

SIMONE ANDRÉA DOS SANTOS NASCIMENTO

**DISTÚRBIOS FOTOSSINTÉTICOS ASSOCIADOS A RESTRIÇÃO DE
CRESCIMENTO E TOXICIDADE IÔNICA INFLUENCIADOS PELO PORTA-
ENXERTO EM PLANTAS ENXERTADAS DE VIDEIRA SOB SALINIDADE**

Serra Talhada-PE

2022

**D
I
S
T
Ú
R
B
I
O
S**

**F
O
T
O
S
S
I
N
T
É
T
I
C
O
S**

**·
·
·
2
0
2
2**

SIMONE ANDRÉA DOS SANTOS NASCIMENTO

**DISTÚRBIOS FOTOSSINTÉTICOS ASSOCIADOS A RESTRIÇÃO DE
CRESCIMENTO E TOXICIDADE IÔNICA INFLUENCIADOS PELO PORTA-
ENXERTO EM PLANTAS ENXERTADAS DE VIDEIRA SOB SALINDADE**

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

Orientador: Prof. Dr. Sérgio Luiz Ferreira da Silva.

Coorientador: Dr. Hugo Rafael Bentzen Santos.

Serra Talhada-PE

2022

SIMONE ANDRÉA DOS SANTOS NASCIMENTO

**DISTÚRBIOS FOTOSSINTÉTICOS ASSOCIADOS A RESTRIÇÃO DE
CRESCIMENTO E TOXICIDADE IÔNICA INFLUENCIADOS PELO PORTA-
ENXERTO EM PLANTAS ENXERTADAS DE Videira SOB SALINDADE**

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

APROVADO em ____/____/_____.

Banca Examinadora

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

Dr. Rafael Magalhães de Aragão –UFRA
Examinador Externo

Dr. André Alves de Lima – UAST/UFRPE
Examinador Interno

Aos meus pais, Adelmo e Luciene

E ao meu amor, Maciel Batista.

Eu amo vocês.

Dedico.

AGRADECIMENTOS

A Deus, por sempre guiar meus passos, pela sua presença em minha vida em todos os momentos e por me permitir lutar e não desistir dos meus sonhos mesmo diante de todas as adversidades.

Aos meus pais José Adelmo e Luciene Maria, minha irmã Ingrid Santos, minha tia Rosemere Lima e a minha irmã de coração Laura Michele, por todas as palavras de apoio e por tudo que fizeram ao longo desses anos de minha existência. Sem vocês, eu não teria chegado até aqui.

Aos meus avós (in *memorian*) Espedito e Luzia, Euvira e Lourival, por todo amor e proteção enquanto em vida e por servirem de exemplo e força todas as vezes que me falta a esperança.

Ao meu amor, Maciel Batista, por toda cumplicidade, paciência, amor e por toda ajuda ao longo dessa trajetória. Eu sou uma mulher de sorte.

As minhas amigas, Tamires Eduvirgem e Vanessa Ramos, por todas as palavras de apoio, incentivo e por toda amizade ao longo desses anos.

Ao meu orientador Dr. Sergio Luiz, pela oportunidade, paciência e por todos os ensinamentos.

Ao coorientador Dr. Hugo Bentzen, pelas contribuições no trabalho.

Aos meus amigos, por todos os momentos bons e de dificuldades que enfrentamos pessoalmente e remotamente: Nágila Guedes, Pablo Almeida, Rhaiana Avíz e Erison Martins. A Elania Freire, por toda ajuda no campo e em laboratório.

Aos técnicos, por toda eficiência nas manutenções que eram solicitadas. Ao setor de transporte e limpeza.

A dona Graciosa, por todas as vezes que me desejou um “bom dia” sorrindo com seu olhar esperançoso, meus dias por muitas vezes foram melhores.

A seu Nogueira, por todos os conselhos e palavras animadoras principalmente nos momentos mais difíceis.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa.

A Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE/UAST), por mais uma grande oportunidade de poder subir mais um degrau na minha vida profissional. E a todos os professores do Programa de Pós – Graduação em Produção Vegetal (PGPV) pelas valiosas contribuições durante a minha formação.

A todos vocês, muito obrigada!

