm) ou elevado (800 ppm) durante 80 dias.....36

**Tabela 6.** Conteúdo de cloreto (Cl<sup>-</sup>) nos diferentes órgãos folha, caule e raiz de videiras enxertadas (BRS Núbia/IAC 572) cultivadas na ausência (controle) e presença de salinidade (80 mM NaCl) sob concentração de CO<sub>2</sub> ambiente (400 ppm) ou elevado (800 ppm) durante 80 dias.....36

**Tabela 7.** Densidade estomática realizado em mudas de videiras enxertadas (BRS Núbia / IAC 572) cultivadas na ausência (controle) e presença de salinidade (80 mM NaCl) sob concentração de CO<sub>2</sub> ambiente (400 ppm) ou elevado (800 ppm) durante 80 dias.....39

**Tabela 8.** Variação do conteúdo de pigmentos fotossintéticos em mudas de videiras enxertadas (BRS Núbia/IAC 572) cultivadas na ausência (controle) e presença de salinidade

(80 mM NaCl) sob concentração de CO<sub>2</sub> ambiente (400 ppm) ou elevado (800 ppm) durante 80 dias.....41

**Tabela 9.** Concentração de carboidrato de folha, caule e raiz de videiras enxertadas (BRS Núbia / IAC 572) cultivadas na ausência (controle) e presença de salinidade (80 mM NaCl) sob concentração de CO<sub>2</sub> ambiente (400 ppm) ou elevado (800 ppm) durante 80 dias.....41

## SUMÁRIO

1.	INTRODUÇÃO GERAL.....	13
1.1.	Salinidade.....	13
1.2.	Elevação do dióxido de carbono e efeitos no vegetal.....	16
1.3.	Impacto da interação salinidade e elevação do CO <sub>2</sub> no vegetal.....	19
1.4.	Aspectos gerais da viticultura.....	20
2.	HIPÓTESE.....	21
3	OBJETIVO.....	21
3.1.	Geral.....	21
3.2.	Específicos.....	21
	CAPÍTULO I.....	23
	CAPÍTULO I – Incremento de CO <sub>2</sub> como atenuador dos efeitos nocivos da salinidade em características morfofisiológicas em videira.....	24
1.	INTRODUÇÃO.....	26
2.	MATERIAL E MÉTODOS.....	28
2.1.	Local, material vegetal e condução dos tratamentos.....	28
2.2.	Estratégia experimental.....	29
2.3.	Medida crescimento e conteúdo de sódio, potássio e cloreto.....	30
2.4.	Determinação das relações hídricas e dano de membrana.....	30
2.5.	Densidade estomática.....	31
2.6.	Medidas de fluorescência da clorofila e conteúdo de pigmentos fotossintéticos.....	31
2.7.	Conteúdo de carboidrato solúveis.....	32
2.8.	Conteúdo de proteínas e atividade enzimática antioxidante.....	32
2.9.	Conteúdo antioxidante, peróxido de hidrogênio e peroxidação lipídica.....	33
3.	RESULTADOS.....	34
3.1.	Crescimento e homeostase iônica em videiras.....	34
3.2.	Relações hídricas e dano de membrana.....	37
3.3.	Fluorescência da clorofila e conteúdo de pigmentos fotossintéticos.....	39
3.4.	Osmólitos compatíveis e sistema antioxidantes.....	41
3.5.	Análise de componentes principais (PCA) .....	44
4.	DISCUSSÃO.....	45
5.	CONCLUSÃO.....	50
6.	REFERÊNCIAS.....	51

## 1. INTRODUÇÃO GERAL

### 1.1. Salinidade

Um dos principais fatores abióticos que limita a produtividade e diminui gradualmente a área cultivada é a salinidade. No último meio século, segundo o WORLD BANK (2016), a disponibilidade per capita em área produtiva caiu cerca de 50%, dado este envolvendo além do crescimento urbano, a deterioração de solos por diversos fatores ambientes, como a salinidade (LIU et al., 2020). As áreas afetadas por algum tipo de salinização chegam a 1,125 bilhões de hectares, dos quais 77 milhões (mi) por práticas antropogênicas, crescendo a uma taxa de 1,5 mi ha ano<sup>-1</sup> (HOSSAIN; SHAH, 2019; SRIVASTAVA; WU; GIRI, 2019). Desta forma, evidenciando a necessidade manejos para convivência ou combate ao acúmulo de sais no solo (JESUS et al., 2015; MUNNS; GILLIHAM, 2015).

O incremento de sais no solo pode se dar naturalmente pela intemperização de rochas, ascensão capilar de solutos inorgânicos (NaCl, CaCl<sub>2</sub>, MgCl<sub>2</sub>, Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> e MgSO<sub>4</sub>) ou em depósitos naturais de água (lagos) (METTERNICHT; ALFRED ZINCK, 2008). Esses processos naturais demandam fatores específicos das regiões, como má drenagem do solo, elevada precipitação e evaporação atmosférica, de tal modo, que sua ocorrência é pequena, quando comparado à salinização secundária, proporcionada pela ação do homem (SHAHID; ZAMAN; HENG, 2018). A adição indireta de solutos inorgânicos por práticas antropogênicas, como a irrigação, adubação química, barragens, resíduos industriais, que modificam e pré-condicionam o ambiente ao acúmulo ao longo do perfil do solo, é o que acelera a salinização (SRIVASTAVA; WU; GIRI, 2019). A adição no solo mais comum ocasionada no manejo agrícola, é o cloreto de sódio (NaCl), por suas características de alta solubilidade em água e abundância na litosfera, apenas o Na<sup>+</sup>, ocupa a 6<sup>o</sup> (sexta) posição em concentração entre os elementos (SCHROEDER, 2017). Já o cloreto, como cofator ou impureza em diversas fontes de adubo, no manejo de nutrição vegetal (LI; TESTER; GILLIHAM, 2017). Um exemplo, é a variação da concentração de NaCl na precipitação, que pode variar de 6 – 50 mg kg<sup>-1</sup>, que foi relacionado inversamente com o afastamento do litoral (MUNNS; TESTER, 2008).

Desta forma, foi criada uma classificação de solo quanto a salinidade, pelo U.S. SALINITY LABORATORY STAFF (1954), que leva em consideração os parâmetros de potencial hidrogeniônico do solo (pH), condutividade elétrica do extrato de saturação do solo (CEe) e porcentagem de sódio trocável (PST), identificando o nível e tipo de salinidade em que ocorre no solo, como isso, podendo adotar estratégias de manejo. De maneira geral a CEe, é

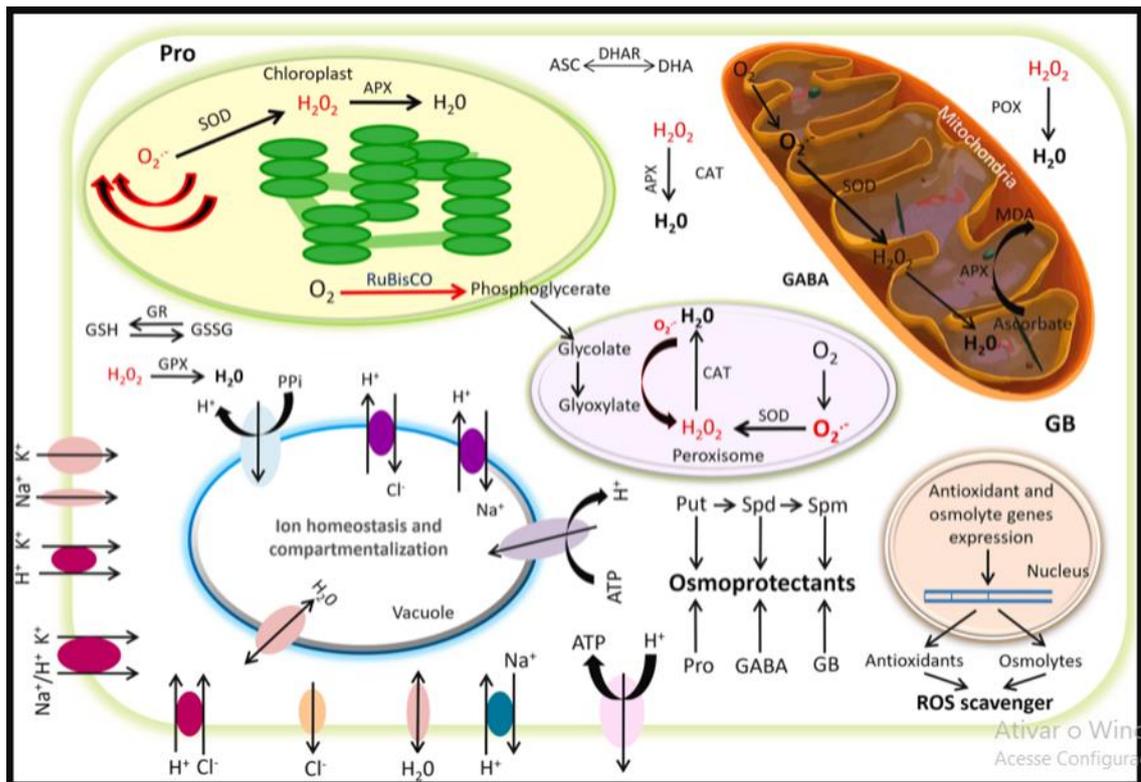
utilizado para caracterizar o nível salinidade, em CEE igual/superior a 2 dS m<sup>-1</sup>, há efeitos sobre o rendimento da videira, prejudicando economicamente a cultura (ZHANG et al., 2002).

A elevação CEE induz a diminuição do potencial osmótico do solo de linearmente, dificultando o acesso a água pela planta, uma vez que seu movimento pelo xilema, se dá por gradiente osmótico (MUNNS et al., 2020). O estresse osmótico causa alterações no metabolismo vegetal, diminuindo as trocas gasosas, como transpiração, condutância estomática e a concentração interna de dióxido de carbono (HNILÍČKOVÁ et al., 2017). A limitação nas trocas gasosas afeta primeiramente o metabolismo fotossintético, que devido à contínua excitação de clorofilas, na falta de equivalentes redutores, há o desvio de elétrons para o oxigênio, levando a produção de espécies reativas de oxigênio (EROs) induzindo a degradação de membranas, organelas e proteínas com posterior a morte celular (WANG et al., 2018; KHALIL, 2020).

Mesmo o vegetal conseguindo o ajustamento osmótico, por meio de osmoprotetores, solutos orgânicos ou acúmulo iônico no tecido/vacúolo, em paralelo ocorre a entrada de íons indesejados causando a toxidez iônica (ARIF et al., 2020). A toxidez iônica é resultante do acúmulo de íons tóxicos (Na<sup>+</sup> e Cl<sup>-</sup>), por meio de canais de baixa/alta seletividade iônica, desequilibrando a homeostase celular e absorção de nutrientes (KHARE; KUMAR; KISHOR, 2015). Um efeito, já bem elucidado trata-se da substituição do potássio pelo sódio, sob ambiente salino o potássio tende a diminuir suas concentrações na planta, enquanto o sódio elevasse (CHEN et al., 2019). Tal mudança leva a problemas nos mecanismos dependentes do potássio, como regulação estomática, turgescência celular e biossíntese de clorofilas, limitando o desenvolvimento (TRÄNKNER; TAVAKOL; JÁKLI, 2018).

A resposta vegetal aos efeitos osmótico e iônico é dependente da adaptabilidade da planta e a concentração salina imposta pelo ambiente (MUNNS; GILLIHAM, 2015). Com isso, as espécies foram classificadas em dois grandes grupos quanto ao grau de tolerância ao ambiente salino: em glicófitas e halófitas (FLOWERS; MUNNS; COLMER, 2015). Plantas glicófitas tem seu crescimento paralisado em solo salino (100 mM a 250 mM), podendo ocasionar até a morte em algumas plantas, além disso, quase todas as plantas cultivadas são classificadas nessa categoria (ACOSTA-MOTOS et al., 2017). Em contrapartida, as halófitas possuem mecanismos mais eficientes/expressivo/específico que lhe confere tolerância acima de 250 mM, e algumas “*extremofilas*” a 400 mM NaCl, mas abrangem apenas 0,2% das espécies catalogadas (FLOWERS; COLMER, 2015).

O estresse provocado pelo sal necessita de várias estratégias adaptativas fisiológicas e bioquímicas, que atuem em sinergia para inibir os efeitos deletérios da salinidade (KRISHNAMURTHY; QINGSONG; KUMAR, 2018). Induzindo mecanismos de tolerância como reguladores do potencial osmótico, protetivos contra acúmulo elementos indesejados ( $\text{Na}^+$  e  $\text{Cl}^-$ ) e EROs (Figura 1), que são os principais efeitos nocivos ao metabolismo (COLMENERO-FLORES et al., 2020).



**Figura 1.** Mecanismo celular submetido à homeostase iônica e sua compartimentalização, indução de antioxidantes e osmólitos em diferentes organelas: a homeostase iônica ocorre através de vários transportadores que auxiliam no influxo de iônico dentro do vacúolo. Abreviaturas: SOD, superóxido dismutase; POX, peroxidase; CAT, catalase; APX, ascorbato peroxidase; DHAR, desidroascorbato redutase; GPX, glutatona peroxidase; GR, glutatona redutase; Pro, prolina; GB, glicina betaína; GABA, ácido  $\gamma$ -aminobutírico; Put, putrescina; Spd, espermidina; Spm, espermina. (ARIF et al., 2020).

Os osmoprotetores mantêm o turgor celular, a estabilidade de membranas e proteínas celulares, além disso, interagem com EROs minimizando danos. O acúmulo de prolina, açúcares e proteínas solúveis em plântulas de couve-flor e brócolis, através de sementes tratadas priming de matriz sólida, demonstraram menores efeitos do estresse salino, representando pela diminuição da peroxidação lipídica e aumento de plântulas viáveis, também visto em plantas de pimenta sob porta-enxerto tolerante (PENELLA et al., 2016; WU et al., 2019).

Mesmo sob alta salinidade, segundo Munss et al. (2020) a grande parte do cloreto de sódio (97 – 98%) no solo é excluído pelas raízes, o restante pode ser compartimentalizado por tecidos específicos ou organelas celulares ou translocados por bombas ativas de anti-porte  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  para os vacúolos. A compartimentalização no vacúolo, por meio de bombas anti-porte é primordial, uma vez, que o citosol é uma região sensível a altas concentrações de  $\text{Na}^+$ , que influencia no ajuste osmótico da relação solo-planta, promovendo o crescimento e desenvolvimento (GUPTA; HUANG, 2014; MARTIN et al., 2020). A simulação a nível de campo, com macieiras modificadas, superexpressão *MdNHX1*, fator de transcrição de antitransportadores  $\text{Na}^+/\text{H}^+$ , demonstrou maior desenvolvimento sob salinidade (LI et al., 2013).

As EROs são moléculas oxidantes, entretanto também atuantes como sinalizadoras do estresse a nível celular, promovendo o aumento da atividade de enzimas e conteúdo de substâncias antioxidantes (ARIF et al., 2020). A atuação do sistema antioxidante é localizado em pontos específicos das células, que possuem sítios de produção de EROs, próximos as cadeias transportadoras de elétrons (cloroplastos e mitocôndria) e no peroxissomos devido ao processo de regeneração do fosfoglicerato (Figura 1). A tolerância do vegetal está diretamente ligada à sua capacidade de eliminar EROs ( $^1\text{O}_2$ ,  $\text{OH}^-$ ,  $\text{O}_2^-$ ,  $\text{H}_2\text{O}_2$ ). Para isso, as plantas tendem a aumentar a atividade de enzimas como superóxido dismutase (SOD), catalase (CAT) e ascorbato peroxidase (APX), assim como antioxidantes não enzimáticos ascorbato e glutatona reduzida, glicina betaína elevando a eficiência de extinção de EROs (YAN et al., 2018; ZHANG et al., 2018).

## **1.2. Elevação do dióxido de carbono e efeitos no vegetal**

Nos últimos três séculos, devido ao maior crescimento e desenvolvimento humano, advento da revolução e expansão industrial, a quantidade e emissões de  $\text{CO}_2$  na atmosfera têm aumentado progressivamente. Contudo, verificasse que cerca de 53% das emissões de  $\text{CO}_2$  ocorreram apenas nos últimos 30 anos (IPCC, 2021).

A concentração atmosférica de  $\text{CO}_2$  atualmente alcança patamares de mais de 400 ppm, representando um aumento em mais de 40% desde o início da revolução industrial (NOAA, 2022). Além disso, estimasse que essa concentração duplique até o final do século, tornando o  $\text{CO}_2$  um dos principais impulsionadores das mudanças climáticas no ecossistema (IPCC, 2021). Segundo o último relatório do IPCC (Painel Intergovernamental Sobre Mudanças Climáticas), aumento na concentração de  $\text{CO}_2$  atmosférico associado a acréscimos de 1,4 – 5,7 °C na média

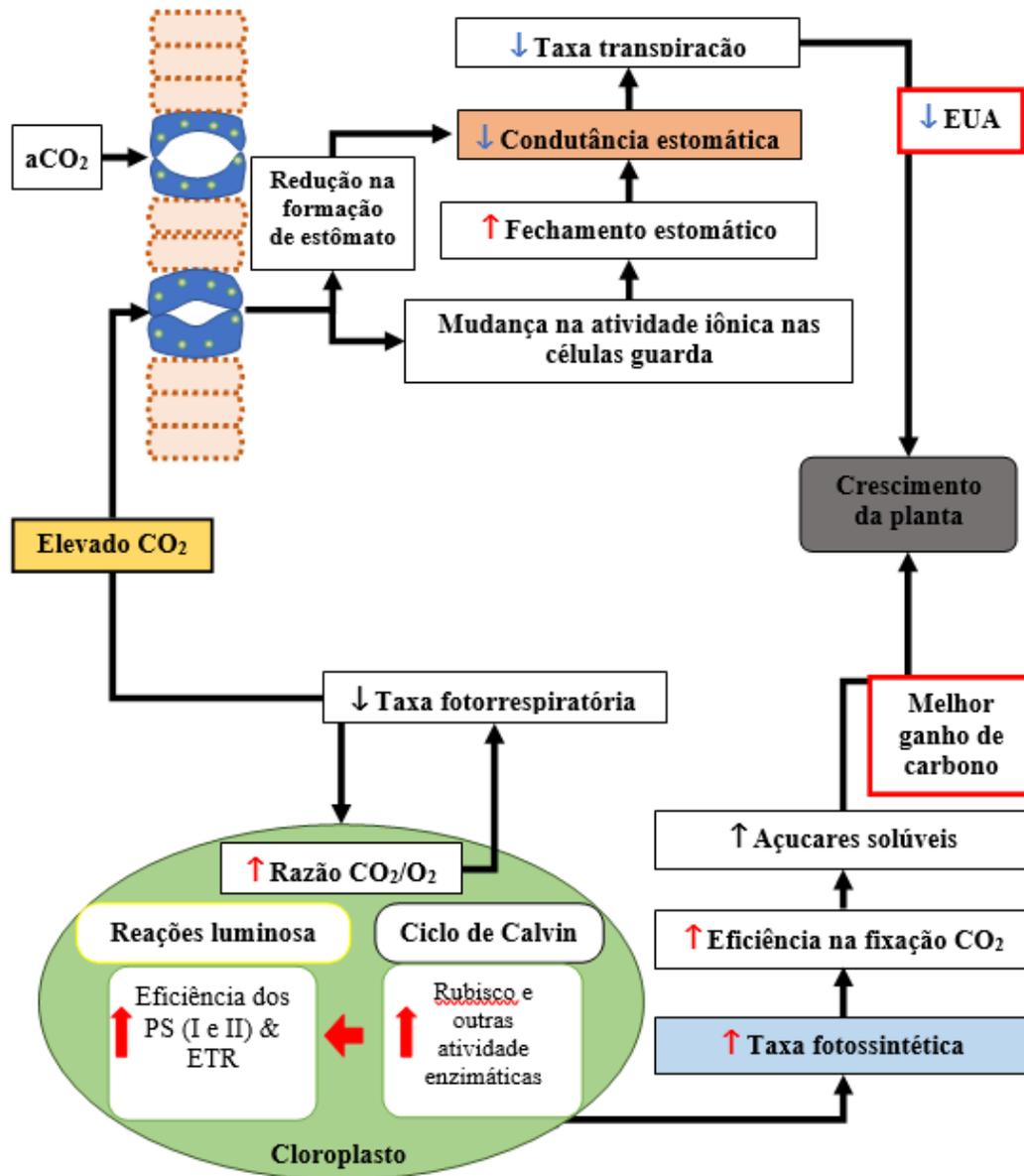
da temperatura, promoverá alterações tanto no regime e/ou quantidade da precipitação, o que pode levar a aumento do estresse hídrico.