“Por isso não tema, pois estou com você. Não tenha medo, pois sou o seu Deus. Eu o fortalecerei e o ajudarei. Eu o segurarei com a minha mão direita vitoriosa.” Isaias 41:10

RESUMO GERAL

A salinidade é um dos fatores abióticos que mais afeta a produtividade das culturas em todo o mundo, principalmente de áreas áridas e semiáridas a qual possuem um regime pluviométrico reduzido e altos índices de radiação solar. O excesso de sais, causam alterações fisiológicas e bioquímicas, principalmente em plantas cultivadas como as videiras, que geralmente são sensíveis ao excesso desses íons na solução do solo. Em virtude de maiores esclarecimentos sobre mecanismos de tolerância ao estresse salino, genótipos de videira com potencial para o uso como enxertos/porta-enxertos tornam-se uma alternativa viável para elucidar lacunas sobre tolerância ao estresse salino relacionadas a danos no aparato fotossintético, homeostase iônica e estresse oxidativo. Nesse sentido, o estudo foi realizado em casa de vegetação durante 30 dias, com mudas enxertadas de videira irrigadas diariamente com água destilada e solução nutritiva concentrada em dias alternados. O experimento foi realizado em delineamento inteiramente casualizado com tratamentos em fatorial de 3x 3, constituindo de três combinações de enxerto/porta-enxerto: Núbia/ IAC 313, Núbia/IAC 572 e Núbia/SO4 submetidas a três tratamentos de 0, 40 e 80 mM de NaCl com três repetições respectivamente. Os parâmetros de crescimento foram estudados com base nos conteúdos de massa seca, taxa de acúmulo de massa seca e alocação relativa de massa seca em raízes, caules, folhas e pecíolos. A homeostase iônica com base no acúmulo e distribuição de íons de Na^+ e Cl^- . A atividade fotossintética com base nos parâmetros de trocas gasosas e atividade fotoquímica, sendo analisadas ao longo do tempo durante o experimento. E danos oxidativos avaliados com base no conteúdo de TBARS e atividade de antioxidantes e não enzimático. Os porta- enxertos apresentaram diferentes respostas nos níveis salinos estudados. As doses crescentes de NaCl (40 e 80mM) afetaram os parâmetros de crescimento dos três porta- enxertos estudados, conteúdo de Na^+ e Cl^- nos tecidos, atividades de enzimas, como também na atividade fotossintética e potencial hídrico.

Palavras-chave: Fotossíntese, Homeostase iônica, Salinidade, Semiárido, Estresse oxidativo, *Vitis vinífera*.

GENERAL ABSTRACT

Salinity is one of the main abiotic factors that affect the crops worldwide, especially in arid and semiarid areas, which have a rainfall regime and high levels of solar radiation. The salt excess of soil solution, cause repairs mainly in structural and biological plants, mainly in cultivated solutions as solutions of protection to excess of biochemical products, which are solutions of protection to the excess of isolated biochemical solutions. Due to further clarification on saline stress tolerance mechanisms, grapevine genotypes with potential for use as scions/rootstocks become a viable alternative to elucidate gaps in saline stress tolerance photos related to damage in the synthetic apparatus, homeostasis and stress oxidative. In that, the study was done daily in water for 30 days, with water changed with nutrient solution applied every other day. Performed in a completely randomized design with treatments in 3x3 treatments, consisting of three grafts, the experiment was grafter/rootstock: Nubia/IAC313, Nubia/IAC572 and Nubia/SO4 in fact, 40 and 80 mM NaCl with three replications. Drought and growth parameters were studied based on mass contents, rate of drought accumulation and dry roots, relative to dry mass in roots, leaves and seeds. Ionic homeostasis based on the accumulation and distribution of Na⁺ and Cl⁻ ions. The photosynthetic based during the chemical exchanges of the gas, being the activity of the activity over the experiment time. And oxidative damage based on TBARS content and antioxidant and non-enzymatic activity. The rootstocks showed different responses at the saline levels studied. As NaCl doses (40mM) three are the growth parameters of the water growths studied also in the activity of natural tissues + and Cl⁻, enzyme activities, as water growth thickenings also in the tissue activity, enzyme activities, such as photosynthesis and potential.

Keywords: Photosynthesis, Ionic Homeostasis, Salinity, Semi-arid, Oxidative stress, *Vitis vinifera*.