Alterações no clima seja regional ou global pode levar a imprevisibilidade na produção vegetal, induzindo ao déficit na oferta de alimentos, sobretudo no cenário de aumento populacional (AINSWORTH; LONG, 2021; BURKE; EMERICK, 2016). Os efeitos de uma atmosfera rica em CO<sub>2</sub> sobre o vegetal, influencia processos relacionados a fotossíntese, respiração, relações hídricas e entres outros pós-fotossintéticos que alteram o crescimento e desenvolvimento da planta, que pode depender do tempo de exposição (BHARGAVA; MITRA, 2021). A eficiência da fotossíntese é dependente da manutenção elevada das pressões parciais relativa de CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub>, melhorando a reação de carboxilação (redução do carbono) da enzima Ribulose-1,5-bifosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco), que pode reagir também com oxigênio iniciando a via de oxidação (fotorrespiração) do carbono (DUSENGE; DUARTE; WAY, 2019). Desta forma, a fotorrespiração um processo dispendioso para planta e que em alto CO<sub>2</sub>, pode ser parcialmente inibida (Figura 2) (WALKER et al., 2016).

De imediato, plantas com metabolismo bioquímico tipo C3 cultivadas sob altas concentrações de CO<sub>2</sub> atmosférico, elevaram a taxa de assimilação de carbono, demonstrando que a elevação da pressão parcial de CO<sub>2</sub> pode tornar os ganhos energéticos mais elevados, principalmente pela queda da fotorrespiração (WANG et al., 2020). Efeito este associado também a maior expressão de genes que codificam enzimas como frutose-1,6-bisfosfatase, transcetolase e aldolase relacionadas à regeneração da ribulose-1,5-bifosfato (WEI et al., 2013). Além de aumento no conteúdo de proteínas responsáveis pela fase de carreamento de elétrons, também foram documentados por meio de transcrição, como a *proteína PSII K*, *proteína PSII D1* e *D2*, e ferredoxina-1, demonstrando que sob CO<sub>2</sub> elevado pode influenciar a fase fotoquímico, elevando a eficiência da utilização da luz (ZHAO et al., 2019).

No entanto, outros estudos também demonstraram nenhum efeito ou reduções a nível de transcrição de genes e proteínas envolvidos na fotoquímica ou na redução do carbono principalmente a longo prazo. A fotossíntese pode ser inibida por feedback, envolvendo o acúmulo de açúcares solúveis, principalmente amido, causado por vias de sinalização que provavelmente inibem a atividade de rubisco diminuindo a assimilação de carbono (DUSENGE; DUARTE; WAY, 2019; LI et al., 2008). A necessidade de açúcares é mediada pelo crescimento de novos tecidos/órgãos, seja eles folhas, caules, raízes, frutos ou sementes que irão depender da plasticidade genética do indivíduo em se desenvolver (Figura 2). Mas de modo geral, plantas em estágios iniciais de desenvolvimento tendem a ser mais responsivas a

concentrações elevada de CO<sub>2</sub> (eCO<sub>2</sub>) principalmente devido ao volume de tecidos em desenvolvimento (sumidouro) (GAMAGE et al., 2018).



**Figura 2.** Efeitos do CO<sub>2</sub> elevado na fotossíntese e sua interferência na condutância estomática nas respostas de crescimento das plantas (Círculo verde = cloroplasto; quadrados laranja = células epidérmicas; semicírculos azuis = estômatos; seta vermelha denota um aumento; e seta azul denota uma diminuição; aCO<sub>2</sub> = concentração de CO<sub>2</sub> ambiente; PS = Fotossistemas I e II; ETR = Taxa de transporte de elétrons; EUA = eficiência no uso da água). Fonte adaptada: GAMAGE et al., 2018.

As relações hídricas também são afetadas de imediato, principalmente pela redução da condutância estomática e transpiração. Um dos reguladores do fluxo da condutância e transpiração nas folhas é a abertura estomática que é regulada pelo turgor celular (ZHANG et

al., 2021). Sob eCO<sub>2</sub> ocorre a concentração iônica do potássio(K<sup>+</sup>) e cálcio(Ca<sup>2+</sup>), juntamente com ânion cloreto (Cl<sup>-</sup>) despolarizando a célula guarda e causando o fechamento do estômato (BREARLEY; VENIS; BLATT, 1997; KIM et al., 2010). No entanto, mesmo reduzindo a abertura estomática, um exemplo com soja, evidenciou a conservação da concentração de CO<sub>2</sub> no mesofilo foliar (SOBA et al., 2020). Em plantas de metabolismo C<sub>4</sub>, mesmo não influenciando a taxa fotossintética, o incremento de CO<sub>2</sub> induziu processos adaptativos, como o sistema antioxidante e trocas gasosas que garantiram o que três genótipos de *Miscanthus spp.* um maior incremento de biomassa (LIANG; PENG; LIU, 2022). Estes efeitos podem permitir o aumento na eficiência no uso da água (EUA) pelos cultivos, levando no futuro a mudanças na quantidade de água utilizada nas práticas de produção agrícola.

### **1.3. Impacto da interação salinidade e elevação do CO<sub>2</sub> no vegetal**

A salinidade vem crescendo a cada ano nos campos produtivos, assim como a pressão parcial de CO<sub>2</sub> na atmosfera. Os efeitos de tal intersecção sobre um cultivo veem demonstrando resultados promissores, uma vez que, a eCO<sub>2</sub> tem mitigados danos ocasionados pelo estresse salino (KERAMAT et al., 2020; SUZUKI et al., 2014).

Os principais efeitos da salinidade no vegetal são mudança no potencial osmótico e alterações iônicas ocasionadas pelo acúmulo de sais nos tecidos (MUNNS; GILLIHAM, 2015). Sendo tais respostas ao estresse osmótico e iônicos inibidas pela elevação do CO<sub>2</sub>, já que taxa fotossintética é mantida, mesmo em menor abertura estomática para espécies como *Solanum lycopersicum* L. e *Shorea platycarpa* F. Heim (DEL AMOR, 2013; NOR LAILATUL WAHIDAH et al., 2017). Deste modo, concomitantemente reduzindo a produção de algumas EROs, como o H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, além de induzir ao ajuste osmótico pela produção de açúcares solúveis, prolina e glicina betaína, em *Citrullus lanatus* [Thunb.] Mansf. (YU et al., 2015). Resultado que diverge dos achados de Leakey et al. (2006), que ao expor a soja por um longo período a eCO<sub>2</sub> não demonstrou alterações na trocas gasosas, principalmente fotossíntese, o que demonstra diferentes resposta a depender da espécie.

Em contrapartida, *Aster tripolium* L. cultivada sob eCO<sub>2</sub> e salinidade por um período de quatro semanas, não demonstrou sinais de aclimação as novas condições de CO<sub>2</sub>, utilizando a energia extra nos mecanismos de tolerância a salinidade, como proteção oxidativa e EUA (GEISSLER; HUSSIN; KOYRO, 2009). Além disso, alguns estudos demonstram que o eCO<sub>2</sub> pode influenciar a relação K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup>, importante indicador de homeostase iônica, aumentando o conteúdo de K<sup>+</sup> sob salinidade (SOUZA et al., 2019; ZHANG et al., 2020). Os efeitos da

interação salinidade e dióxido de carbono embora na maioria dos trabalhos demonstrem efeitos positivos, pouco se sabe a que nível ou quais alterações são sinérgicas entre estes fatores

#### **1.4. Aspectos gerais da viticultura**

A uva possui seu centro de origem na Groelândia e pertencente à família *Vitaceae*. Apresenta um comportamento de planta trepadeira, com caule que apresenta consistência herbácea, ocorrência de gavinhas opostas às folhas, com flores diminutas e coloração verde-clara, completas ou hermafroditas, fruto tipo baga em forma de cacho, apresentando formatos cônico, cilíndrico ou ramoso e folhas alternas com presença de tricomas (KUNH, 1996; SOUSA, 1996; SOUZA, 2013).

Em relação ao modo de propagação é amplamente utilizado o método da enxertia. O primeiro relato de enxertia foi no final do século XIX, para o combate ao filoxera (*Daktulosphaira vitifoliae*), praga de solo, que estava devastando parreirais na Europa (PONGRÁCZ, 1983). O porta-enxerto é responsável por transmitir diversas características agronômicas desejáveis para o enxerto, dentre estas: resistência a pragas, doenças e no solo, assim como maior rusticidade e vigor radicular, possibilitando o desenvolvimento da enxertia (FULLANA-PERICÀS et al., 2020; OLLAT et al., 2016).

Para o enxerto ou copa, são selecionadas as variedades para determinadas condições ambientes, normalmente, são escolhidas as que já estão sendo amplamente consumidas no mercado. Atualmente o melhoramento vegetal, visa além de resistências a pragas e doenças, de maneira geral, selecionar genótipos tolerantes a estresses abióticos e bióticos de modo que o enxerto e porta-enxerto interajam, garantindo a produção e abastecendo a demanda de mercado (KELLER; MILLS; HARBERTSON, 2012; MARTIN et al., 2020).

A viticultura constitui uma atividade econômica que possibilita geração de emprego e renda para diversas regiões. A região Nordeste é considerada a segunda maior produtora de uva do país. Com ênfase no maior estado produtor, Pernambuco; que no ano 2019, foram cerca de 8.256 ha de área plantada cultivada sob irrigação, no Semiárido brasileiro. Esse número sofre oscilações anuais em decorrência da substituição de parreirais antigos que estão contidos na região do Vale do São Francisco, onde, são cerca de duas safras e meias por ano colhidas nas áreas de cultivo (EMBRAPA, 2019). Desta forma, pesquisas voltadas para as dinâmicas atuais e futuras da viticultura irrigada no semiárido são primordiais para a manutenção da produtividade na região.

## 2. HIPÓTESE

Elevação do dióxido de carbono pode atenuar os distúrbios metabólicos induzidos pela salinidade em plantas de videira enxertada, estimulando assim assimilação de carbono e o crescimento.

## 3. OBJETIVO:

### 3.1. Geral:

Avaliar o efeito da elevação do CO<sub>2</sub> na atenuação de danos metabólicos envolvendo os processos de fotoquímicas, relações hídricas, toxicidade iônica e proteção oxidativa em mudas de videira sob efeitos isolados e combinados de salinidade.

### 3.2. Específicos:

- ✓ Avaliar o acúmulo de massa seca em estruturas, como folhas, caules e raízes, além da razão parte área/raiz em mudas de videira sob efeitos isolados e combinados de salinidade e alto CO<sub>2</sub>;
- ✓ Relacionar os conteúdos de Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup> e Cl<sup>-</sup> e estimar a relação K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup> em mudas de videira sob efeitos isolados e combinados de salinidade e alto CO<sub>2</sub>;
- ✓ Relacionar o conteúdo relativo de água (TRA) e dano de membrana (DM) em mudas de videira sob efeitos isolados e combinados de salinidade e alto CO<sub>2</sub>;
- ✓ Avaliar a condutância do mesófilo (*g<sub>s</sub>*) e a relação com a densidade estomática em mudas de videira expostas aos efeitos isolados e combinados de salinidade e alto CO<sub>2</sub>;
- ✓ Avaliar a taxa aparente de transporte e elétrons (ETR), quenching fotoquímico (qP) e não fotoquímico (NPQ), eficiência quântica efetiva (Y(II)) e Eficiência quântica máxima (Fv/Fm) em mudas de videira expostas aos efeitos isolados e combinados de salinidade e alto CO<sub>2</sub>;
- ✓ Verificar as modificações no conteúdo de pigmentos, por meio do conteúdo de clorofilas (*Chl a*, *Chl b*, *Chl totais* e Razão *a/b*) e carotenoides (*Car*) em folhas de mudas de videira sob efeitos isolados e combinados de salinidade e alto CO<sub>2</sub>;
- ✓ Verificar a ocorrência de danos oxidativos com base nos conteúdos de peróxido de hidrogênio (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) e peroxidação de lipídios (TBARS) em folhas de mudas de videira sob efeitos isolados e combinados de salinidade e alto CO<sub>2</sub>;
- ✓ Analisar o conteúdo de carboidratos solúveis em como folhas, caules e raízes em mudas de videira sob efeitos isolados e combinados de salinidade e alto CO<sub>2</sub>;

- ✓ Analisar a atividade antioxidante enzimática, através das enzimas peroxidase do ascorbato (APX), catalase (CAT) e dismutase do superóxido (SOD) em mudas de videira sob efeitos isolados e combinados de salinidade e alto CO<sub>2</sub>;
- ✓ Analisar o conteúdo antioxidantes ascorbato e glutathiona reduzido, em mudas de videira sob efeitos isolados e combinados de salinidade e alto CO<sub>2</sub>;

## **CAPÍTULO I:**

### **INCREMENTO DE CO<sub>2</sub> COMO ATENUADOR DOS EFEITOS NOCIVOS DA SALINIDADE EM CARACTERÍSTICAS MORFOFISIOLÓGICAS EM VIDEIRA**

## **CAPÍTULO I – Incremento de CO<sub>2</sub> como atenuador dos efeitos nocivos da salinidade em características morfofisiológicas em videira**

### **RESUMO**

Os mecanismos fisiológicos induzidos pelo CO<sub>2</sub> elevado relacionados à resistência ao sal nas plantas ainda são pouco conhecidos. Nesse estudo foi testada a hipótese de que altas concentrações de CO<sub>2</sub> ambiente podem melhorar a resistência ao sal favorecendo a homeostase iônica, relações hídricas, proteção oxidativa e alterações morfológicas em plantas de videira. As plantas enxertadas de videira (BRS Núbria/IAC 572) foram cultivadas em condições salinas (80 mM NaCl) e não salinas combinadas com concentrações de CO<sub>2</sub> ambiente (400 ppm) e elevada (800 ppm). De modo a verificar ao final de 80 dias após o transplante, a variação fluorescência do PSII, por meio de curva de luz em plantas pré-adaptadas ao escuro, densidade estomática, as relações hídricas como potencial hídrico ( $\Psi_w$ ), teor relativo de água (TRA) e condutância estomática ( $g_s$ ), além dos conteúdos de massa seca (folha, caule, raiz), potássio (K<sup>+</sup>), sódio (Na<sup>+</sup>) e cloreto (Cl<sup>-</sup>), além do conteúdo de carboidratos solúveis e sistema antioxidante (glutaciona reduzida (GSH) e ascorbato reduzido (AsA), proteínas solúveis, catalase (CAT), superóxido dismutase (SOD) e peroxidase do ascorbato (APX)). O incremento do CO<sub>2</sub> (eCO<sub>2</sub>) aumentou o crescimento vegetal, bem como os níveis de K<sup>+</sup>,  $\Psi_w$ , dano de membrana e as características fotoquímicas (qP, ETR, Y(II)), carboidratos e H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> limitando em conjunto com a salinidade a concentração de Na<sup>+</sup>, Cl<sup>-</sup>, a  $g_s$  e *Chl totais* e o sistema antioxidante (CAT, APX e SOD) nas folhas. Desta forma, os resultados sugerem que o incremento de CO<sub>2</sub> modificam as características tolerância a salinidade, pela melhoria na eficiência de absorção de nutrientes e manutenção do gradiente osmótico, além de ajustar os pigmentos fotossintéticos ativo, elevando a absorção de fótons em conjunto com LHCII. Desta forma, os resultados sugerem que a elevação do dióxido de carbono na atmosfera pode mitigar parcialmente os efeitos da salinização promovida por cloreto de sódio sob o vegetal.

*Palavras-chaves:* Elevado CO<sub>2</sub>, crescimento, homeostase iônica, fotoproteção, salinidade, *Vitis vinifera*.

## ABSTRACT

Physiological mechanisms induced by elevated CO<sub>2</sub> related to salt resistance in plants are still poorly known. We tested the hypothesis that high ambient CO<sub>2</sub> concentration can improve salt resistance favoring ionic homeostasis, water relations, oxidative protection and morphological changes in vine plants. Grafted vine plants (BRS Nbia/IAC 572) were grown under saline (80 mM NaCl) and non-saline conditions combined to ambient (400 ppm) and elevated (800 ppm) CO<sub>2</sub> concentrations. After 80 days of treatments were evaluated: the fluorescence variation of PSII, by means of a light curve in dark-adapted plants, stomatal density, water relations such as water potential ( $\Psi_w$ ), relative water content (RWC) and stomatal conductance ( $g_s$ ), in addition to the contents of dry mass (leaf, stem, root), potassium (K<sup>+</sup>), sodium (Na<sup>+</sup>) and chloride (Cl<sup>-</sup>). The enrichment in CO<sub>2</sub> (eCO<sub>2</sub>) enhanced plant growth, as well as the levels of K<sup>+</sup>,  $\Psi_w$ , DM and the photochemical characteristics (qP, ETR, Y(II)), limiting along with salinity the concentration of Na<sup>+</sup>, Cl<sup>-</sup>, the total chlorophyll and  $g_s$  in leaves. In this way, the results suggest that the enrichment in CO<sub>2</sub> changes the adaptive salinity tolerance characteristics, improves nutrient absorption efficiency and maintenance of the osmotic gradient, in addition to adjusting the active photosynthetic pigments, increasing photon absorption in conjunction with the light-harvesting complex II (LHCII). Thus, the results suggest that the elevation of carbon dioxide in the atmosphere will partially mitigate the effects of salinization promoted by sodium chloride.