LISTA DE FIGURAS

CAPITULO I

Figura 1. Vias de transporte para captação de Na^+ e Cl^- . As setas pretas representam os locais de entrada de Na^+ e Cl^- via a rota simplástica. Setas vermelhas representam a entrada através das paredes celulares pela via apoplástica (GAO et al., 2007)23

CAPITULO II

Figura 2. Aspecto visual de plantas enxertadas de videira Nubia sobre os porta-enxertos IAC 313 (A), IAC 572 (B) e SO4 (C) crescidas na ausência (0) e presença de NaCl (40 e 80 mM) durante 30 dias em condições de casa de vegetação.....44

Figura 3. Taxa de acúmulo diário (TAD) para potássio (A) e sódio (B) em raízes das plantas de videira da variedade Nubia enxertadas sobre os porta-enxertos IAC 313, IAC 572 e SO4, cultivadas na ausência (0) e presença de NaCl (40 e 80 mM) durante 30 dias em condições de casa de vegetação. Valores negativos para K^+ indicam perdas do conteúdo desse nutriente nas plantas tratadas com sal quando comparadas com as plantas antes do início da aplicação do tratamento salino.....56

Figura 4. Taxa de acúmulo diário (TAD) para potássio (A) e sódio (B) em caules das plantas de videira da variedade Nubia enxertadas sobre os porta-enxertos IAC 313, IAC 572 e SO4, cultivadas na ausência (0) e presença de NaCl (40 e 80 mM) durante 30 dias em condições de casa de vegetação. Valores negativos para K^+ indicam perdas do conteúdo desse nutriente nas plantas tratadas com sal quando comparadas com as plantas antes do início da aplicação do tratamento salino.....57

Figura 5. Taxa de acúmulo diário (TAD) para potássio (A) e sódio (B) em folhas das plantas de videira da variedade Nubia enxertadas sobre os porta-enxertos IAC 313, IAC 572 e SO4, cultivadas na ausência (0) e presença de NaCl (40 e 80 mM) durante 30 dias em condições de casa de vegetação.....57

Figura 6. Taxa de acúmulo diário (TAD) para potássio (A) e sódio (B) em pecíolos das plantas de videira da variedade Nubia enxertadas sobre os porta-enxertos IAC 313, IAC 572 e SO4, cultivadas na ausência (0) e presença de NaCl (40 e 80 mM) durante 30 dias em condições de casa de vegetação.....58

Figura 7. Curvas diárias para fotossíntese líquida (A - P_N), condutância estomática (B - g_s), taxa de transpiração (C - E) e concentração intercelular de CO_2 (D - C_i) em plantas de videira da variedade Nubia enxertadas sobre os porta-enxertos IAC 313, IAC 572 e SO4, cultivadas na ausência de salinidade (0 mM e 80 mM) durante 30 dias em condições de casa de vegetação.....60

Figura 8. Curvas de fotossíntese líquida (A - P_N) e condutância estomática (B - g_s) em resposta ao aumento da luminosidade (DFFFA – Densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativo) em plantas de videira da variedade Nubia enxertadas sobre os porta-enxertos IAC 313, IAC 572 e SO4, cultivadas na ausência (0 mM e 80 mM) durante 30 dias em condições de casa de vegetação.....61

Figura 9. Curvas ao longo do tempo de fluorescência variável e fluorescência máxima (A) do quenching fotoquímico (B), quenching não fotoquímico (C) e taxa aparente de transporte e elétrons (D) em resposta ao aumento de intensidade de luz ($\mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) em plantas de videira da variedade Nubia enxertadas sobre os porta-enxertos, IAC 313, IAC 572, SO4 submetidos a concentrações crescentes de NaCl (0, 40 e 80 mM) durante 30 dias, em condições de casa de vegetação.....62

Figura 10. SDS-PAGE mostrando mudanças na abundancia do perfil de proteínas foliares em plantas de videira da variedade Nubia enxertadas sobre os porta-enxertos IAC 313, IAC 572 e SO4, cultivadas na ausência (0) e presença de NaCl (40 e 80 mM) durante 30 dias em condições de casa de vegetação. Observar destaques (seta) indicando mudanças da abundância da subunidade maior da Rubisco em função do sal e tipo de porta-enxerto. Em cada poço foi aplicado 15 μl de amostra contendo $\frac{1}{2}$ de extrato de proteína foliar.....63