*Keywords:* Elevated CO<sub>2</sub>, growth, ionic homeostasis, photoprotection, salinity, *Vitis vinifera*

## 1. INTRODUÇÃO

A irregularidade da precipitação promovido pelas mudanças climáticas, intensificou uso da irrigação, afim de garantir estabilidade de produção agrícola, mesmo com possibilidade de salinização do solo, que aproximadamente ocupa 1 bilhão de hectares (FAO, 2022). As variações climáticas promovidas pelo acúmulo de dióxido de carbono ( $\text{CO}_2$ ) na atmosfera, associada as taxas de emissões atuais relacionadas as atividades industriais, agrícolas e de transporte prevê para 2050, concentrações de 800 ppm de  $\text{CO}_2$  (NOAA, 2022). Mesmo o  $\text{CO}_2$  sendo um importante componente do processo fotossintético vegetal, o aumento da disponibilidade pode levar a mudanças no metabolismo e desenvolvimento vegetal (PAN et al., 2018). O aumento do carbono atmosférico, pode minimizar a necessidade de abertura estomática, o que pode reduzir perda de água (transpiração), implicando em melhor eficiência no uso da água por carbono assimilado (BHARGAVA; MITRA, 2021; GAMAGE et al., 2018). Desta forma, a previsão de uma atmosfera rica em  $\text{CO}_2$  (>800 ppm) pode ser benéfico, principalmente em plantas de metabolismo C3, por minimizar os efeitos nocivos de fatores estressantes, como o fechamento estomático e acúmulo iônico provocado em ambiente salino (BHARGAVA; MITRA, 2021; NOAA, 2022). Entretanto, dados empíricos ainda são escassos, até mesmo para plantas cultivadas, como a videira.

Os principais efeitos da salinidade no vegetal é o estresse osmótico, toxidez iônica e dano oxidativo, consequência da diminuição do potencial osmótico do solo e acúmulo de sais como  $\text{Na}^+$ ,  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$ , além das espécies reativas de oxigênio no vegetal, respectivamente (MUNNS; TESTER, 2008). A curto prazo, o vegetal induz a regulação estomática (diminuição da condutância) para evitar a perda de água, diminuindo o fluxo das trocas gasosas, o que afeta a fixação do carbono (GUPTA; HUANG, 2014). De maneira paralela induz vias para elevar a quantidade de osmolitos compatíveis, como açúcares e aminoácidos, reestabelecendo o gradiente osmótico solo – planta – atmosfera (MAHLOOJI et al., 2018). A continua difusão e concentração de sais específicos, via xilema para os tecidos ou células a longo prazo, promove distúrbios ao vegetal por interferir na homeostase e nas vias metabólicas pelo excesso de íons, tal efeito é denominado de toxicidade iônica (ZHOU-TSANG et al., 2021). Relatos de diminuição da fluorescência da clorofila pelo aumento da concentração de  $\text{NaCl}$  no tecido foliar, associado a menores taxas de transportes de elétrons no fotossistema II (FOZOUNI; ABBASPOUR; DOULATI BANEH, 2012; LIANG; PENG; LIU, 2022).

Ambos os estresses osmótico e iônico, elevam a produção de espécies reativas de oxigênio (EROs), que estimulam os danos oxidativos. Seja por desvio de energia, ocorrendo na

membrana do tilacoíde ou da mitocôndria, induzido pelo desequilíbrio nutricional ou falta de redutores ( $\text{NAD}^+$ ,  $\text{NADP}^+$ ) ao final da via, desviando os elétrons na membrana para o oxigênio livre, possibilitando o surgimento de superóxido ( $\text{O}_2^-$ ), radical hidroxila ( $\text{OH}^-$ ) (MØLLER; JENSEN; HANSSON, 2007). Outra via para produção de EROs, é no processo de regeneração da Rubisco na fotorrespiração, que libera peróxido de hidrogênio ( $\text{H}_2\text{O}_2$ ), metabolismo bastante atuante em baixa concentração de  $\text{CO}_2$  intercelular, que relacionado ao fechamento dos estômatos em plantas sob salinidade (SOUZA et al., 2019).

A elevação do  $\text{CO}_2$  também diminui condutância estomática, no entanto é devido a moléculas sinalizadoras como o ácido abscísico e atividade de canais iônicos específicos de  $\text{Ca}^{2+}$  e  $\text{Cl}^-$ , ambos envolvidos na regulação da turgescência das células guarda (BHARGAVA; MITRA, 2021; FAUSET et al., 2019). Em plantas  $\text{C}_4$ , a relato de diminuição da densidade estomática em folhas anfiestomáticas (LIANG; PENG; LIU, 2022). Porém, a taxa a fotossintética foi mantida ou elevada pela maior concentração intercelular de  $\text{CO}_2$ , o que garante a eficiência de carboxilação da Rubisco e na expressão de proteínas direcionadas a captação e condução de fótons, dependente da espécie estudada (MA; BAI, 2021). Por tanto, o ambiente rico em  $\text{CO}_2$  promove o desenvolvimento vegetal induzindo osmoprotetores (açúcares, aminoácidos), modulando o sistema anatômico, antioxidante e de equilíbrio osmótico (GAMAGE et al., 2018). No entanto, estas respostas podem variar a depender da interação dos fatores ambientais (sal, seca, calor e  $\text{CO}_2$ ), além dos componentes como concentração, tempo de exposição e espécie/acesso (WALKER et al., 2004; SHOKAT; GROSSKINSKY; LIU, 2021; ZANDALINAS et al., 2021).

A tolerância é demonstrada pela capacidade de sobrevivência e conclusão de seu ciclo produtivo do vegetal em ambiente adverso, mantendo o turgor celular, homeostase iônica pela exclusão e/ou compartimentalização de íons do solo para o vacúolo impedindo a toxicidade iônica, além de apresentar maior eficiência na eliminação das espécies reativas ao oxigênio - EROs, protegendo o aparato fotossintético (FLOWERS; COLMER, 2015; OROSCO-ALCALÁ et al., 2021). Uma forma de empregar a tolerância ao sistema produtivo é a enxertia, que consiste na junção de duas espécies ou variedades com características desejáveis distintas (OLLAT et al., 2016; PONGRÁCZ, 1983). Tais atributos podem ser tolerância a determinada doença de solo ou determinado nível de salinização e o outro com qualidades comerciais de alta demanda pelo mercado (CASTRO et al., 2015; LIU et al., 2012). Dessa forma, a utilização de porta-enxertos tolerantes a salinidade tem demonstrado uma maior capacidade de compartimentalizar e de excluir  $\text{Na}^+$  ou  $\text{Cl}^-$ , impedindo a toxicidade iônica na parte aérea, como

é o caso viticultura empregada no Semiárido (COBAN et al., 2020; LUCERO et al., 2017; PÉREZ-JIMÉNEZ; PÉREZ-TORNERO, 2020).

A viticultura na região semiárida brasileira possui expressiva competitividade no atributo produtivo, alcançando quase o dobro da média mundial (FAO, 2018). Apesar disso, a cultura está propensa a altas concentrações de sais, devido às condições edafoclimáticas locais, inibindo seu potencial produtivo (GUIDA-JOHNSON; ABRAHAM; CONY, 2017; NOGUEIRA et al., 2011). Desta forma, em um futuro próximo, a interposição desses fatores, salinidade e elevado CO<sub>2</sub>, pode levar a alterações nas características produtivas, conseqüentemente, explorar os efeitos fisiológicos e iônicos na modulação da tolerância em plantas de videira é primordial. Diante disso, objetivo deste estudo foi avaliar os mecanismos fisiológicos, bioquímicos e iônicos, que podem modular a tolerância das plantas de videira sob salinidade e elevado CO<sub>2</sub>, uma vez que as interações simultâneas desses fatores estão previstos pelo aumento da área salinizada e a contínua emissão de CO<sub>2</sub>, em especial para a região do Semiárido.

## 2. MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1. Local, material vegetal e condução dos tratamentos

O experimento foi realizado com mudas de videira (*Vitis vinífera* L.) variedade BRS Núbia (Michele Palieri x Arkansas 2095), enxertada sobre o porta-enxerto IAC 572 Jales resultante do cruzamento 101-14 MGT (*Vitis Riparia* x *Vitis rupestris*) x *Vitis caribaea*, pela técnica de fenda cheia, obtidas a partir de viveiro comercial. As mudas em estágio de pós-enxertia (60 dias após enxertia) foram transferidas para vasos plástico de 5,0 L contendo areia lavada e vermiculita (v/v), e transferidas para o ambiente controlado, câmara de crescimento artificial (FITOTRON – SCG – 120), irrigadas a cada dois dias com solução nutritiva de Hoagland e Arnon, (1950) a meia força. Durante o experimento as condições climáticas da câmara foram temperatura de 30 °C dia/26 °C noite, umidade relativa de 65% dia/75% noite, luminosidade de 350 µmol de fótons m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> com fotoperíodo de 12 horas. Para os tratamentos com dióxido de carbono (CO<sub>2</sub>) as plantas foram crescidas sob concentração de CO<sub>2</sub> ambiente (aCO<sub>2</sub> – 400 ppm) ou elevada (eCO<sub>2</sub> – 800 ppm).

Aos 10 dias após o transplante (DAT), as plantas foram divididas em dois grupos, dentro de cada concentração de CO<sub>2</sub>, o grupo controle e o salino, ambos irrigados com a solução nutritiva. Entretanto, o tratamento salino recebeu o incremento de 80 mM NaCl, no volume de irrigação, sendo aplicado a cada dois (2) dias. Aos 22 DAT, foi realizada a uniformização das

plantas, por meio da poda dos ramos. O critério de uniformização foi deixar 2 a 3 ramos principais, contendo 8 a 10 gemas por ramo, permitindo o crescimento comparativo entre as plantas controle e sob estresse. O desenvolvimento das plantas perdurou até 80 DAT, nas respectivas condições de cada tratamento, em que foi realizado coletas de dados ao final do período. Além disso, após as devidas coletas, foi aplicada uma lâmina de lixiviação de 1,5 L por vaso, com o objetivo de examinar possíveis discrepâncias na condutividade elétrica da solução do substrato. A condutividade elétrica da solução lixiviada (CeL) foi medida, por meio de condutivímetro de bancada os resultados foram demonstrados em  $\text{dS m}^{-1}$ .

**Tabela 1.** Condutividade elétrica da água lixiviada pelo substrato (CeL) após aplicação de 1 L de água deionizada, ao final da condução do experimento de videiras enxertadas (BRS Núbia/IAC 572) cultivadas na ausência (controle) e presença de salinidade (80 mM NaCl) sob concentração de  $\text{CO}_2$  ambiente (400 ppm) ou elevado (800 ppm) durante 80 dias.

[ $\text{CO}_2$ ]	NaCl	CeL ( $\text{mS cm}^{-1}$ )
400 ppm	0 mM	5,34 Bb
	80 mM	17,51 Ba
800 ppm	0 mM	14,416 Ab
	80 mM	39,958 Aa
CV (%)		13,89

Valores seguidos de mesmas letras maiúsculas (A, B) na coluna, não diferem entre si para concentração de dióxido de carbono. Valores seguidos de mesmas letras minúsculas (a, b) na coluna, não diferem entre si para o tratamento NaCl, isto pelo teste Tukey ( $p < 0,05$ ).

## 2.2. Estratégia experimental

O experimento foi realizado em delineamento inteiramente casualizado (DIC), com tratamento dispostos em arranjo fatorial  $2 \times 2$ , duas concentrações de NaCl (0 e 80 mM) e duas concentrações de  $\text{CO}_2$  ( $\text{CO}_2$  ambiente – 400 ppm e  $\text{CO}_2$  elevado - 800 ppm), com cinco repetições por tratamento com um total de 20 parcelas experimentais. Cada parcela foi constituída por um vaso contendo uma planta. Os dados das variáveis foram submetidos ao teste F a 5% de probabilidade por meio de análise e as médias das variáveis foram comparadas pelo teste de Tukey em mesmo nível de significância, através do software “Rstudio”. Além disso, foi utilizada análise de componentes principais (PCA), no intuito de agrupar os parâmetros de maior relevância, a fim de entendimento geral das respostas estudadas sob os tratamentos. Desta forma, para a PCA foi utilizado o “XLSTAST”, versão 2018, complemento do software “Microsoft Excel”.

## 2.3. Medida crescimento e conteúdo de sódio, potássio e cloreto

Ao final de 80 DAT, as plantas foram separadas em folha, caule e raiz secas estufa de circulação de ar forçada, à temperatura de 55 °C, até a obtenção de massa constante que perdurou por cerca de três dias. A medida comparativa de crescimento foi obtida por meio de balança analítica, através do acúmulo de massa seca no decorrer desenvolvimento vegetal no período experimental.

Para a quantificação de sódio ( $\text{Na}^+$ ), potássio ( $\text{K}^+$ ) e cloreto ( $\text{Cl}^-$ ), primeiramente foi obtido o extrato aquoso do material vegetal seco, separados em folha, caule e raiz, sendo triturado em moinho de facas com peneira de 2 mm. A extração foi realizada com 0,2 g de massa seca por amostra para cada estrutura, para um volume de 30 ml de água ultrapura e colocados em tubos de rosca. Submetendo os tubos a banho maria [100 °C, 1 h], após retirado, esperou-se chegarem a temperatura ambiente para proceder com a filtragem. Posteriormente a determinação do conteúdo de  $\text{Na}^+$  e  $\text{K}^+$ , ocorreu pela excitação de seus átomos ionizáveis pela chama, utilizando como base na curva padrão pré-estabelecida, antes da leitura propriamente dita, sendo expressos em  $\mu\text{mol g}^{-1}$  MS (VIÉGAS et al., 2001). No momento das leituras em fotômetro de chama, se dá por necessário, o extrato ser diluído para adequação na faixa de amplitude do aparelho, após a quantificação, também foi expresso a relação de  $\text{K}^+/\text{Na}^+$ .

O conteúdo cloreto ( $\text{Cl}^-$ ) sucedeu por meio do método de titulação, como descrito por Ferreira-Silva et al., 2008. Com 20 ml de extrato, mais indicador (1 mL) de cromato de potássio ( $\text{K}_2\text{CrO}_4$ ) à 5% (p/v), titulando com nitrato de prata ( $\text{AgNO}_3$ , 28 mM), o resultado foi expresso em  $\mu\text{mol g}^{-1}$  MS.

#### **2.4. Determinação das relações hídricas e dano de membrana**

Duas folhas próximas totalmente expandidas por planta foram selecionadas para leituras pontuais de condutância estomática ( $g_s$ ), utilizando porômetro modelo SC-1 (DECAGON DEVECE, USA), no período de 10:00 às 11:00 da manhã. Logo após, três folhas totalmente desenvolvidas foram extraídas em diferentes posições na planta, a partir do terceiro nó (sentido vertical), para determinação do potencial hídrico foliar ( $\Psi_w$ ), teor relativo de água (TRA) e dano de membrana (DM). O  $\Psi_w$  foi medido por meio da câmara de Scholander modelo 1505D-EXP (PMS Instrument Company, USA), no horário entre 11:30 – 12:30.

O TRA foi medido, retirando cerca de 10 discos foliares, com cerca de 5 mm de diâmetro, pesando em balança analítica para determinação da massa fresca (MF), sendo logo após, imergido em 30 ml de água destilada por 24 h, determinando a massa turgida (MT) e posteriormente determinando a massa seca (MS), secando os discos em estufa a 55 °C por 48

h. Desta forma, O TRA foi obtido pelo método de Weatherley (1950), relacionando  $CRA = [(MF - MS) / (MT - MS)] \times 100$ . O dano de membrana (DM) pelo vazamento de eletrólitos adaptado de SCOTTI-CAMPOS, et al. (2013), retirou 10 discos foliares e imergiu em 20ml de água deionizada à 25 °C, que após 24 h, a medida da condutividade elétrica (L1). Em seguida, imposta ao banho-maria (100 °C, por 1 h), que após o resfriamento (25 °C), ocorreu a segunda leitura de condutividade elétrica (L2). O extravasamento de eletrólito foi estimado, por meio da equação:  $\%DM = (L1 / L2) \times 100$ .

## 2.5. Densidade estomática

A quantificação do número de estômatos foi realizada ao final dos 80 DAT, através da aplicação de Cianocrilato ( $C_5H_5NO_2$ ) na folha, após isso, pressionando lâminas de vidro durante 30 segundos (SEGATTO et al., 2004). Após isso, as imagens estomáticas foram obtidas com o auxílio de microscópio óptico modelo LX500 com câmera digital acoplada, com lente de 10X. Posteriormente, foi determinado a densidade estomática ( $De$ , Número de estômatos. $mm^{-2}$ ) por meio do software “image-Pro Plus 4.5.029”.

## 2.6. Medidas de fluorescência da clorofila e conteúdo de pigmentos fotossintéticos

Foi realizado as leituras de fluorescência com o fluorômetro portátil modelo Mini-PAM II (Walz GmbH, Effeltrich, Germany), em plantas pré-adaptadas ao escuro (50min), no período da manhã entre 07:00 – 11:00, aos 80 DAT. Realizando curvas de densidade de fluxos de fótons fotossintéticos (DFFF), variando de 0, 25, 45, 65, 90, 125, 190, 285, 420, 625, 820, 1150 e 1500  $\mu mol m^{-2} s^{-1}$ , desta forma observando os parâmetros de eficiência quântica efetiva do PSII Y(II), quenching não fotoquímico (NPQ), quenching fotoquímico (qP), taxa de transporte de elétrons (ETR) e eficiência quântica máxima (Fv/Fm).

O conteúdo de pigmento foliar foi realizado após a medidas de fluorescência, na mesma região utilizada para leitura da curva de luz. Adaptando a metodologia de Lichtenthaler e Buschmann (2001), foi pesado cerca de 0,2 g de MF de folhas de cada planta, imersas em 10 ml de álcool a 95%. Após de cerca de 48 horas ou o tecido ficar branco, foram realizadas leituras espectrométricas nos comprimentos de onda 470, 664 e 648 nm. Sendo calculado conteúdo de pigmento de clorofila *a* (*Chl a*), *b* (*Chl b*), totais (*Chl totais*) e carotenoides (*Car*) pelas seguintes equações:  $Chl a = [13,36A_{664} - 5,19A_{648}]$ ,  $Chl b = [27,43A_{648} - 8,12A_{664}]$ ,  $Chl totais = [Chl a + Chl b]$  e  $Car = [(1000A_{470} - 2,13(Chl a) - 97,64(Chl b))/209]$ , em que o “A” é a absorvância no respectivo comprimento de onda e o resultado sendo estimado para mg g<sup>-1</sup> MF.

## **2.7. Conteúdo de carboidrato solúveis**

A determinação colorimétrica do conteúdo e carboidrato solúveis ocorreu pelo método descrito por DUBOIS et al. (1956), com base em curva padrão de glicose anidra [180 µg mL<sup>-1</sup>]. O extrato aquoso foi obtido por meio de 0,2 g de MS de folha, caule ou raiz para 30 ml de água ultrapura, submetido ao banho maria (95 °C, 1 h) em tubos rosqueados. Ao final do período os tubos foram resfriados e o líquido foi filtrado, sendo utilizado o extrato para quantificação. O ensaio foi realizado utilizando tubos de ensaio (13 cm de altura, 3 mm Ø), em que sucedeu a adição de 0,5 ml de extrato, 0,5 mL de fenol a 5% e ácido sulfúrico puro, depois de 10 (dez) minutos, os tubos foram agitados em vortex para homogeneização da reação. Em seguida, aguardou 20 (vinte) minutos antes de realizar as leituras no espectro a 490 nm, sendo os valores expressos em µmol g<sup>-1</sup> MS.

## **2.8. Conteúdo de proteínas e atividade enzimática antioxidante**

O conteúdo de proteínas solúveis da massa seca liofilizada (MS) foi determinado com base no método descrito por BRADFORD (1976), através de uma curva padrão previamente elaborada, com concentrações crescentes de BSA (albumina de soro bovino), sendo determinada em mg proteína g<sup>-1</sup> MS. A extração foi iniciada pesando-se 0,1 g de MS, sendo maceradas e solubilizadas com 2 ml de tampão de extração contendo Tris-HCl [100 mM; pH 8], contendo glicerol [20%], Triton X100 [0,1%] e PEG [3%]. O extrato foi inserido em tubos microtubos, identificados e passaram por centrifugação [10.000 g por 15 minutos]. Para as leituras espectrométricas em 595 nm, alíquotas de 100 µL da amostra foi misturado há 1 ml de solução de Bradford, em tubos de ensaio, homogeneizado em agitador de vortex, após 15 minutos as leituras foram realizadas.

A atividade da catalase (CAT) foi determinada conforme Havar e Mchale (1987). Alíquotas de 12,5 µL de extrato proteico foram adicionados a 900 µL de tampão fosfato de potássio [50 mM, pH 7,0, a 30 °C], mais 37,5 µL do tampão de extração e acrescido 50 µL de peróxido de hidrogênio a 300 mM, acompanhando o decaimento da absorbância a 240 nm em espectrofotômetro durante 300 segundos, em intervalos de 30 seg. A atividade da enzima será calculada com base no coeficiente de extinção molar de 36 mM<sup>-1</sup> cm<sup>2</sup>, a 240 nm, para o H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> e expressa em sua forma específica, µmol H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> g<sup>-1</sup> proteína min<sup>-1</sup>.

Para a determinação da superóxido dismutase (SOD) pelo método de Giannopolitis e Ries (1977). Em que, 100 µL do extrato proteico foi transferido para tubos protegidos da luz contendo 1660 µL de tampão de ensaio contendo fosfato de potássio [50 mM, pH 7,8],

metionina [13 mM] e EDTA [1 mM], 200  $\mu\text{L}$  de Azul de nitrotetrazólio (NBT, 1 mM). A iniciando a reação pela adição de 40  $\mu\text{L}$  de riboflavina [1 mM] e a exposição rápida a luz, por meio do acondicionamento em caixa de madeira com lâmpada [30 watts, 30  $\mu\text{mol}$  de fótons  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ], por 6 minutos. Paralisando a reação ao desligar a luz, protegendo os tubos com papel laminado até a leitura em 540 nm. Sendo a atividade enzimática estimada pela capacidade de redução do NBT, equivalendo uma unidade de SOD a inibição de 50% da taxa de fotoredução do NBT, expressando em U.A.  $\text{g}^{-1}$  proteína  $\text{min}^{-1}$ .

O meio de extração para peroxidase do ascorbato (APX), foi o mesmo tampão de extração proteica, com adição de 0,5 mM de ácido ascórbico ao tampão de extração, assim como descrito por NAKANO e ASADA (1981). O ensaio, ocorreu com 25  $\mu\text{L}$  de extrato com 900  $\mu\text{L}$  da solução ensaio tampão fosfato de potássio [50 mM, pH: 6,0 e ascorbato 0,5 mM], 25  $\mu\text{L}$  do tampão de extração e 50  $\mu\text{L}$  de peróxido de hidrogênio ( $\text{H}_2\text{O}_2$ ) a 20 mM. As leituras espectrofotométricas foram realizadas em cubeta de quartzo, a uma absorvância de 290 nm durante 3 minutos, em intervalos de 15 segundos. Estimando através do coeficiente molar de 2,8  $\text{mM}^{-1} \text{cm}^{-1}$  e os resultados expressos em  $\text{nmol AsA g}^{-1}$  proteína  $\text{min}^{-1}$ .

## **2.9. Conteúdo antioxidante, peróxido de hidrogênio e peroxidação lipídica**

As medidas de conteúdo antioxidante, como ascorbato (AsA) e glutathiona (GSH) reduzidos, foi quantificado em amostras de folhas frescas (0,2 g) maceradas em almofariz na presença de nitrogênio líquido, seguido da solubilização em 2 ml solução de TCA [5%], acondicionando em microtubos para a centrifugação [10.000 g, 30 min a 4 °C], e posterior aquisição do extrato (sobrenadante). O conteúdo de ascorbato reduzido (AsA) decorreu conforme Kampfenkel et al. (1995). Alíquotas (100  $\mu\text{L}$ ) do sobrenadante foram adicionadas ao meio de reação com 0,3 ml de tampão fosfato de potássio [200 mM, pH 7,4], 100  $\mu\text{L}$  de água destilada, 500  $\mu\text{L}$  de TCA [1%], 400  $\mu\text{L}$  de  $\text{H}_3\text{PO}_4$  [42%], 400  $\mu\text{L}$  de biperidina [4%], 200  $\mu\text{L}$  de  $\text{FeCl}_3$  [3%]. Após isso, foram levados ao banho maria [42 °C, 30 min] e em seguida sucederam as leituras no espectro há 525 nm. O conteúdo de GSH foi determinado conforme Griffith (1980), alíquotas de 200  $\mu\text{L}$  do sobrenadante foram adicionadas ao meio de reação contendo 2,6 ml de tampão fosfato de potássio [150 mM, pH 7,4] e 200  $\mu\text{L}$  de DTNB (ácido 5,5' ditio-bis-nitrobenzóico) 6 mM em tampão fosfato potássio [100 mM, pH 7,0]. Os tubos foram levados ao banho maria [30 °C, 10 min] e em seguida realizadas leituras a 412 nm. Ao final, os dados de AsA e GSH serão estimados com base em curva padrão e expresso em  $\mu\text{mol g}^{-1}$  MF.

O conteúdo de peróxido de hidrogênio, foi adaptado de Velikova, et al. (2000), a quantificação do teor peróxido de hidrogênio ( $H_2O_2$ ) o extrato utilizado foi o mesmo do AsA. No ensaio, 500  $\mu$ L do sobrenadante foi adicionado ao meio de reação contendo 500  $\mu$ L de tampão de fosfato de potássio [100 mM, pH 7,0] e 1000  $\mu$ L iodeto de potássio [1 M]. A absorvância ocorreu em leituras de 390 nm, com o teor de  $H_2O_2$  estimado com base em curva padrão, sendo expresso em mmol  $g^{-1}$  MF. Já a peroxidação lipídica sucedeu pelo conteúdo de substâncias reativas ao ácido tiobarbitúrico (TBARS), descrito por Heath e Packer (1968), utilizando o mesmo extrato de AsA. Para o ensaio, 500  $\mu$ L de extrato foram adicionadas em 2 ml de solução de reação contendo TCA [20%] e ácido tiobarbitúrico [0,5%], em tubos de rosca. As soluções ensaio foram aquecidas em banho maria [95 °C, 1 h], e após imposta em banho de gelo para paralisação da reação. As leituras ocorram em dois comprimentos de onda (532 e 600 nm), obtendo os valores de absorvância para cada repetição. O coeficiente de extinção molar [ $155 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$ ] foi utilizado para a determinação da atividade do complexo TBARS - MDA, que posteriormente foi expresso os resultados na base de nmol  $g^{-1}$  MF.

### **3. RESULTADOS**

#### **3.1. Crescimento e homeostase iônica em videiras**

As plantas demonstraram crescimento diferencial após período de exposição aos tratamentos, para o acúmulo de matéria seca em todos os órgãos e na razão parte aérea/raiz (Tabela 1). A matéria seca de folha foi o principal parâmetro afetado sob atmosfera de 800 ppm de dióxido de carbono ( $eCO_2$ ), aumentando em 35,5% ou 135% sob salinidade, o que elevou a relação parte aérea/raiz (Tabela 2). Porém, sob efeito 400 ppm de dióxido de carbono e irrigação salina, as plantas demonstraram atraso na eclosão das gemas, além de sintomas de perda de turgor celular, apresentados na forma de murcha foliar. Já a salinidade repercutiu de maneira geral, diminuindo em 61%, 38% e 48% para folha, caule e raiz, respectivamente, porém este reflexo não teve influência na relação parte aérea/raiz (Tabela 2).

**Tabela 2.** Massa seca (MS) nos diferentes órgãos de videiras enxertadas (BRS Núbia/IAC 572) cultivadas na ausência (controle) e presença de salinidade (80 mM NaCl) sob concentração de CO<sub>2</sub> ambiente (400 ppm) ou elevado (800 ppm) durante 80 dias.

[CO <sub>2</sub> ]	NaCl	Folha	Caule	Raiz	Parte aérea /
		(g)			Raiz
400 ppm	0 mM	8,94 Ba	12,18 Aa	8,79 Aa	2,49 Ba
	80 mM	2,32 Bb	7,66 Ab	3,89 Ab	2,64 Ba
800 ppm	0 mM	11,44 Aa	13,25 Aa	7,92 Aa	3,32 Aa
	80 mM	5,56 Ab	9,34 Ab	4,74 Ab	3,27 Aa
CV (%)		9,89	17,49	14,18	10,63

Valores seguidos de mesmas letras maiúsculas (A, B) na coluna, não diferem entre si para concentração de dióxido de carbono. Valores seguidos de mesmas letras minúsculas (a, b) na coluna, não diferem entre si para o tratamento NaCl, isto pelo teste Tukey (p<0,05).

De maneira geral, as plantas inibiram a translocação de Na<sup>+</sup> para as folhas, mantendo concentrações duas vezes maior no caule e raiz, em ambas concentrações de CO<sub>2</sub> (Tabela 3). O enriquecimento com CO<sub>2</sub> diminuiu o acúmulo de sódio em 38,2% nas folhas, sob salinidade (Tabela 3). Entretanto, a concentração de Na<sup>+</sup> em caule e raiz, aumentou em 23 e 35% em relação a atmosfera ambiente (400 ppm CO<sub>2</sub>), respectivamente (Tabela 3). A irrigação salina promoveu o incremento significativo do Na<sup>+</sup> em todas as partes do vegetal elevando em média 5,14 vezes, quando comparado com a ausência de NaCl (Tabela 3).

**Tabela 3.** Conteúdo de sódio (Na<sup>+</sup>) nos diferentes órgãos de videiras enxertadas (BRS Núbia/IAC 572) cultivadas na ausência (controle) e presença de salinidade (80 mM NaCl) sob concentração de CO<sub>2</sub> ambiente (400 ppm) ou elevado (800 ppm) durante 80 dias.

[CO <sub>2</sub> ]	NaCl	Folha	Caule	Raiz
		(μmol g <sup>-1</sup> MS)		
400 ppm	0 mM	40,21 Ab	75,61 Ab	151,12 Ab
	80 mM	261,73 Aa	343,95 Ba	463,89 Ba
800 ppm	0 mM	34,14 Ab	81,34 Ab	92,92 Bb
	80 mM	161,75 Ba	425,04 Aa	628,06 Aa
CV (%)		17,11	10,06	17,8

Valores seguidos de mesmas letras maiúsculas (A, B) na linha, não diferem entre si para concentração de dióxido de carbono. Valores seguidos de mesmas letras minúsculas (a, b) na linha, não diferem entre si para o tratamento NaCl, isto pelo teste Tukey p<0,05.

O eCO<sub>2</sub> promoveu o aumento no conteúdo de K<sup>+</sup> na ausência ou presença de NaCl comparados nos parâmetros de folha, caule e raiz, exceto em folha sob 80 mM NaCl que não foi considerado significativa (Tabela 4). A exemplo, dentro do nível salino de 80 mM NaCl para caule houve uma adição de 56,28% de K<sup>+</sup> (Tabela 4). A salinidade reduziu aproximadamente 50% a concentração de potássio para caule e raiz, aumentando em folha em

25% em aCO<sub>2</sub> (400 ppm) sob salinidade, quando comparado ao seu controle (0 mM NaCl), ver Tabela 4.

**Tabela 4.** Conteúdo de potássio (K<sup>+</sup>) órgãos de folha, caule e raiz de videiras enxertadas (BRS Núbia/IAC 572) cultivadas na ausência (controle) e presença de salinidade (80 mM NaCl) sob concentração de CO<sub>2</sub> ambiente (400 ppm) ou elevado (800 ppm) durante 80 dias.

[CO <sub>2</sub> ]	NaCl	Folha	Caule	Raiz
		(μmol g <sup>-1</sup> MS)		
400 ppm	0 mM	826,03 Bb	712,12 Ba	632,22 Ba
	80 mM	1034,11 Aa	312,69 Bb	297,04 Bb
800 ppm	0 mM	1018,14 Aa	795,24 Aa	722,40 Aa
	80 mM	986,87 Aa	488,66 Ab	405,33 Ab
CV (%)		5,65	7,81	5,12

Valores seguidos de mesmas letras maiúsculas (A, B) na coluna, não diferem entre si para concentração de dióxido de carbono. Valores seguidos de mesmas letras minúsculas (a, b) na coluna, não diferem entre si para o tratamento NaCl, isto pelo teste Tukey (p<0,05).

A interação dos fatores na razão K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup> em folha e raiz expressou aumento de 39,62% a 94,93%, apenas com a elevação do CO<sub>2</sub> (Tabela 5). No entanto, o incremento NaCl na irrigação causou uma contração na relação iônica em todas as estruturas vegetais estudadas (Tabela 5). Ao analisar os níveis de sais dentro de cada atmosfera de CO<sub>2</sub>, a redução na folha variou de 5,38 a 4,84, no caule em torno de 9 e na raiz 6,47 a 12,39 vezes a razão K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup> em aCO<sub>2</sub> e eCO<sub>2</sub>, respectivamente (Tabela 5).

**Tabela 5.** Razão potássio/sódio (K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup>) em diferentes órgãos de folha, raiz e caule de videiras enxertadas (BRS Núbia/IAC 572) cultivadas na ausência (controle) e presença de salinidade (80 mM NaCl) sob concentração de CO<sub>2</sub> ambiente (400 ppm) ou elevado (800 ppm) durante 80 dias.

[CO <sub>2</sub> ]	NaCl	Folha	Caule	Raiz
400 ppm	0 mM	21,43 Ba	9,44 Aa	4,14 Ba
	80 mM	3,98 Ab	0,91 Ab	0,64 Ab
800 ppm	0 mM	29,92 Aa	9,95 Aa	8,07 Aa
	80 mM	6,18 Ab	1,15 Ab	0,65 Ab
CV (%)		17,25	5,12	24,22

Valores seguidos de mesmas letras maiúsculas (A, B) na coluna, não diferem entre si para concentração de dióxido de carbono. Valores seguidos de mesmas letras minúsculas (a, b) na coluna, não diferem entre si para o tratamento NaCl, isto pelo teste Tukey (p<0,05).

Em relação ao conteúdo de cloreto, que apresentou sob eCO<sub>2</sub> à 80 mM NaCl houve uma diminuição de 30,68% na folha (Tabela 6). O inverso ocorreu para caule e raiz, em que ambos elevaram 100 e 18% da concentração comparando com aCO<sub>2</sub> a mesmo nível de salinidade (Tabela 6). A elevação do nível de NaCl na irrigação repercutiu no incremento de cloreto,

multiplicando em média 6,08, 2,87 e 2,19 vezes na ordem de folha, caule e raiz, para qualquer nível de CO<sub>2</sub> aplicado (Tabela 6).

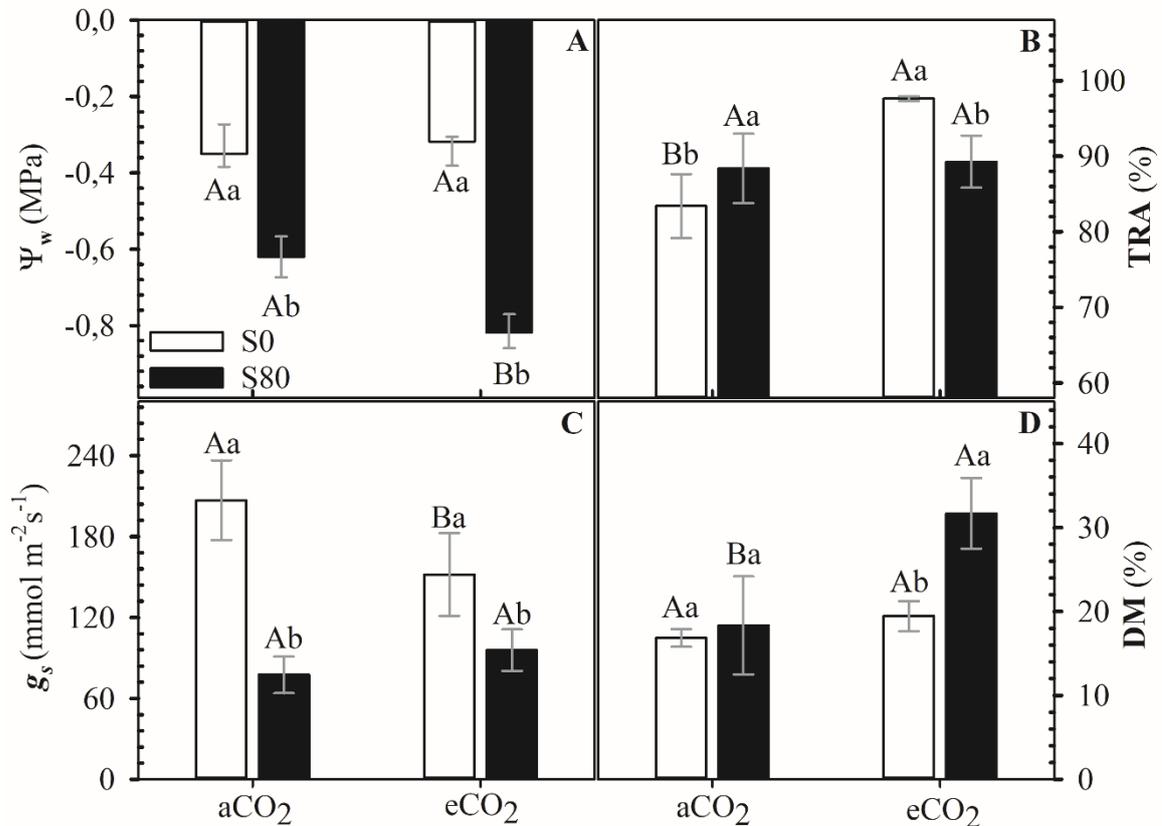
**Tabela 6.** Conteúdo de cloreto (Cl<sup>-</sup>) nos diferentes órgãos folha, caule e raiz de videiras enxertadas (BRS Núbria/IAC 572) cultivadas na ausência (controle) e presença de salinidade (80 mM NaCl) sob concentração de CO<sub>2</sub> ambiente (400 ppm) ou elevado (800 ppm) durante 80 dias.