Figura 11. Conteúdos de substâncias reativas ao ácido tiobarbitúrico (A) e de glutathiona reduzida (B) em folhas de mudas enxertadas de videira utilizando enxertos da variedade Núbia enxertados sobre os porta-enxertos, IAC 313, IAC 572, SO4, submetidos a concentrações crescentes de NaCl (0, 40 e 80 mM) durante 30 dias em condições de casa de vegetação.....66

LISTA DE TABELAS

CAPITULO I

Tabela 1. Importantes antioxidantes e sua localização na célula vegetal.....26

CAPITULO II

Tabela 2. Conteúdo de massa seca (MS) de raízes, caules, folhas, pecíolos e de planta inteira de mudas de videira da variedade Nubia enxertada sobre os porta-enxertos IAC 313, IAC 572 e SO4 submetidas a concentrações crescente de NaCl (0 – Controle, 40 mM e 80 mM), durante 30 dias em condições de casa de vegetação.....50

Tabela 3. Taxa de acúmulo de massa seca (MS) de raízes, caules, folhas, pecíolos e planta inteira de mudas de videira da variedade Nubia enxertada sobre os porta-enxertos IAC 313, IAC 572 e SO4 submetidas a concentrações crescente de NaCl (0 – Controle, 40 mM e 80 mM), durante 30 dias em condições de casa de vegetação.....51

Tabela 4. Taxa de alocação relativa (%) de massa seca (MS) de raízes, caules, folhas e pecíolos em relação a planta inteira de mudas de videira da variedade Nubia enxertada sobre os porta-enxertos IAC 313, IAC 572 e SO4 submetidas a concentrações crescente de NaCl (0 – Controle, 40 mM e 80 mM), durante 30 dias em condições de casa de vegetação.....53

Tabela 5. Conteúdo de sódio (Na⁺) em raízes, caules, folhas e pecíolos em mudas de videira da variedade Nubia enxertada sobre os porta-enxertos IAC 313, IAC 572 e SO4 submetidas a concentrações crescente de NaCl (0 – Controle, 40 mM e 80 mM), durante 30 dias em condições de casa de vegetação.....54

Tabela 6. Conteúdo de potássio (K⁺) em raízes, caules, folhas e pecíolos em mudas de videira da variedade Nubia enxertada sobre os porta-enxertos IAC 313, IAC 572 e SO4 submetidas a concentrações crescente de NaCl (0 – Controle, 40 mM e 80 mM), durante 30 dias em condições de casa de vegetação.....55

Tabela 7. Conteúdo de cloreto em tecidos de raízes, caules e folhas e pecíolos de mudas de videira Nubia enxertados sobre os porta-enxertos IAC 313, IAC 572, SO4, cultivadas na ausência (0) e presença de NaCl (40 e 80 mM) durante 30 dias em condições de casa de vegetação.....58

Tabela 8. Conteúdos de clorofilas *a*, *b*, *totais* e relação clorofila *a/b* em mudas de videira da variedade Nubia enxertada sobre os porta-enxertos IAC 313, IAC 572 e SO4 expostas a concentrações crescentes de NaCl (0 – Controle, 40 mM e 80 mM), durante 30 dias em condições de casa de vegetação.....64

Tabela 9. Potencial hídrico (Ψ_{H_2O}) em folhas de mudas de videira da variedade Nubia enxertada sobre os porta-enxertos IAC 313, IAC 572 e SO4 submetidas a concentrações crescente de NaCl (0 – Controle, 40 mM e 80 mM), durante 30 dias em condições de casa de vegetação.....65

Tabela 10. Conteúdo de ascorbato total, reduzido e oxidado e relação do teor de ascorbato reduzido em relação ao conteúdo total (Reduzido/Total) em folhas de mudas de videira da variedade Nubia enxertada sobre os porta-enxertos IAC 313, IAC 572 e SO4 submetidas a

concentrações crescente de NaCl (0 – Controle, 40 mM e 80 mM), durante 30 dias em condições de casa de vegetação.....67