[CO <sub>2</sub> ]	NaCl	Folha	Caule	Raiz
		(μmol g <sup>-1</sup> MS)		
400 ppm	0 mM	206,51 Ab	107,80 Ab	228,40 Ab
	80 mM	1107,83 Aa	195,62 Ba	382,84 Ba
800 ppm	0 mM	112,72 Ab	102,38 Ab	168,32 Bb
	80 mM	767,88 Ba	401,72 Aa	455,35 Aa
CV (%)		13,46	12,31	10,03

Valores seguidos de mesmas letras maiúsculas (A, B) na linha, não diferem entre si para concentração de dióxido de carbono. Valores seguidos de mesmas letras minúsculas (a, b) na linha, não diferem entre si para o tratamento NaCl, isto pelo teste Tukey p<0,05

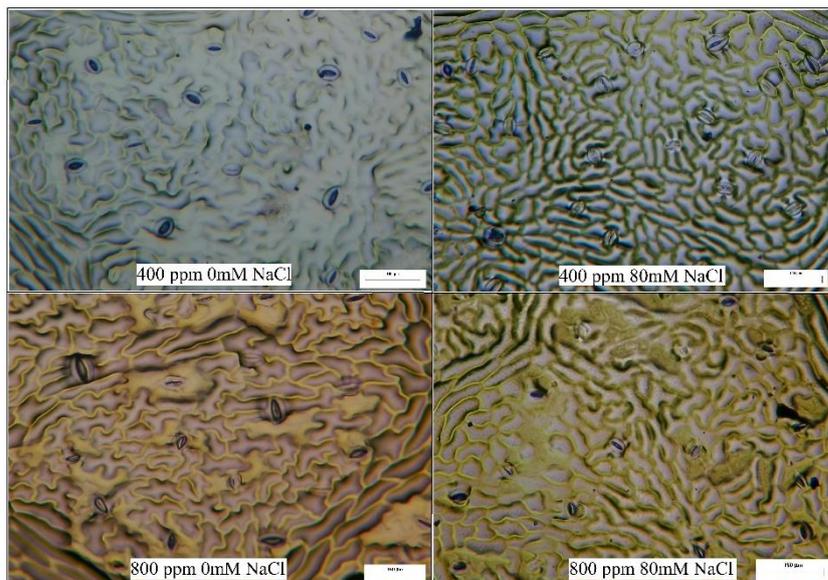
### 3.2. Relações hídricas e dano de membrana

A irrigação salina gerou discrepâncias entre os tratamentos, apresentando em média 2,49 a 3,03 vezes mais condutividade elétrica na solução lixiviada do substrato ao final dos 80DAT de irrigação, quando comparamos o eCO<sub>2</sub>/aCO<sub>2</sub> e entre os níveis sal, respectivamente (Tabela 1). O que repercutiu na diminuição acentuada de 2 vezes o potencial hídrico foliar próximo ao meio dia ( $\Psi_w$ ) e teor relativo de água (TRA) em cerca de 8%, no nível de 80mM NaCl (Figura 3A, B). Já a  $g_s$ , foi limitada reduzindo em cerca de 26,62% com o incremento de CO<sub>2</sub>, sendo agravado pela imposição salina, inibida em 36,9% (Figura 3C). Porém, o decaimento da  $g_s$  provocado pelo NaCl em 400 ppm de CO<sub>2</sub> foi em torno de 62,53% (Figura 3C). A utilização de 800 ppm de CO<sub>2</sub> elevou percentual de dano celular, principalmente a 80mM de NaCl que danificou em média 10% a mais, quando comparado dentro do tratamento de eCO<sub>2</sub> e no mesmo nível salino (Figura 3D).



**Figura 3.** Medidas de Potencial hídrico foliar ao meio dia ( $\Psi_w$ ), Teor relativo de água (TRA), Condutância estomática ( $g_s$ ) e Dano de Membrana (DM) em mudas de videiras enxertadas (BRS Núbia/IAC 572) cultivadas na ausência (controle – S0) e presença de salinidade (80 mM NaCl – S80) sob concentração de CO<sub>2</sub> ambiente (400 ppm – aCO<sub>2</sub>) ou elevado (800 ppm – eCO<sub>2</sub>) durante 80 dias. Valores seguidos de mesmas letras maiúsculas (A, B) na barra de mesma cor, não diferem entre si para concentração de dióxido de carbono. Valores seguidos de mesmas letras minúsculas (a, b) no grupo de barras, não diferem entre si para o tratamento NaCl, isto pelo teste Tukey  $p < 0,05$ .

Após analisar a região adaxial, destacamos que não foi detectado estômatos na superfície superior das folhas de videira. Desta forma, foi analisado apenas a face inferior do limbo foliar (abaxial), que após a aplicação de eCO<sub>2</sub>, mostrou uma diminuição de cerca 3 vezes quando comparado a 400ppm de CO<sub>2</sub> (Figura 4). Além disso, quando submetido ao tratamento salino e eCO<sub>2</sub>, apresentou aumento o número de estômatos em cerca de 65%, quando comparado ao eCO<sub>2</sub> exclusivo (Tabela 7).



**Figura 4.** Imagens representativas de microscópio óptico do número de estômatos ao final de 80 DAT de idade das videiras enxertadas (BRS Núbria/IAC 572) cultivadas na ausência (controle) e presença de salinidade (80 mM NaCl) sob concentração de CO<sub>2</sub> ambiente (400 ppm) ou elevado (800 ppm) durante 80 dias.

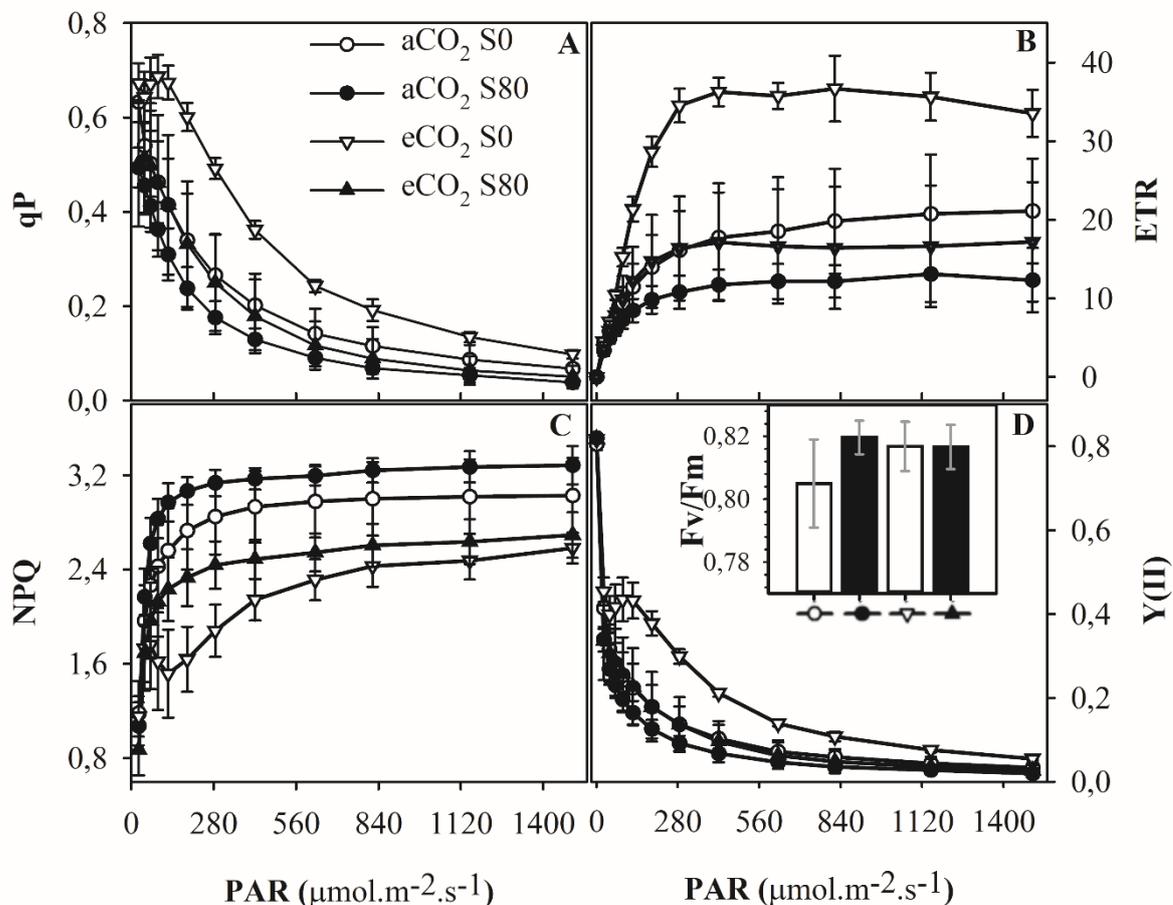
**Tabela 7.** Densidade estomática realizado em mudas de videiras enxertadas (Nubia / IAC 572) cultivadas na ausência (controle) e presença de salinidade (80 mM NaCl) sob concentração de CO<sub>2</sub> ambiente (400 ppm) ou elevado (800 ppm) durante 80 dias

[CO <sub>2</sub> ]	NaCl	De (N° est. mm <sup>-2</sup> )
400 ppm	0 mM	65,89 Aa
	80 mM	66,49 Aa
800 ppm	0 mM	21,81 Bb
	80 mM	35,99 Ba
CV (%)		12,78

Valores seguidos de mesmas letras maiúsculas (A, B) na linha, não diferem entre si para concentração de dióxido de carbono. Valores seguidos de mesmas letras minúsculas (a, b) na linha, não diferem entre si para o tratamento NaCl, isto pelo teste Tukey p<0,05.

### 3.3. Fluorescência da clorofila e conteúdo de pigmentos fotossintéticos

Diante do aumento da densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativo, a elevação do dióxido de carbono induziu o maior direcionamento de energia, retornando a níveis próximos ao aCO<sub>2</sub>, apenas quando submetido a estresse salino (Figura 5). Ao isolar um ponto de luz específico nas variáveis de qP, ETR e Y(II), como o 620 µmol fótons m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, que equivale ao dobro do PAR existente na câmara de crescimento, demonstrou uma diferença em média de 2 vezes maior entre eCO<sub>2</sub> e o aCO<sub>2</sub> (Figura 5A, B e D). Já quando submetido a interação de eCO<sub>2</sub> e 80mM de cloreto de sódio, foi reduzido a valores semelhantes ao aCO<sub>2</sub> (Figura 5A, B e D). A única resposta em que o eCO<sub>2</sub> demonstrou valores baixos foi o NPQ, que possui correlação inversa ao qP (Figura 5C).



**Figura 5.** Análise da modulação do quenching fotoquímico (qP, A), taxa de transporte de elétrons (ETR, B), quenching não-fotoquímico (NPQ, C) e eficiências quântica atual do PSII (Y (II), D) em resposta ao aumento da densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (PAR) e eficiência quântica máxima (Fv/Fm) em mudas de videiras enxertadas (Nubia / IAC 572) cultivadas na ausência (controle – S0) e presença de salinidade (80 mM NaCl – S80) sob concentração de CO<sub>2</sub> ambiente (400 ppm – aCO<sub>2</sub>) ou elevado (800 ppm – eCO<sub>2</sub>) durante 80 dias.

A modulação dos pigmentos fotossintéticos ativos foram divergentes, a clorofila *a* (*Chl a*) e totais (*Chl totais*) foram as únicas induzidas, em cerca de 2 vezes pela elevação CO<sub>2</sub> sem a presença do sal, bem como no efeito isolado, elevando em mesma magnitude a razão clorofilas *a/b* (*Chl a/b*), ver Tabela 8. Quando analisado o aumento do CO<sub>2</sub> e sal podemos ver uma redução de 25,82% e 40,43% nos conteúdos de *Chl totais* e carotenoides (*Car*) (Tabela 8). A imposição salina em CO<sub>2</sub> a 400 ppm, demonstrou aumento médio de 2 vezes para *Chl a*, *Chl b* e *totais*, no entanto, ao comparar a contribuição do NaCl em 800 ppm de CO<sub>2</sub> houve redução *Chl a* (12,23%) e *Car* (29,22%) (Tabela 8).

**Tabela 8.** Variação do conteúdo de pigmentos fotossintéticos em mudas de videiras enxertadas (BRS Núbia/IAC 572) cultivadas na ausência (controle) e presença de salinidade (80 mM NaCl) sob concentração de CO<sub>2</sub> ambiente (400 ppm) ou elevado (800 ppm) durante 80 dias.

[CO <sub>2</sub> ]	NaCl	<i>Chl a</i> <i>Chl b</i> <i>Chl totais</i> <i>Car</i>				<i>Chl a/b</i>
		(mg g <sup>-1</sup> MF)				
400 ppm	0 mM	0,328Bb	0,217Ab	0,474Bb	0,163Aa	1,451 Ba
	80 mM	0,528Aa	0,408Aa	0,937Aa	0,183Aa	1,301 Ba
800 ppm	0 mM	0,646Aa	0,170Ba	0,816Aa	0,154Aa	3,903 Aa
	80 mM	0,567Ab	0,140Ba	0,695Ba	0,109Bb	4,208 Aa
CV (%)		11,3	18,02	15,09	15,05	20,46

Valores seguidos de mesmas letras maiúsculas (A, B) na coluna, não diferem entre si para concentração de dióxido de carbono. Valores seguidos de mesmas letras minúsculas (a, b) na coluna, não diferem entre si para o tratamento NaCl, isto pelo teste Tukey (p<0,05).

### 3.4. Osmólitos compatíveis e sistema antioxidantes

Quando avaliado o teor de açúcares solúveis, fica claro que a dinâmica de concentração foi dependente da estrutura vegetal avaliada (folha, caule ou raiz) e o nível atmosférico de dióxido de carbono aplicado. Desta forma, folhas e raiz ao elevar o dióxido de carbono tiveram acúmulo médio em torno de 47,24 e 58,33%, respectivamente (Tabela 9). Já o caule, reduziu em média 16,82% o conteúdo de carboidratos solúveis quando comparamos os níveis de CO<sub>2</sub> (Tabela 9).

**Tabela 9.** Concentração de carboidrato de folha, caule e raiz de videiras enxertadas (Nubia/IAC 572) cultivadas na ausência (controle) e presença de salinidade (80 mM NaCl) sob concentração de CO<sub>2</sub> ambiente (400 ppm) ou elevado (800 ppm) durante 80 dias.

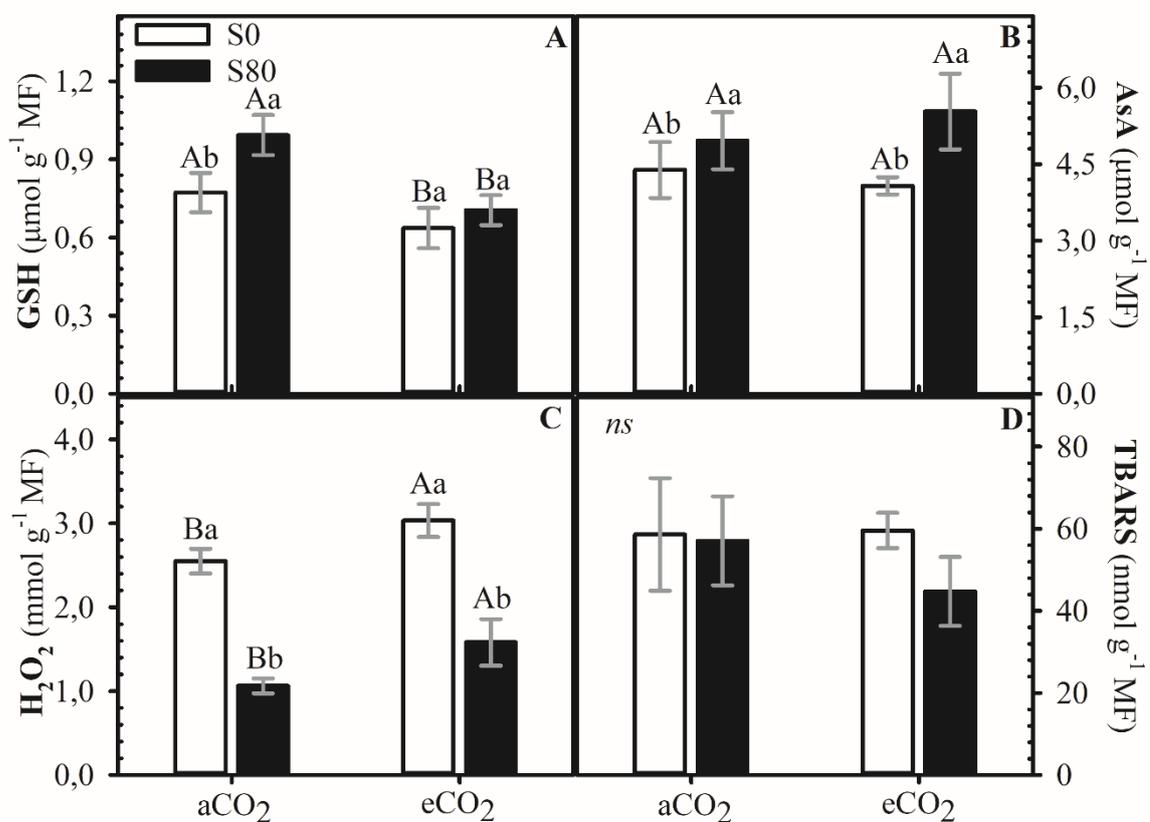
[CO <sub>2</sub> ]	NaCl	<i>Folha</i>	<i>Caule</i>	<i>Raiz</i>
		(μmol g <sup>-1</sup> MS)		
400 ppm	00mM	516,28 Ba	226,06 Aa	140,52 Ba
	80 mM	508,82 Ba	207,92 Aa	128,36 Ba
800 ppm	0 mM	777,57 Aa	187,34 Ba	226,52 Aa
	80 mM	745,13 Aa	175,00 Ba	201,25 Aa
CV (%)		10,85	10,58	16,05

Valores seguidos de mesmas letras maiúsculas (A, B) na linha, não diferem entre si para concentração de dióxido de carbono. Valores seguidos de mesmas letras minúsculas (a, b) na linha, não diferem entre si para o tratamento NaCl, isto pelo teste Tukey p<0,05.

Sob salinidade, o conteúdo antioxidante foi modulado independente da aplicação de 800 ppm de CO<sub>2</sub>, exceto para glutathiona reduzida (GSH) dentro do nível de eCO<sub>2</sub> (Figura 6A e B). O conteúdo de GSH diminuiu em torno de 17,65% e 29,02% quando comparado dentro dos níveis de salinidade (ausência e presença salina), ver Figura 6A. Apresentando aumento de 28,57% quando aplicado 80 mM NaCl em aCO<sub>2</sub> (Figura 6.A). Ao examinar a concentração de

ascorbato reduzido (AsA) no tecido vegetal, evidencia que independentemente do nível de dióxido de carbono aplicado, a aplicação de sal elevou em cerca de 22,82% (Figura 6B).