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	13
HIPÓTESE E OBJETIVOS	15
HIPÓTESE.....	15
OBJETIVO GERAL	15
OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	15
CAPITULO I - REVISÃO DE LITERATURA (ESTADO DA ARTE): A SALINIDADE NA AGRICULTURA E MECANISMOS DE TOLERÂNCIA DAS PLANTAS AO ESTRESSE SALINO.....	18
1. A SALINIDADE NO SOLO E NA ÁGUA.....	18
1.1 A salinidade como um fator limitante no crescimento e desenvolvimento das plantas	18
1.2 A salinidade em plantas.....	19
2. HOMEOSTASE IÔNICA.....	22
2.1 Mecanismos de captação e transporte de Na ⁺ e Cl ⁻ associados à salinidade.....	22
2.2 ESTRESSE OXIDATIVO EM PLANTAS	23
2.3 Principais espécies reativas de oxigênio e seus efeitos na célula vegetal	23
2.4 A vitivinicultura no semiárido nordestino: histórico e importância socioeconômica	27
REFERÊNCIAS	30
CAPÍTULO II: INFLUÊNCIA DO PORTA-ENXERTO NA LIMITAÇÃO FOTOSSINTÉTICA ENVOLVENDO TOXICIDADE IÔNICA E RESTRIÇÕES ESTOMÁTICAS E NÃO ESTOMÁTICAS EM PLANTAS ENXERTADAS DE VIDEIRA.....	38
RESUMO.....	39
ABSTRAT	40
1.INTRODUÇÃO	41
2. MATERIAL E MÉTODOS	42
2.1. Material vegetal e aplicação dos tratamentos	42
2.2 Razões Alométricas	42
2.3 Taxa de Acúmulo Diário de Massa Seca (MS)	43
2.4 Medidas dos conteúdos de Na ⁺ , K ⁺ e Cl ⁻	43
2.5 Taxa de Acúmulo Diário de Na ⁺ e K ⁺	44
2.6 Medidas de trocas gasosas (curva diária e curvas PN/DFFFA)	44
2.7 Medidas temporais de parâmetros de fluorescência da clorofila.....	45

2.8	Conteúdos de clorofila a, b, totais	45
2.9	Potencial hídrico foliar	46
2.10.	Conteúdo de substâncias reativas ao ácido tiobarbitúrico (TBARS)	46
2.11.	Conteúdos de ascorbato e glutatona	46
2.12.	Extração de proteínas.....	47
2.13.	Eletroforese em Gel de Poliacrilamida na Presença de SDS (PAGE-SDS).....	48
2.14	Delineamento estatístico e análise dos dados	48
3.	RESULTADOS	48
3.1.	Crescimento e sintomas visuais de toxicidade das plantas enxertadas de videira crescidas na ausência e presença de salinidade	48
3.2	Acumulação de Na ⁺ e K ⁺ em plantas enxertadas de videira crescidas na ausência e presença de salinidade	53
3.3	Curvas diárias de fotossíntese líquida, condutância estomática, transpiração e concentração intercelular de CO ₂ em plantas enxertadas de videira cultivadas na ausência e presença de salinidade.	58
3.4	Curvas de P _N e gS em respostas ao aumento da DFFFA em plantas enxertadas de videira cultivadas na ausência e presença de salinidade.....	59
3.5	Mensurações ao longo do tempo de parâmetros de fluorescência da clorofila em plantas enxertadas de videira cultivadas na ausência e presença de salinidade.....	61
3.6	Mudanças no perfil de proteínas através de SDS-PAGE em mudas enxertadas de videira na ausência e presença de salinidade.....	62
3.7	Conteúdos de clorofila a, b e totais em plantas enxertadas de videira cultivadas na ausência e presença de salinidade	62
3.8	Mudanças no potencial hídrico em plantas enxertadas de videira cultivadas na ausência e presença de salinidade	63
3.9.	Danos e proteção oxidativa em folhas de mudas enxertadas de videira sob salinidade	64
4.	DISCUSSÃO	66
5.	CONCLUSÃO	71
	REFERÊNCIAS	72

INTRODUÇÃO GERAL

As plantas durante o seu ciclo de vida são submetidas a diversos tipos de estresses ambientais, dentre eles o estresse salino é um dos que mais afetam as culturas agrícolas no mundo, sendo estimado mais de 950 milhões de hectares de terras com problemas relacionados a salinidade (RENGASAMY et al., 2010) principalmente de regiões áridas e semiáridas (ZORB et al., 2019), que possuem um baixo suprimento de água tanto em qualidade como em quantidade, associados a altos índices de radiação solar (DIAS et al., 2016). Assim, a utilização de genótipos de porta -enxertos com potencial de excluir sais, torna-se uma alternativa viável para o convívio da videira em áreas com problemas de salinidade (FU et al., 2019).

Embora o crescimento e o desenvolvimento das plantas sejam governados por mecanismos fisiológicos, bioquímicos e moleculares, a fotossíntese é um dos processos primários mais afetados pela salinidade (DUARTE et al., 2013; NEGRÃO et al., 2017; SUDHIR et al., 2004). Isso se deve por causa da toxicidade citoplasmática do Na^+ e Cl^- , que leva a uma deficiência de ajuste osmótico, limitação estomática, redução na fotossíntese líquida, interferência nas relações hídricas celulares (FLOWERS et al., 2015), mudanças no conteúdo de proteínas com funções específicas na fotossíntese, como síntese de tilacóides, carotenoides e cloroplastos, (PAIVA 2015), e alterações no rendimento quântico do fotossistema II (PSII) (SILVA et al., 2011).

Além dos parâmetros relacionados a fotossíntese, o excesso de sais pode induzir problemas sérios no transporte de água e de nutrientes minerais, mesmo em condições normais de disponibilidade hídrica, ocasionando “seca por salinidade” e desbalanço nutricional, principalmente na relação Na^+/K^+ no citosol (SILVEIRA et al., 2010). Esse problema pode ser causado por situações em que mesmo em um ambiente com disponibilidade hídrica, a planta não consegue absorver a água disponível pelo excesso de íons contido na solução do solo (HENDERSON e GILLIHAM, 2015).

A videira (*Vitis vinifera* L.) é a das culturas mais importantes para a agricultura mundial e pode atingir alta produtividade em condições favoráveis de clima e solo. No entanto, é considerada uma planta sensível (SOHRABI et al., 2017) ou com uma leve tolerância a salinidade (GRIVE et al., 2012; MA et al., 2015) principalmente a longo prazo. Os danos mais recorrentes do excesso de sais em videiras, é a inibição do aparato fotossintético devido ao acúmulo de íons de Na^+ e Cl^- nas folhas e raízes, provocando redução do crescimento vegetativo devido à baixa absorção de potássio (MUNNS, 1993; FLOWER e

YEO, 1988; WHITE e BROADLEY, 2001) podendo levar a clorose e senescência do tecido foliar devido o estresse iônico (HANIN et al., 2016). Além disso, o estresse salino pode desencadear danos secundários além de causar alterações no metabolismo da planta, como o estresse oxidativo que danifica membranas, peroxidação de lipídeos, proteínas e ácidos nucleicos ou até mesmo causar a morte da célula (TAIZ et al., 2017).

Existem vários estudos relacionados a tolerância das plantas ao estresse salino, no entanto, são apresentadas diferenças nas respostas à salinidade entre variedades de videiras, e a grande variabilidade genética entre espécies, pode ser uma ferramenta importante para explorar mecanismos de tolerância ao excesso de sais (MUNNS et al., 2000; LIANG et al., 2018).

Alguns estudos mostram que a capacidade de exclusão de sais por alguns genótipos de enxertos/porta-enxertos, é conferida por mecanismos celulares envolvidos com a absorção seletiva de sais pelas raízes, associado com possíveis mecanismos de restrição do fluxo e/ou redistribuição desses íons tóxicos em nível celular e planta inteira (GONG et al., 2011; METWALI et al., 2015; MUNNS e GILLIHAM, 2015).

Estudos realizados com plantas de citrus enxertadas em porta-enxertos sensíveis ao sal, apresentaram maiores reduções na biomassa das plantas do que porta -enxertos tolerantes, além disso, a exposição desses porta- enxertos que foram mais tolerantes aos mais altos níveis de sal, restringiram o Na^+ e Cl^- nas raízes (SHAHID et al., 2019). BANEH et al (2013) estudando mudas enxertadas de videira, observaram que o genótipo do porta-enxerto pode reduzir a toxicidade iônica no tecido da planta, restringindo ions de Na^+ e Cl^- em compartimentos celulares.

Em um estudo comparando respostas fotossintéticas entre diferentes genótipos de videiras, foram observadas que a tolerância à salinidade é influenciada pela capacidade de assimilação sustentada de CO_2 no mesofilo foliar, em vez de condutância estomática, e que a razão entre a taxa fotossintética e o CO_2 intercelular (A/C_i) foi reduzida exponencialmente com o aumento da concentração de Na^+ e Cl^- nos tecidos, independentemente do genótipo. No entanto, os genótipos tolerantes mantiveram esses íons efetivamente em níveis significativamente baixos (GILL et al., 2015). Mudanças em ambos os fotossistemas (PSI e PSII) também foram observadas no transporte fotossintético de elétrons e muitas alterações ultraestruturais também são induzidas pelo estresse salino (GUO et al., 2015; ZHAO et al., 2017).