Em relação espécies reativas de oxigênio (EROs), o peróxido de hidrogênio no tecido demonstrou, dentro do tratamento salino, um aumento de 18,95 a 48,68% para aCO<sub>2</sub> e eCO<sub>2</sub>, respectivamente. Em média, o incremento da NaCl exibiu queda de 53,09% em ambos os níveis de CO<sub>2</sub> no conteúdo de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> (Figura 6C). Entretanto, o teor de peroxidação lipídica não demonstrou efeito significativo ( $p < 0,05$ ), ver Figura 6D.

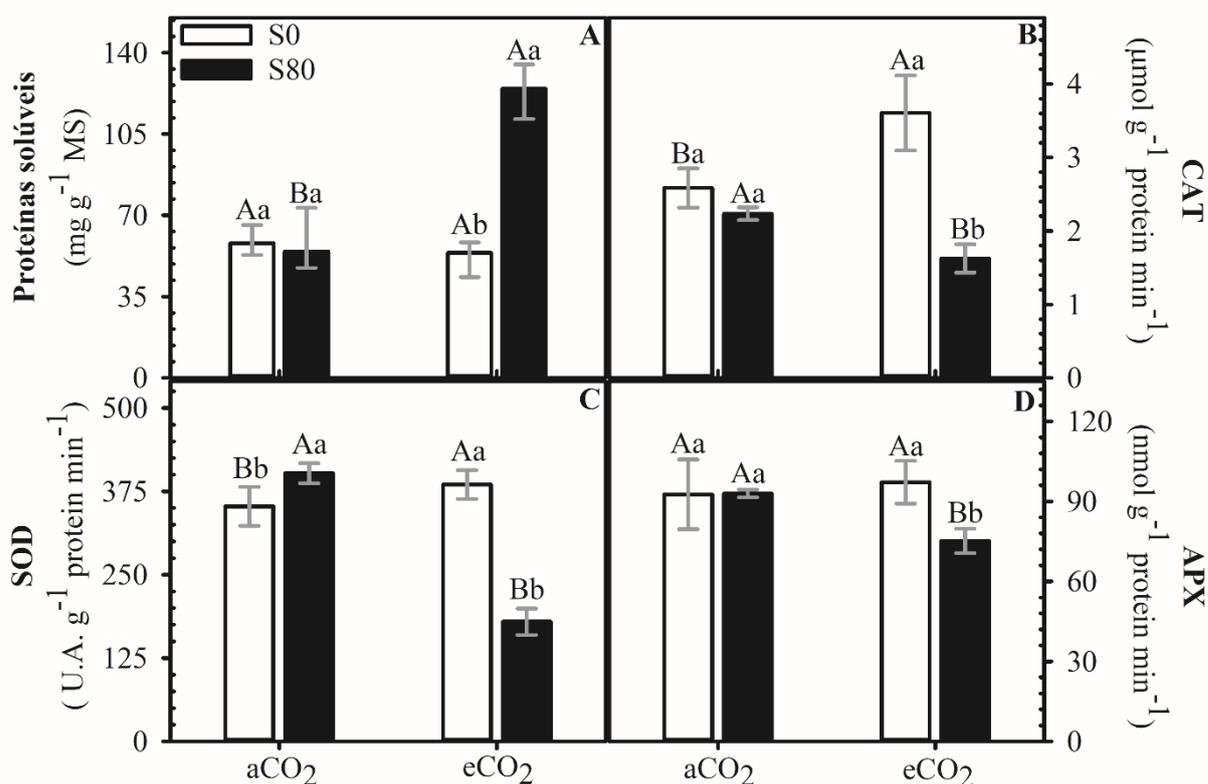


**Figura 6.** Conteúdo de Glutaciona reduzida (GSH, A), Ascorbato reduzido (AsA, B), peróxido de hidrogênio (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, C) e peroxidação lipídica (TBARS, D) em mudas de videiras enxertadas (BRS Núbia/IAC 572) cultivadas na ausência (controle – S0) e presença de salinidade (80 mM NaCl – S80) sob concentração de CO<sub>2</sub> ambiente (400 ppm – aCO<sub>2</sub>) ou elevado (800 ppm – eCO<sub>2</sub>) durante 80 dias. Valores seguidos de mesmas letras maiúsculas (A, B) na barra de mesma cor, não diferem entre si para concentração de dióxido de carbono. Valores seguidos de mesmas letras minúsculas (a, b) no grupo de barras, não diferem entre si para o tratamento NaCl, isto pelo teste Tukey  $p < 0,05$ .

De maneira geral, a imposição salina em conjunto com o aumento de CO<sub>2</sub> induziu alterações na constituição de proteínas e atividade antioxidante de enzimas (Figura 7). A imposição salina não surtiu efeito sob o conteúdo de proteínas solúveis em concentrações

ambientes de dióxido de carbono (Figura 7A). A elevação do CO<sub>2</sub> atmosférico a 800 ppm, demonstrou afetar a quantidade de proteínas apenas sob interação com a salinidade mais severa (80mM NaCl), aumentando em média 2,7 vezes em comparação ao eCO<sub>2</sub> ou na salinidade isolada sob aCO<sub>2</sub> (Figura 7A).

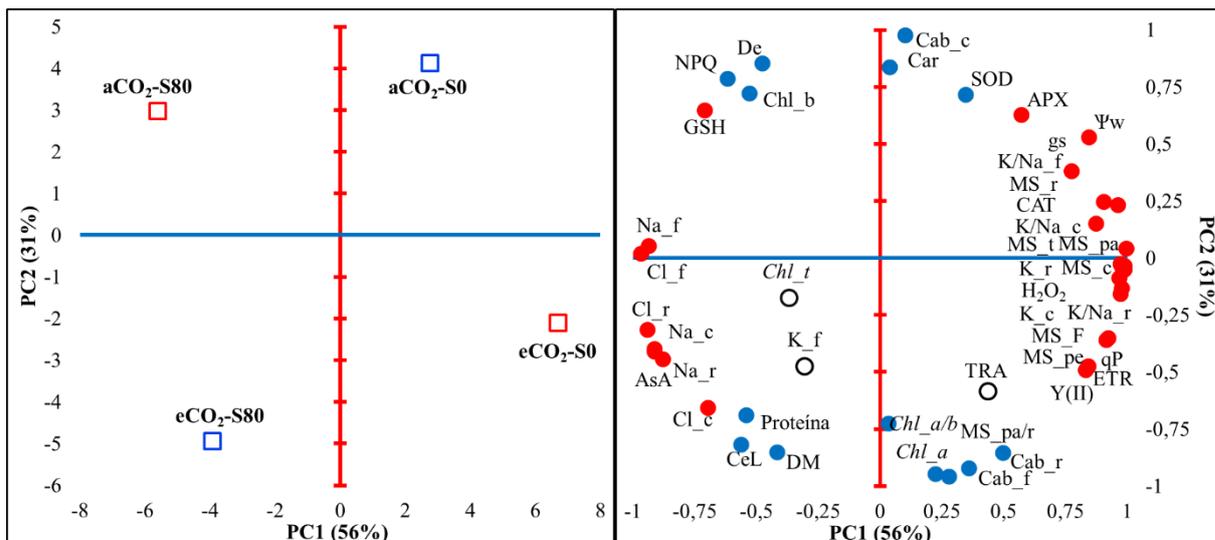
Ao analisar as atividades enzimáticas responsáveis pela eliminação de EROs, as enzimas catalase (CAT), superóxido dismutase (SOD) aumentaram suas atividades sob 800 ppm de CO<sub>2</sub> em 32,77% e 15,71% quando comparado ao aCO<sub>2</sub> (Figura 7B e C). Dentro do nível de 80 mM NaCl ao comparar com eCO<sub>2</sub> sob sal, houve uma redução de 37,02%, 61,45% e 27,81% para CAT, SOD e APX, respectivamente (Figura 7B, C e D). Além disso, a aplicação conjunta dos fatores 80 mM NaCl e 800 ppm CO<sub>2</sub> ocasionou a inibição das atividades enzimáticas da CAT, SOD e APX, em cerca de 57,63%, 61,81% e 20,41%, simultaneamente, em relação apenas a atmosfera enriquecida CO<sub>2</sub> (Figura 7B, C e D).



**Figura 7.** Conteúdo de proteína solúveis (A) e atividade específica de enzimas antioxidantes, como Catalase (CAT, B), Superóxido dismutase (SOD, C) e Peroxidase do ascorbato (APX, D) em mudas de videiras enxertadas (BRS Núbia/IAC 572) cultivadas na ausência (0 mM NaCl) e presença de salinidade (80 mM NaCl) sob concentração de CO<sub>2</sub> ambiente (400 ppm – aCO<sub>2</sub>) ou elevado (800 ppm – eCO<sub>2</sub>) durante 80 dias. Valores seguidos de mesmas letras maiúsculas (A, B) na barra de mesma cor, não diferem entre si para concentração de dióxido de carbono. Valores seguidos de mesmas letras minúsculas (a, b) no grupo de barras, não diferem entre si para o tratamento NaCl, isto pelo teste Tukey p<0,05.

### 3.5. Análise de componentes principais (PCA)

Relações entre os parâmetros alométricos, morfofisiológicos e bioquímicos foram identificados através dos agrupamentos formados pela análise de componentes principais (PCA). Com isso, verifica-se que dois primeiros componentes (PC1(56%) e PC2(31%)) explicam cumulativamente 87% da variância (Figura 8). As PCs demonstraram uma aparente separação entre os tratamentos observados, o que sugeri efeitos distintos ao aplicar sob mudas de videira NaCl e/ou CO<sub>2</sub>. Isto caracterizou os vetores dentro da PC1, em que teve grande interação (carga > 0,8), em resposta ao eCO<sub>2</sub> os parâmetros de biomassa (MS foliar, caule e raiz) com correlações positivas para o acúmulo iônico (K<sup>+</sup> no caule, raiz e razão K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup>), as respostas do sistema antioxidante (APX, CAT e H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>), nas relações hídricas (*g<sub>s</sub>*,  $\Psi_w$ ) e fotoquímicas (qP, Y(II), ETR), possuindo também interações negativas no acúmulo NaCl (Na<sup>+</sup> e Cl<sup>-</sup>) e AsA no tecido (Figura 8). Já na PC2 (carga>0,8), podemos destacar os marcadores de resposta a adaptação ao ambiente pelo vegetal, como a razão de alocação de biomassa (parte aérea/raiz) possuindo interação positivamente com as variáveis bioquímicas (*Chl a/b*, carboidratos na folha e raiz) e negativamente com as morfofisiológicas (*De*, GSH, NPQ, *Chl b* e carboidrato no caule).



**Figura 8.** Análise de componentes principais (PCA) em biplot para os parâmetros de biomassa, relações hídricas e bioquímicos avaliados em mudas de videiras enxertadas (BRS Núbria/IAC 572) cultivadas na ausência (aCO<sub>2</sub>-S0, quadrado azul (PC2) e eCO<sub>2</sub>-S0, quadrado vermelho (PC1)) e presença (aCO<sub>2</sub>-S80, quadrado vermelho (PC1) e eCO<sub>2</sub>-S80, quadrado azul (PC2)) de salinidade durante 80 dias. O painel (A) mostra a distribuição dos escores, e o painel (B) mostra as cargas (peso) de cada fator, na PCA de ordenação. As variáveis em círculo aberto e preto pertencem a PC3. As variáveis em círculo aberto e preto pertencem a PC3. Abreviações: AsA, Conteúdo de ascorbato reduzido; Carb\_f, Conteúdo de carboidrato na folha; Carb\_c, Conteúdo de carboidrato no caule; Carb\_r, Conteúdo de carboidrato na raiz; Cl\_f, Conteúdo de cloreto na folha; Cl\_c, Conteúdo de cloreto no caule; Cl\_r, Conteúdo de cloreto na raiz; De, Densidade estomática; DM, Dano de membrana; K\_f, Conteúdo de potássio na folha; K\_c, Conteúdo de potássio no caule; K\_r, Conteúdo de potássio na raiz; Na\_f, Conteúdo de sódio na folha; Na\_c, Conteúdo de sódio no caule; Na\_r, Conteúdo de sódio na raiz.

#### 4. DISCUSSÃO

No futuro, devido aos cenários previstos para o aumento das áreas salinas em conjunto com mudanças climáticas, prevê mudanças na produção e manejo do vegetal, principalmente em plantas de metabolismo C3. Os resultados no presente trabalho com mudas de videira, corroboram com estas previsões, já que, sob enriquecimento CO<sub>2</sub> demonstraram maior desenvolvimento, aprimorando a alocação de íons (Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup> e Cl<sup>-</sup>) nas estruturas, o que manteve as relações hídricas mesmo sob salinidade (Tabela 2, 3, 4, 6 e Figura 3A). Além disso, o dióxido de carbono modulou processos morfofisiológicos como densidade estomática, e os sistemas antioxidantes e osmoprotetivos que beneficiaram a proteção celular mesmo com a elevação da concentração de sais no solo (Figura 4, 6 e Tabela 7, 9).

O enriquecimento com CO<sub>2</sub> induziu a maior acúmulo de MS em folhas de videira, o que possibilitou uma maior área fotossintética, ou seja, maior fonte de energia para o desenvolvimento vegetal (KAISER et al., 2017). O maior acúmulo de biomassa, também está relacionado a disponibilidade de CO<sub>2</sub> intercelular, que leva a maior assimilação de carbono,

causado pela diminuição do processo oxigenase, ocasionado por meio da substituição do carbono pelo oxigênio no sítio ativo da Rubisco (CURTIS; WANG, 1998). O que não é visto pelo aumento exclusivo da salinidade, que limita o crescimento do tecido de maneira generalizada, por afetar a regulação osmótica no meio apoplasto e simplasto, gerando perda de turgor celular, o que impede parcialmente a expansão de novas células (ZHU, 2001). Efeito que pode ser correlacionado ao período mais longo na formação de novas brotações ou expansão lateral, observado no experimento, apesar de não medido diretamente (MUNNS; TESTER, 2008).

O melhor desenvolvimento em eCO<sub>2</sub> pode estar interligado com o menor acúmulo de íons tóxicos (Na<sup>+</sup> e Cl<sup>-</sup>) e a manutenção das taxas de potássio nas folhas, mesmo em alta salinidade (Tabela 3, 4 e 6). A folha é a estrutura de maior atividade metabólica, responsável por produzir energia para sobrevivência e crescimento do vegetal, junto com os tecidos meristemáticos, precursores de novos tecidos, são os locais mais sensíveis a citotoxicidade (BAGDI et al., 2022; CHINNUSAMY; JAGENDORF; ZHU, 2005). Desta forma, a realocação de elementos minerais indesejados para caule e raízes, pode assegurar o desenvolvimento da videira (VILA et al., 2016). O acúmulo nas raízes evita o transporte e armazenamento nos tecidos mais ativos, o que pode ser um dos efeitos benéficos do incremento do CO<sub>2</sub>, realidade encontrada aqui, e em outros estudos com porta-enxertos de videiras tolerantes a salinidade (CAVAGNARO et al., 2006; FU et al., 2019; WALKER et al., 2004). Já que segundo LÓPEZ-AGUILAR et al. (2003), a exclusão sais do tecido na parte aérea, é uma estratégia primordial para espécies glicófitas, possam sobreviver a elevada concentração de Na<sup>+</sup>, Cl<sup>-</sup> ou SO<sub>4</sub><sup>-</sup>.

Sob salinidade, a absorção de K<sup>+</sup> diminui, uma vez que as vias de transporte são mediadas pelo gradiente eletroquímico e similaridade eletroquímica. No entanto, transportadores antiporte (Na<sup>+</sup>/H<sup>+</sup>) de alta afinidade, como família *HKT*, promovem o efluxo do xilema, o que pode mitigar a concentração de sódio na solução antes que chegue a parte aérea (BYRT et al., 2014; HENDERSON et al., 2018). No presente estudo, o conteúdo de K<sup>+</sup> na folha não foi afetado, mesmo sob elevada salinidade, sendo justificado pelo processo de efluxo de Na<sup>+</sup> e canais de alta afinidade (Tabela 4). Corroborado pelo fato da alocação de Na<sup>+</sup> na planta sob salinidade está localizado no caule e raiz, independente da pressão atmosférica de CO<sub>2</sub> (Tabela 3).

A compartimentalização iônica no vacúolo celular é outra estratégia, que permite evitar a competição iônica por sítios de ligação importantes no metabolismo celular, a exemplo do K<sup>+</sup> e Na<sup>+</sup> (MUNNS; GILLIHAM, 2015). A baixa razão de concentração K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup>, pode nos levar a

indicativos de perda de funcionalidade osmorregulatória celular, dependentes do potássio, pela substituição do  $\text{Na}^+$ , além de interferir em reações bioquímicas e interações covalentes existente na célula, o que inibe o crescimento (RODRÍGUEZ-HERNÁNDEZ et al., 2014). No entanto, ao observar a contração na razões  $\text{K}^+/\text{Na}^+$ , sob salinidade, o que pode ser justificado com compartimentalização de  $\text{Na}^+$ , por meio de influxo ativo para o vacúolo, promovendo a manutenção do turgor celular (MARTIN et al., 2020; MOHAMMADKHANI; ABBASPOUR, 2018). Mesmo com a baixa relação  $\text{K}^+/\text{Na}^+$ , ao submeter as mudas a  $\text{NaCl}$  em conjunto com o  $\text{eCO}_2$ , obteve um incremento substancial da biomassa seca, o que pode ter correlação com indução de canais de compartimentalização para o vacúolo nas folhas (Tabela 5). Além disso, os valores da relação  $\text{K}^+/\text{Na}^+$  permaneceram acima de 1, na folha e no caule, exemplificando a importância da eficiência radicular na filtragem dos elementos essenciais na solução do solo (NIKOLAOU et al., 2021).

Na Tabela 6, observa-se que a salinidade promoveu o acúmulo de  $\text{Cl}^-$  nas folhas de videira, mais expressivo que o  $\text{Na}^+$ , o que pode inferir em uma maior sensibilidade da espécie ao aumento da concentração de cloreto no solo. Esse efeito que foi minimizado pela  $\text{eCO}_2$ , pode ter sido induzido pelo menor fluxo das trocas gasosas, como pela condutância estomática (Figura 3.C). Outra correlação pode ser por alterações na codificação e expressão de canais de transportadores específicos de exclusão do  $\text{Cl}^-$  da parte aérea (DEL AMOR, 2013; HENDERSON et al., 2014; LI; TESTER; GILLIHAM, 2017).