Embora amplamente estudados, os distúrbios fisiológicos/bioquímicos específicos envolvidos com a sensibilidade da fotossíntese a salinidade e homeostase iônica são ainda pouco esclarecidos. Esse estudo tem como objetivo avaliar danos estruturais e funcionais, atribuídos a toxicidade osmótica/iônica e danos oxidativos, relacionados com a eficiência fotossintética potencialmente influenciados pelo genótipo do porta-enxerto em plantas de videira submetidas a salinidade.

HIPÓTESE E OBJETIVOS

HIPÓTESE

Videiras enxertadas em porta-enxertos mais sensíveis a salinidade apresenta maior restrição no crescimento, alterações na atividade fotossintética, homeostase iônica e danos oxidativos.

OBJETIVO GERAL

Avaliar a influência do genótipo do porta-enxerto nos parâmetros de crescimento, atividade fotossintética, homeostase iônica e estresse oxidativo em plantas enxertadas de videira submetidas a estresse salino.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Medir a massa seca e estimar a taxa de acúmulo de massa seca de raízes, caules, folhas, pecíolos e planta inteira nas combinações de enxertos/porta-enxertos (Nubia/IAC 313; Nubia/IAC 572 e Nubia/SO4) crescidas na ausência (controle) e presença de salinidade;
- Mensurar os conteúdos e estimar as taxas de acúmulo de Na^+ , Cl^- e K^+ de raízes, caules, folhas e pecíolos nas combinações de enxertos/porta-enxertos (Nubia/IAC 313; Nubia/IAC 572 e Nubia/SO4) crescidas na ausência e presença de salinidade;
- Elaborar a curva diária de trocas gasosas dos parâmetros de fotossíntese líquida (P_N), taxa de transpiração (E), condutância estomática (g_S) e pressão intercelular de CO_2 (C_i) nas combinações de enxertos/porta-enxertos (Nubia/IAC 313; Nubia/IAC 572 e Nubia/SO4) na ausência e presença de salinidade;
- Elaborar curvas de fotossíntese líquida (P_N) e condutância estomática (g_S) em respostas ao incremento da luminosidade (Curvas A/DFFF) nas combinações de

enxertos/porta-enxertos Nubia/IAC 313; Nubia/IAC 572 e Nubia/SO4, crescidas na ausência (controle) e presença de salinidade;

- Realizar medidas temporais (durante o experimento) de parâmetros fotoquímicos (Fv/Fm, ETR, qP e NPQ nas combinações de enxertos/porta-enxertos (Nubia/IAC 313; Nubia/IAC 572 e Nubia/SO4) crescidas na ausência (controle) e presença de salinidade;
- Medir os conteúdos de clorofila (a, b e totais) em folhas das combinações de enxertos/porta-enxertos (Nubia/IAC 313; Nubia/IAC 572 e Nubia/SO4) crescidas na ausência e presença de sal;
- Medir o potencial hídrico foliar nas combinações de enxertos/porta-enxertos Nubia/IAC 313; Nubia/IAC 572 e Nubia/SO4, crescidas na ausência (controle) e presença de salinidade;
- Determinar o conteúdo de substâncias reativas ao ácido tiobarbitúrico (TBARS) nas combinações de enxertos/porta-enxertos (Nubia/IAC 313; Nubia/IAC 572 e Nubia/SO4) crescidas na ausência e presença de sal;
- Verificar a presença de antioxidantes não enzimáticos (Ascorbato e Glutathione) nas combinações de enxertos/porta-enxertos (Nubia/IAC 313; Nubia/IAC 572 e Nubia/SO4) crescidas na ausência e presença de sal;
- Extração e quantificação de proteínas e Eletroforese em Gel de Poliacrilamida na Presença de SDS (PAGE-SDS).