A contínua irrigação com  $\text{NaCl}$  provocou discrepâncias na condutividade elétrica na água de drenagem ( $\text{CeL}$ ), principalmente entre os níveis salinos (Tabela 1). Relatos de mortalidade devido à elevação condutividade elétrica da solução do solo ( $\text{Ce}$ ) em videira, são evidenciados por SHANI; BEN-GAL, (2005) que partir de 1,65 a 2,1  $\text{dS m}^{-1}$  nas variedades Chardonnay e Shiraz/Syrah (baixa seletividade a sais) com 10 anos de exposição, ou de alta seletividade estudadas por SUAREZ et al. (2019) a *V. vinifera* cultivar Sugraone enxertada em Ramsay (3,5  $\text{dS m}^{-1}$ ) e 140 Ruggeri enxertado em Rupestris St George (3,7  $\text{dS m}^{-1}$ ) apresentaram morte do vegetal. No presente experimento houve registro de morte, apenas no  $\text{aCO}_2$  sob 80mM de  $\text{NaCl}$ , o que controverso, já que a  $\text{CeL}$  do  $\text{eCO}_2$  atingiu valores extremos quando comparando ao  $\text{aCO}_2$  ou aos trabalhos anteriores (Tabela 1).

A elevação da concentração de sais na zona radicular causa a diminuição do potencial osmótico no solo, o que acarreta uma correlação inversa com o incremento de solutos. O primeiro estresse induzido pelo sal é o osmótico, pois interfere no fluxo da solução do solo para absorção pelas raízes até chegar às folhas, via xilema (LO'AY; EL-EZZ, 2021). Para o reajuste

do gradiente osmótico é cometido por meio incremento de substâncias osmóticas como aminoácidos, açúcares e íons, que são substâncias geralmente de baixo peso molecular (LIANG et al., 2018; LUCERO et al., 2017). Isto, justifica o menor potencial hídrico ao meio dia para o eCO<sub>2</sub> a 80 mM NaCl entre os tratamentos aplicados, na tentativa de manter o turgor celular e o gradiente osmótico solo –planta (Figura 3.A, B). O influxo ativo de Na<sup>+</sup> para vacúolo celular pode ajudar na regulação osmótica, permitindo o desenvolvimento em meio salino (MARTIN et al., 2020). Além disso, sob atmosfera enriquecida de CO<sub>2</sub>, efeitos de acúmulo de aminoácidos (treonina, serina) em tomates sob salinidade, e açúcares como osmóticos compatível, aumentando o TRA no tecido foliar em eCO<sub>2</sub> (BHARGAVA; MITRA, 2021; ZHANG et al., 2020).

A condutância estomática ( $g_s$ ) muitas vezes é limitada pela diferença osmótica, promovidos pela seca ou salinidade, principalmente para evitar a perda de água. Sendo regulado continuamente pela pressão de turgor das células-guarda, que proporciona as trocas gasosas do vegetal pelo ostíolo (abertura entre as células-guarda). O eCO<sub>2</sub> modifica os canais de fluxo iônico de K<sup>+</sup>, ocasionando a despolarização das células, que equilibra novamente por meio do Cl<sup>-</sup> e Ca<sup>2+</sup> (GAMAGE et al., 2018). Devido ao desequilíbrio eletroquímico ocorre a saída do Cl<sup>-</sup>, que por sua vez induz a entrada do Ca<sup>2+</sup> fechando parcialmente o ostíolo, limitando a  $g_s$  (WEBB et al., 1996). Assim como, demonstrado em ambiente tropical, com mudas de *Alchornea glandulosa* e *Shorea platycarpa* F. Heim, por FAUSET et al. (2019) e NOR LAILATUL WAHIDAH et al., (2017), as videira enxertada (BRS Núbia/IAC 572) aqui estudadas obteve efeito sinérgico entre os fatores, eCO<sub>2</sub> e irrigação salina (Figura 3C).

Outro fator inerente a condutância estomática é a quantidade de estômatos presente no limbo foliar, desta forma, sob eCO<sub>2</sub> a densidade estomática diminuiu bruscamente, os meios de sinalização precursores de tal efeito são desconhecidos (GAMAGE et al., 2018). No entanto, alguns genes, como *HIC* (*High Carbon Dioxide*), *SDD1* que codificam a 3-ceto acil coenzima A sintase e subtilisina serina protease estão sendo estudados em *Arabidopsis thaliana* e milho como moléculas sinalizadoras na formação de células estomáticas (CASSON; GRAY, 2008; KIM et al., 2006). Desta forma, o presente trabalho demonstrou redução abrupta da densidade estomáticas em folhas desenvolvidas sob eCO<sub>2</sub> (Tabela 7).

A integridade de membrana celular é uma medida que expressa o percentual de danos provocado por determinado estresse como salinidade, seca ou calor (COLLA et al., 2012; FAHIM et al., 2022; MAHLOOJI et al., 2018). Por isso, a exposição a condições extremas, tendem a elevar a liberação de eletrólitos, em resposta a peroxidação das membranas celulares

devido ao aumento de EROs (ASKRI et al., 2017). O que esclarece que a elevação da CeL no eCO<sub>2</sub> irrigado com NaCl provoca danos significativos à membrana lipídica foliar, além de redução no TRA, mesmo possuindo maior acúmulo de massa seca quando comparado ao aCO<sub>2</sub> sob salinidade (Figura 3D e B).

A modulação fotoquímica mediado pelos fatores (CO<sub>2</sub> e salinidade) e a melhoria na eficiência de translocação de elétrons no fotossistema II (PSII) são visíveis sob eCO<sub>2</sub> (Figura 5). Tais fatores podem ser atrelados a mudança na conformação, constituição dos pigmentos e tamanho do complexo coletor de luz (LHCII) PSII, já que mudanças significativas ocorreram no conteúdo das clorofilas, o que elevou a *Chl a* e *Chl totais* e diminuiu a *Chl b*, com demonstrado em eCO<sub>2</sub> (Tabela 8). É relatado por meio de quantificação de expressão de proteínas diferenciais (DEPs) constituintes do PSII e PSI em *V. vinífera* cv. 'Pinot noir' in vitro sob alto CO<sub>2</sub> e 1000 μmol fótons m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, a regulação positiva de proteínas responsáveis pela conexão entre as subunidade do LHCII e seu tamanho, aumentando a captação de fótons, bem como o qP, ETR e YII (ZHAO et al., 2019).

A melhoria nos processos fotoquímicos sob eCO<sub>2</sub>, repercutiu na maior concentração açúcares solúveis em folha e raiz (Tabela 9), ou seja, provavelmente uma atmosfera rica em CO<sub>2</sub> atuou na eficiência de carboxilação da Rubisco, induzindo a concentração de carboidratos solúveis na célula. Um trabalho com duas variedades de videira, explorando o acúmulo de carboidratos, demonstrou que a relação fonte – dreno influencia diretamente, correlacionando o quantidade de drenos positivamente a concentração açúcares no tecido, e o acúmulo de amido um sinalizador de inibição por “feedback” da via, mesmo que não examinado no presente estudo (KIZILDENIZ et al., 2021). Desta forma, a quantidade de MS armazenada na raiz e caule condiz justamente com esses achados, além disso, o teor de açúcares no tecido pode atuar como osmoprotetor impedindo a perda de turgor celular, crucial para manutenção osmótica em sistemas com elevada condutividade elétrica na solução do solo.

A ideia de impor determinadas condições ao vegetal como salinidade e elevado CO<sub>2</sub>, pode levar a estresses danosos ao tecido, ou seja, produção de espécies reativas de oxigênio (OLLAT et al., 2016). Ao analisar o conteúdo antioxidante não enzimático (GSH e AsA), demonstrou correlação positiva com o aumento da salinidade. Exceto em eCO<sub>2</sub>, em que GSH não demonstrou efeito pela imposição salina (Figura 6). Que em conjunto com a baixa concentração de peróxido de hidrogênio apresentado no tecido, não houve estímulo da via ascorbato – glutathiona para redução H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, o que justifica a elevação do AsA apenas como osmoprotetor de baixo peso molecular (MOZAFARI; GHADAKCHI ASL; GHADERI, 2018).

Além disso, ao analisar danos no tecido pelo conteúdo de TBARS, os danos inerentes ao tecido não foram significativos.

Outro osmoprotetor são as proteínas, que incrementaram seu conteúdo sob eCO<sub>2</sub> e salinidade. Embora as atividades enzimáticas antioxidantes CAT, SOD e APX demonstraram relativa inibição em suas atividades específicas em eCO<sub>2</sub>, o que pode ocorrer devido ao acúmulo iônico demonstrado nas Tabela 3 e 6, demonstrado neste estudo (GAMAGE et al., 2018; LIANG et al., 2018; ZHANG et al., 2020). Contudo, a inibição parcial na atividade enzimática não apresentou prejuízos ao sistema antioxidantes, consolidado pelo baixo teor de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, DM e baixa perda de energia na forma de calor (NPQ), sob tratamento eCO<sub>2</sub> e 80 mM NaCl (Figura 3D, 6C e 5D).

Para determinar uma correlação mais aparente entre os fatores de protetivos e de crescimento, uma PCA com todo o conjunto de dados foi realizada (Figura 8). Em que, foi demonstrado correlações inversa entre o incremento de sais no solo ou tecido (CeL, Cl<sup>-</sup> e Na<sup>+</sup>) e o acúmulo de biomassa, carboidratos (folha e raiz) e status hídrico (*gs*,  $\Psi_w$ ) o que demonstra a influência do efeito osmótico e iônico da salinidade. Além disso, a atmosfera rica em CO<sub>2</sub> demonstrou maior influência sobre o acúmulo carboidratos (folha e raiz) inversamente ligado a alguns marcadores de estresse (GSH, carotenoide, *Chl b* e SOD). Com isso, percebe-se a influência da elevação do dióxido de carbono no aumento tolerância a salinidade, por meio da indução de osmorreguladores como açúcares e ascorbato o que mantém o status hídrico e através da exclusão iônica do Na<sup>+</sup> e Cl<sup>-</sup> na folha evitando parcialmente a toxicidade, o que mantém o desenvolvimento da videira.

## 5. CONCLUSÃO

De maneira geral, os dados revelam respostas efetivamente relacionadas com efeitos benéficos da concentração elevada de CO<sub>2</sub> na atenuação de danos metabólicos induzidos pela salinidade em plantas de videira. Uma vez que, a elevação de CO<sub>2</sub> promoveu a manutenção dos níveis iônicos (K<sup>+</sup>, Na<sup>+</sup>), excluindo da parte aérea, o que não limitou o crescimento e nem a presença de sintomas de citotoxicidade ao NaCl. Pois, houve aumento na eficiência fotoquímica disponibilizando maior energia para assimilação o carbono, o que foi indicado pela modulação do conteúdo de osmólitos compatíveis (carboidratos) e sistema antioxidante, a fim de manter gradiente osmótico e baixa concentração de espécies reativas de oxigênio, mesmo sob salinidade.

## 6. REFERÊNCIAS

ACOSTA-MOTOS, J. R. et al. Plant responses to salt stress: Adaptive mechanisms. **Agronomy**, v. 7, n. 1, p. 18, fev. 2017.

AINSWORTH, E. A.; LONG, S. P. 30 years of free-air carbon dioxide enrichment (FACE): What have we learned about future crop productivity and its potential for adaptation? **Global Change Biology**, v. 27, n. 1, p. 27–49, 1 jan. 2021.

ARIF, Y. et al. Salinity induced physiological and biochemical changes in plants: An omic approach towards salt stress tolerance. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 156, p. 64–77, nov. 2020.

ASKRI, H. et al. Physiological comparative study of six wild grapevine (*Vitis sylvestris*) accession responses to salinity. **Arabian Journal of Geosciences**, v. 10, n. 11, 2017.

BAGDI, D. L. et al. Photosynthesis, Membrane Stability and Proline Metabolism Enzyme Activity as Potential Indicators for Salt Tolerance in Wheat. **Russian Journal of Plant Physiology**, v. 69, n. 5, 2022.

BHARGAVA, S.; MITRA, S. Elevated atmospheric CO<sub>2</sub> and the future of crop plants. **Plant Breeding**, v. 140, n. 1, p. 1–11, 12 fev. 2021.

BRADFORD, M. 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. 248–254, maio 1976.

BREARLEY, J.; VENIS, M. A.; BLATT, M. R. The effect of elevated CO<sub>2</sub> concentrations on K<sup>+</sup> and anion channels of *Vicia faba* L. guard cells. **Planta**, v. 203, n. 2, p. 145–154, 1997.

BURKE, M.; EMERICK, K. Adaptation to climate change: Evidence from US agriculture. **American Economic Journal: Economic Policy**, v. 8, n. 3, p. 106–140, 1 ago. 2016.

BYRT, C. S. et al. The Na<sup>+</sup> transporter, TaHKT1;5-D, limits shoot Na<sup>+</sup> accumulation in bread wheat. **Plant Journal**, v. 80, n. 3, p. 516–526, 1 nov. 2014.

CASSON, S.; GRAY, J. E. Influence of environmental factors on stomatal development. **New Phytologist**, v. 178, n. 1, p. 9–23, 7 abr. 2008.

CASTRO, M. et al. UCV7, portainjerto de aguacate tolerante a salinidad. **Revista Fitotecnia Mexicana**, v. 38, n. 1, p. 85–92, fev. 2015.

CAVAGNARO, J. B. et al. Argentinean cultivars of *Vitis vinifera* grow better than European ones when cultured in vitro under salinity. **Biocell**, v. 30, n. 1, p. 1–7, 2006.

CHEN, S. et al. Effects of vertically heterogeneous soil salinity on tomato photosynthesis and related physiological parameters. **Scientia Horticulturae**, v. 249, p. 120–130, abr. 2019.

CHINNUSAMY, V.; JAGENDORF, A.; ZHU, J. K. Understanding and improving salt tolerance in plants. **Crop Science**, v. 45, n. 2, p. 437–448, 2005.

COBAN, A. et al. Impact of salt-tolerant rootstock on the enhancement of sensitive tomato plant responses to salinity. **HortScience**, v. 55, n. 1, p. 35–39, 2020.

COLLA, G. et al. Grafting cucumber plants enhance tolerance to sodium chloride and sulfate salinization. **Scientia Horticulturae**, v. 135, p. 177–185, fev. 2012.

COLMENERO-FLORES, J. M. et al. **Salinity and water deficit**. [s.l.] Elsevier Inc., 2020.

CURTIS, P. S.; WANG, X. A meta-analysis of elevated CO<sub>2</sub> effects on woody plant mass, form, and physiology. **Oecologia**, v. 113, n. 3, p. 299–313, 28 jan. 1998.

DEL AMOR, F. M. Variation in the leaf  $\delta^{13}\text{C}$  is correlated with salinity tolerance under elevated CO<sub>2</sub> concentration. **Journal of Plant Physiology**, v. 170, n. 3, p. 283–290, 15 fev. 2013.

DUBOIS, M. et al. A colorimetric method for the determination of sugars. **Nature**, v. 168, n. 4265, p. 167, 28 jul. 1951.

DUSENGE, M. E.; DUARTE, A. G.; WAY, D. A. Plant carbon metabolism and climate change: elevated CO<sub>2</sub> and temperature impacts on photosynthesis, photorespiration and respiration. **New Phytologist**, v. 221, n. 1, p. 32–49, 1 jan. 2019.

EMBRAPA. Vitivinicultura brasileira: panorama 2019. - Portal Embrapa. In: **Embrapa Uva e Vinho-Comunicado Técnico (INFOTECA-E)**. [s.l.] Embrapa Uva e Vinho - Comunicado Técnico (INFOTECA-E), 2019. v. 214p. 1–21.

FAHIM, S. et al. Multivariate Discrimination of Some Grapevine Cultivars under Drought Stress in Iran. **Horticulturae 2022, Vol. 8, Page 871**, v. 8, n. 10, p. 871, 22 set. 2022.

FAO. **Global Map of Salt-affected Soils | FAO SOILS PORTAL | Food and Agriculture Organization of the United Nations**. Disponível em: <<https://www.fao.org/soils-portal/data-hub/soil-maps-and-databases/global-map-of-salt-affected-soils/en/>>. Acesso em: 15 jan. 2023.

FAUSET, S. et al. Contrasting responses of stomatal conductance and photosynthetic capacity to warming and elevated CO<sub>2</sub> in the tropical tree species *Alchornea glandulosa* under heatwave conditions. **Environmental and Experimental Botany**, v. 158, p. 28–39, 1 fev. 2019.

FERREIRA-SILVA, S. L. 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, jan. 2008.

FLOWERS, T. J.; COLMER, T. D. **Plant salt tolerance: Adaptations in halophytes** *Annals of Botany* Oxford Academic, , fev. 2015.

FLOWERS, T. J.; MUNNS, R.; COLMER, T. D. Sodium chloride toxicity and the

cellular basis of salt tolerance in halophytes. **Annals of Botany**, v. 115, n. 3, p. 419–431, 2015.

FOZOUNI, M.; ABBASPOUR, N.; DOULATI BANEH, H. Leaf water potential, photosynthetic pigments and compatible solutes alterations in four grape cultivars under salinity. **Vitis - Journal of Grapevine Research**, v. 51, n. 4, p. 147–152, 2012.

FU, Q. QING et al. Evaluation of salt resistance mechanisms of grapevine hybrid rootstocks. **Scientia Horticulturae**, v. 243, p. 148–158, jan. 2019.

FULLANA-PERICÀS, M. et al. The influence of grafting on crops' photosynthetic performance. **Plant Science**, v. 295, jun. 2020.

GAMAGE, D. et al. New insights into the cellular mechanisms of plant growth at elevated atmospheric carbon dioxide concentrations. **Plant Cell and Environment**, v. 41, n. 6, p. 1233–1246, 1 jun. 2018.

GEISSLER, N.; HUSSIN, S.; KOYRO, H. W. Elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration ameliorates effects of NaCl salinity on photosynthesis and leaf structure of *Aster tripolium* L. **Journal of Experimental Botany**, v. 60, n. 1, p. 137–151, 1 jan. 2009.

GIANNOPOLITIS, C. N.; RIES, S. K. Superoxide dismutases: I. Occurrence in higher plants. **Plant physiology**, v. 59, n. 2, p. 309–14, 1977.

GRIFFITH, O. W. Determination of glutathione and glutathione disulfide using glutathione reductase and 2-vinylpyridine. **Analytical Biochemistry**, v. 106, n. 1, p. 207–212, jul. 1980.

GUIDA-JOHNSON, B.; ABRAHAM, E. M.; CONY, M. A. Soil salinization in irrigated drylands: Prospects for restoration in Cuyo, Argentina. **Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias**, v. 49, n. 1, p. 205–215, 2017.

GUPTA, B.; HUANG, B. **Mechanism of salinity tolerance in plants: Physiological, biochemical, and molecular characterization** International Journal of Genomics Hindawi Publishing Corporation, , 2014.

HAVIR, E. A.; MCHALE, N. A. Biochemical and Developmental Characterization of Multiple Forms of Catalase in Tobacco Leaves. **Plant Physiology**, v. 84, n. 2, p. 450–455, 1 jun. 1987.

HEATH, R. L.; PACKER, L. Photoperoxidation in isolated chloroplasts. I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. **Archives of Biochemistry and Biophysics**, v. 125, n. 1, p. 189–198, 1 abr. 1968.

HENDERSON, S. W. et al. Shoot chloride exclusion and salt tolerance in grapevine is associated with differential ion transporter expression in roots. **BMC Plant Biology**, v. 14, n. 1, p. 273, 25 dez. 2014.

HENDERSON, S. W. et al. Functional differences in transport properties of natural HKT1;1 variants influence shoot Na<sup>+</sup> exclusion in grapevine rootstocks. **New Phytologist**, v. 217, n. 3, p. 1113–1127, 1 fev. 2018.

HNILÍČKOVÁ, H. et al. Effects of salt stress on water status, photosynthesis and chlorophyll fluorescence of rocket. **Plant, Soil and Environment**, v. 63, n. 8, p. 362–367, set. 2017.

HOSSAIN, M. S.; SHAH, J. S. A. Present scenario of global salt affected soils, its management and Importance of salinity research. **International Research Journal of Biological Sciences Perspective**, v. 1, n. September, p. 2663–5976, 2019.

IPCC. **Working Group I Contribution to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change**. (B. Z. Masson-Delmotte, V., P. Zhai, A. Pirani, S. L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M. I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J.B.R. Matthews, T. K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu, Ed.) **Climate Change 2021: The Physical Science Basis**. **Anais...2021** Disponível em: <<https://www.ipcc.ch/report/ar6/wg1/>>. Acesso em: 1 nov. 2021

JESUS, J. M. et al. Phytoremediation of salt-affected soils: a review of processes, applicability, and the impact of climate change. **Environmental Science and Pollution Research**, v. 22, n. 9, p. 6511–6525, 19 maio 2015.

KAISER, E. et al. Elevated CO<sub>2</sub> increases photosynthesis in fluctuating irradiance regardless of photosynthetic induction state. **Journal of Experimental Botany**, v. 68, n. 20, p. 5629–5640, 28 nov. 2017.

KAMPFENKEL, K.; VAN MONTAGU, M.; INZÉ, D. Extraction and determination of ascorbate and dehydroascorbate from plant tissue. **Analytical Biochemistry**, v. 225, n. 1, p. 165–167, fev. 1995.

KELLER, M.; MILLS, L. J.; HARBERTSON, J. F. Rootstock effects on deficit-irrigated winegrapes in a dry climate: Vigor, yield formation, and fruit ripening. **American Journal of Enology and Viticulture**, v. 63, n. 1, p. 29–39, 1 mar. 2012.

KERAMAT, S. et al. Growth and biochemical changes of sorghum genotypes in response to carbon dioxide and salinity interactions. **Cereal Research Communications**, v. 48, n. 3, p. 325–332, 1 set. 2020.

KHALIL, S. E. Review: The effect of salt stress on some physiological and biochemical composition of some crops. **Plant Archives**, v. 20, p. 3573–3585, 2020.

KHARE, T.; KUMAR, V.; KISHOR, P. B. K. Na<sup>+</sup> and Cl<sup>-</sup> ions show additive effects under NaCl stress on induction of oxidative stress and the responsive antioxidative defense in rice. **Protoplasma**, v. 252, n. 4, p. 1149–1165, 1 jul. 2015.

KIM, S. H. et al. Canopy photosynthesis, evapotranspiration, leaf nitrogen, and transcription profiles of maize in response to CO<sub>2</sub> enrichment. **Global Change Biology**, v. 12, n. 3, p. 588–600, mar. 2006.

KIM, T.-H. et al. Guard Cell Signal Transduction Network: Advances in Understanding Abscisic Acid, CO<sub>2</sub>, and Ca<sup>2+</sup> Signaling. **Annual Review of Plant Biology**, v. 61, n. 1, p. 561–591, 2 jun. 2010.

KIZILDENIZ, T. et al. Future CO<sub>2</sub>, warming and water deficit impact white and red Tempranillo grapevine: Photosynthetic acclimation to elevated CO<sub>2</sub> and biomass allocation. **Physiologia Plantarum**, v. 172, n. 3, p. 1779–1794, 25 jul. 2021.

KRISHNAMURTHY, P.; QINGSONG, L.; KUMAR, P. P. Proteomics perspectives in post-genomic era for producing salinity stress-tolerant crops. In: **Salinity Responses and Tolerance in Plants**. Cham: Springer International Publishing, 2018. v. 2p. 239–266.

KUNH, G. B. ET AL. **O cultivo da videira: informações básicas**. 2. ed. [s.l.] EMBRAPA-CNPQV., 1996.

LEAKEY, A. D. B. et al. Long-term growth of soybean at elevated [CO<sub>2</sub>] does not cause acclimation of stomatal conductance under fully open-air conditions. **Plant, Cell and Environment**, v. 29, n. 9, p. 1794–1800, 1 set. 2006.

LI, B.; TESTER, M.; GILLIHAM, M. Chloride on the Move. **Trends in Plant Science**, v. 22, n. 3, p. 236–248, 1 mar. 2017.

LI, C. et al. Enhanced salt resistance in apple plants overexpressing a Malus vacuolar Na<sup>+</sup>/H<sup>+</sup> antiporter gene is associated with differences in stomatal behavior and photosynthesis. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 70, p. 164–173, set. 2013.

LI, J. Y. et al. Effects of elevated CO<sub>2</sub> on growth, carbon assimilation, photosynthate accumulation and related enzymes in Rice leaves during sink-source transition. **Journal of Integrative Plant Biology**, v. 50, n. 6, p. 723–732, jun. 2008.

LIANG, K.; PENG, X.; LIU, F. Physiological response of Miscanthus genotypes to salinity stress under elevated CO<sub>2</sub>. **GCB Bioenergy**, v. 14, n. 7, p. 858–874, 1 jul. 2022.

LIANG, W. et al. Plant salt-tolerance mechanism: A review. **Biochemical and Biophysical Research Communications**, v. 495, n. 1, p. 286–291, 1 jan. 2018.

LICHTENTHALER, H. K.; BUSCHMANN, C. Chlorophylls and Carotenoids: Measurement and Characterization by UV-VIS Spectroscopy. **Current Protocols in Food Analytical Chemistry**, v. 1, n. 1, p. F4.3.1-F4.3.8, ago. 2001.

LIU, M. et al. Crop Halophytism: An Environmentally Sustainable Solution for Global Food Security. **Trends in Plant Science**, v. 25, n. 7, p. 630–634, jul. 2020.

LIU, Z. X. et al. Grafting onto Cucurbita moschata rootstock alleviates salt stress in cucumber plants by delaying photoinhibition. **Photosynthetica**, v. 50, n. 1, p. 152–160, mar. 2012.

LO'AY, A. A.; EL-EZZ, S. F. A. Performance of 'Flame seedless' grapevines grown on different rootstocks in response to soil salinity stress. **Scientia Horticulturae**, v. 275, p. 109704, 3 jan. 2021.

LÓPEZ-AGUILAR, R. et al. Response to salinity of three grain legumes for potential cultivation in arid areas. **Soil Science and Plant Nutrition**, v. 49, n. 3, p. 329–336, jun. 2003.

LUCERO, C. C. et al. Comparing water deficit and saline stress between 1103P and

101-14Mgt rootstocks, grafted with cabernet sauvignon. **Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias**, v. 49, n. 1, p. 33–43, jun. 2017.

MA, X.; BAI, L. Elevated CO<sub>2</sub> and reactive oxygen species in stomatal closure. **Plants**, v. 10, n. 2, p. 1–12, 23 fev. 2021.

MAHLOOJI, M. et al. Effect of salt stress on photosynthesis and physiological parameters of three contrasting barley genotypes. **Photosynthetica**, v. 56, n. 2, p. 549–556, 8 fev. 2018.

MARTIN, L. et al. Rootstocks increase grapevine tolerance to NaCl through ion compartmentalization and exclusion. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 42, n. 9, p. 145, 4 set. 2020.

METTERNICHT, G.; ALFRED ZINCK, J. Soil Salinity and Salinization Hazard. In: **Remote Sensing of Soil Salinization**. [s.l.] CRC Press, 2008.

MOHAMMADKHANI, N.; ABBASPOUR, N. Absorption Kinetics and Efflux of Chloride and Sodium in the Roots of Four Grape Genotypes (*Vitis L.*) Differing in Salt Tolerance. **Iranian Journal of Science and Technology, Transaction A: Science**, v. 42, n. 4, p. 1779–1793, 12 dez. 2018.

MØLLER, I. M.; JENSEN, P. E.; HANSSON, A. Oxidative modifications to cellular components in plants. **Annual Review of Plant Biology**, v. 58, n. 1, p. 459–481, jun. 2007.

MOZAFARI, A. AKBAR; GHADAKCHI ASL, A.; GHADERI, N. Grape response to salinity stress and role of iron nanoparticle and potassium silicate to mitigate salt induced damage under in vitro conditions. **Physiology and Molecular Biology of Plants**, v. 24, n. 1, p. 25–35, 12 jan. 2018.

MUNNS, R. et al. Osmotic adjustment and energy limitations to plant growth in saline soil. **New Phytologist**, v. 225, n. 3, p. 1091–1096, 21 fev. 2020.

MUNNS, R.; GILLIHAM, M. Salinity tolerance of crops - what is the cost? **New Phytologist**, v. 208, n. 3, p. 668–673, 1 nov. 2015.

MUNNS, R.; TESTER, M. Mechanisms of salinity tolerance. **Annual Review of Plant Biology**, v. 59, n. 1, p. 651–681, 1 jun. 2008.

NAKANO, Y.; ASADA, K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. **Plant and Cell Physiology**, v. 22, n. 5, p. 867–880, ago. 1981.

NIKOLAOU, K. E. et al. Effects of Salinity and Rootstock on Nutrient Element Concentrations and Physiology in Own-Rooted or Grafted to 1103 P and 101-14 Mgt Rootstocks of Merlot and Cabernet Franc Grapevine Cultivars under Climate Change. **Sustainability 2021, Vol. 13, Page 2477**, v. 13, n. 5, p. 2477, 25 fev. 2021.

NOAA. **Global Monitoring Laboratory, Carbon Cycle Greenhouse Gases: Trends in Atmospheric CO<sub>2</sub>**. Disponível em: [https://gml.noaa.gov/ccgg/trends/gl\\_trend.html%0Ahttps://gml.noaa.gov/ccgg/trends\\_ch4/](https://gml.noaa.gov/ccgg/trends/gl_trend.html%0Ahttps://gml.noaa.gov/ccgg/trends_ch4/)

0Ahttps://gml.noaa.gov/ccgg/trends/>. Acesso em: 1 nov. 2021.

NOGUEIRA, D. M. et al. A região semiárida brasileira In: In: **Produção de caprinos e ovinos no Semiárido**. [s.l: s.n.]. p. 385–420.

NOR LAILATUL WAHIDAH, M. et al. Effects of Elevated Atmospheric CO<sub>2</sub> on Photosynthesis, Growth and Biomass in *Shorea platycarpa* F. Heim (Meranti Paya). **Sains Malaysiana**, v. 46, n. 9, p. 1421–1428, 30 set. 2017.

OLLAT, N. et al. Rootstocks as a component of adaptation to environment. **Grapevine in a Changing Environment: A Molecular and Ecophysiological Perspective**, p. 68–108, 2016.

OROSCO-ALCALÁ, B. E. et al. Grafting improves salinity tolerance of bell pepper plants during greenhouse production. **Horticulture Environment and Biotechnology**, v. 62, n. 6, p. 831–844, maio 2021.

PAN, C. et al. Elevated CO<sub>2</sub> Photosynthesis under high temperature by attenuating the functional limitations to energy fluxes, electron transport and redox homeostasis in tomato leaves. **Frontiers in Plant Science**, v. 871, 26 nov. 2018.

PENELLA, C. et al. Salt-tolerant rootstock increases yield of pepper under salinity through maintenance of photosynthetic performance and sinks strength. **Journal of Plant Physiology**, v. 193, p. 1–11, abr. 2016.

PÉREZ-JIMÉNEZ, M.; PÉREZ-TORNERO, O. Mutants of *Citrus macrophylla* rootstock obtained by gamma radiation improve salt resistance through toxic ion exclusion. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 155, p. 494–501, 2020.

PONGRÁCZ, D. P. **Rootstocks for grape-vines**. David Philip: Cape Town,. [s.l: s.n.].

RODRÍGUEZ-HERNÁNDEZ, M. DEL C. et al. Genotype Influences Sulfur Metabolism in Broccoli (*Brassica oleracea* L.) Under Elevated CO<sub>2</sub> and NaCl Stress. **Plant and Cell Physiology**, v. 55, n. 12, p. 2047–2059, 1 dez. 2014.

SEGATTO, F. B. et al. Técnica para o estudo da anatomia da epiderme foliar de batata. **Ciência Rural**, v. 34, n. 5, p. 1597–1601, out. 2004.

SHAHID, S. A.; ZAMAN, M.; HENG, L. Soil Salinity: Historical Perspectives and a World Overview of the Problem. In: **Guideline for Salinity Assessment, Mitigation and Adaptation Using Nuclear and Related Techniques**. Cham: Springer International Publishing, 2018. p. 43–53.

SHANI, U.; BEN-GAL, A. Long-term response of grapevines to salinity: Osmotic effects and ion toxicity. **American Journal of Enology and Viticulture**, v. 56, n. 2, p. 148–154, 1 jun. 2005.

SHOKAT, S.; GROSSKINSKY, D. K.; LIU, F. Impact of elevated CO<sub>2</sub> on two contrasting wheat genotypes exposed to intermediate drought stress at anthesis. **Journal of Agronomy and Crop Science**, v. 207, n. 1, p. 20–33, 1 fev. 2021.

SOBA, D. et al. Effects of elevated [CO<sub>2</sub>] on photosynthesis and seed yield parameters in two soybean genotypes with contrasting water use efficiency. **Environmental and Experimental Botany**, v. 178, p. 104154, 1 out. 2020.

SOUSA, J. S. I. **Uvas para o Brasil**. 2. ed. [s.l.] Piracicaba: FEALQ, 1996.

SOUZA, G. M. DE. **DESENVOLVIMENTO E MORFOLOGIA DE INFLORESCÊNCIAS EM VIDEIRA “NIAGARA ROSADA” (Vitis labrusca L.)**. [s.l.] Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Campus Goytacazes, 2013.

SOUZA, N. C. S. et al. High CO<sub>2</sub> favors ionic homeostasis, photoprotection, and lower photorespiration in salt-stressed cashew plants. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 41, n. 9, p. 158, 8 set. 2019.

SRIVASTAVA, P.; WU, Q.-S.; GIRI, B. Salinity: An Overview. In: [s.l: s.n.]. p. 3–18.

SUAREZ, D. L. et al. Grape rootstock response to salinity, water and combined salinity and water stresses. **Agronomy**, v. 9, n. 6, p. 321, 18 jun. 2019.

SUZUKI, N. et al. Abiotic and biotic stress combinations. **New Phytologist**, v. 203, n. 1, p. 32–43, 11 jul. 2014.

TRÄNKNER, M.; TAVAKOL, E.; JÁKLI, B. Functioning of potassium and magnesium in photosynthesis, photosynthate translocation and photoprotection. **Physiologia Plantarum**, v. 163, n. 3, p. 414–431, 2018.

VELIKOVA, V.; YORDANOV, I.; EDREVA, A. Oxidative stress and some antioxidant systems in acid rain-treated bean plants protective role of exogenous polyamines. **Plant Science**, v. 151, n. 1, p. 59–66, 7 fev. 2000.

VIÉGAS, R. A. et al. Effects of NaCl-salinity on growth and inorganic solute accumulation in young cashew plants. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 5, n. 2, p. 216–222, maio 2001.

VILA, H. F. et al. How rootstocks influence salt tolerance in grapevine? The roles of conferred vigor and ionic exclusion. **Acta Horticulturae**, v. 1136, n. 1136, p. 145–154, jul. 2016.

WALKER, B. J. et al. The Costs of Photorespiration to Food Production Now and in the Future. **Annual Review of Plant Biology**, v. 67, p. 107–129, 29 abr. 2016.

WALKER, R. 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, jul. 2004.

WANG, F. et al. Higher Atmospheric CO<sub>2</sub> Levels Favor C<sub>3</sub> Plants Over C<sub>4</sub> Plants in Utilizing Ammonium as a Nitrogen Source. **Frontiers in Plant Science**, v. 11, p. 1877, 2 dez. 2020.

WANG, R. et al. Soil salinity, sodicity and cotton yield parameters under different drip irrigation regimes during saline wasteland reclamation. **Agricultural Water Management**, v.

209, p. 20–31, out. 2018.

WEBB, A. A. R. et al. Carbon dioxide induces increases in guard cell cytosolic free calcium. **Plant Journal**, v. 9, n. 3, p. 297–304, mar. 1996.

WEI, H. et al. Global transcriptomic profiling of aspen trees under elevated [CO<sub>2</sub>] to identify potential molecular mechanisms responsible for enhanced radial growth. **Journal of Plant Research**, v. 126, n. 2, p. 305–320, 1 mar. 2013.

WU, L. et al. Effects of solid matrix priming (SMP) and salt stress on broccoli and cauliflower seed germination and early seedling growth. **Scientia Horticulturae**, v. 255, p. 161–168, set. 2019.

YAN, Y. et al. Effect of Different Rootstocks on the Salt Stress Tolerance in Watermelon Seedlings. **Horticultural Plant Journal**, v. 4, n. 6, p. 239–249, nov. 2018.

YU, J. et al. Physiological factors involved in positive effects of elevated carbon dioxide concentration on Bermudagrass tolerance to salinity stress. **Environmental and Experimental Botany**, v. 115, p. 20–27, 1 jul. 2015.

ZANDALINAS, S. I. et al. The impact of multifactorial stress combination on plant growth and survival. **New Phytologist**, v. 230, n. 3, p. 1034–1048, 1 maio 2021.

ZHANG, H. et al. Rootstock alleviates salt stress in grafted mulberry seedlings: Physiological and PSII function responses. **Frontiers in Plant Science**, v. 871, dez. 2018.

ZHANG, X. et al. Yield-salinity relationships of different grapevine (*Vitis vinifera* L.) scion-rootstock combinations. **Australian Journal of Grape and Wine Research**, v. 8, n. 3, p. 150–156, out. 2002.

ZHANG, Y. et al. Elevated CO<sub>2</sub> improves antioxidant capacity, ion homeostasis, and polyamine metabolism in tomato seedlings under Ca(NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub>-induced salt stress. **Scientia Horticulturae**, v. 273, p. 109644, 17 nov. 2020.

ZHANG, Y. et al. *Populus euphratica* apyrases increase drought tolerance by modulating stomatal aperture in arabidopsis. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 22, n. 18, p. 9892, 13 set. 2021.

ZHAO, X. et al. Elevated CO<sub>2</sub> concentration promotes photosynthesis of grape (*Vitis vinifera* L. cv. 'Pinot noir') plantlet in vitro by regulating RbcS and Rca revealed by proteomic and transcriptomic profiles. **BMC Plant Biology**, v. 19, n. 1, p. 42, 29 dez. 2019.

ZHOU-TSANG, A. et al. Grapevine salt tolerance. **Australian Journal of Grape and Wine Research**, v. 27, n. 2, p. 149–168, 25 abr. 2021.

ZHU, J. K. Plant salt tolerance. **Trends in Plant Science**, v. 6, n. 2, p. 66–71, fev. 2001.