**CAPITULO I - REVISÃO DE LITERARURA (ESTADO DA ARTE): A SALINIDADE
NA AGRICULTURA E MECANISMOS DE TOLERÂNCIA DAS PLANTAS AO
ESTRESSE SALINO**

CAPITULO I - REVISÃO DE LITERATURA (ESTADO DA ARTE): A SALINIDADE NA AGRICULTURA E MECANISMOS DE TOLERÂNCIA DAS PLANTAS AO ESTRESSE SALINO

1. A SALINIDADE NO SOLO E NA ÁGUA

1.1 A salinidade como um fator limitante no crescimento e desenvolvimento das plantas

A salinidade da água e do solo tem sido uma ameaça desde as grandes civilizações, por reduzir a produtividade das culturas e tornar áreas impróprias para o cultivo, sendo uma das razões para o desaparecimento da antiga civilização da Suméria da Mesopotâmia JACOBSEN e ADAMS (1958). Atualmente o excesso de sais nos solos causam perdas econômicas anuais de mais de 10 bilhões de dólares, afetando o produto interno bruto de mais de 50 países em desenvolvimento, além de ser um problema agrícola que afeta aproximadamente 20% das terras irrigadas no mundo e impõem grandes restrições no crescimento, desenvolvimento e produtividade das culturas (QADIR et al., 2014).

Segundo USSL Staff (1954) os solos são classificados como salinos, quando sua condutividade elétrica do extrato de saturação (CEes) é $\geq 4 \text{ dS m}^{-1}$ o que equivale a 40 mM de NaCl, quando a porcentagem de Na^+ trocável (PST) é $< 15\%$ e o pH geralmente $< 8,5$. A formação dos sais é decorrente dos processos de intemperismo das rochas, através da hidrólise, oxidação, carbonatação, como também pela precipitação, das quais liberam os minerais que posteriormente entram na formação dos solos, sendo os mais encontrados: cloretos Cl⁻, sulfatos SO_4^{2-} , bicarbonatos HCO_3^- , sódio Na, cálcio Ca e magnésio Mg e em menor quantidade podem ocorrer potássio K^+ , amônio NH_4^+ , nitratos NO_3^- e carbonatos CO_3^{2-} (DIAS, 2016).

O acúmulo desses íons pode ocasionar dois tipos de salinização dos solos, a salinização primária e a secundária. O processo de salinização primária pode ser desencadeado por várias causas, como: (a) a acumulação da água salina e conseqüentemente de sais na superfície do solo, sendo mais encontrado em regiões costeiras influenciadas pelas águas dos mares, bem como em regiões com ambientes alagados, (b) Acúmulo de sais em áreas de baixadas devido a escoamentos superficiais, geralmente em solos rasos e com problemas de drenagem, (c) ascensão de sais já existente no ambiente pelas raízes (capilaridade), (d) Acúmulo de sais em áreas de baixadas, por solo de baixa drenagem subsuperficial ao longo do perfil do solo (RIBEIRO et al., 2009).

Na salinização secundária, o solo pode se tornar salino devido as práticas de manejo da água e do solo, utilizando águas com elevados teores de sais, inexistência de um sistema de drenagem eficiente, além do emprego incorreto e excessivo de fertilizantes (PASTERNAK e DE MALACH, 1995).

As águas podem ser classificadas de acordo com a condutividade elétrica (CE) C1, C2, C3 e C4 (salinidade baixa, salinidade média, salinidade alta e salinidade muito alta), com concentrações que dividem as classes de 250, 750 e 2.250 $\mu\text{mho/cm}$, sendo esse critério o mais relevante a respeito da qualidade da água para a irrigação (RICHARDS 1954).

Devido ao alto consumo de água de boa qualidade, ou seja, água que pode ser utilizada para o consumo humano é utilizada em lavouras e indústrias, sendo este um bem que vem se tornando cada vez mais escasso, dessa maneira, muitos produtores sem outra alternativa mais viável, utilizam a água salina na irrigação de lavouras (PAZ et al., 2000). Em regiões áridas e semiáridas, essa prática é recorrente por problemas de escassez de água, e quando disponíveis, muitas vezes possuem grandes quantidades de sais sendo inadequada para o uso na agricultura. Portanto, o uso indiscriminado dessas águas, acabam agravando os problemas com a salinidade em solos dessas regiões (TALEBNEJAD e SEPASKHAH, 2014).

A tolerância a certos níveis de salinidade da água varia de espécie para a espécie e da quantidade de solutos adsorvidos na solução, estes podem ser absorvidos pela planta e causar acúmulo de íons de Na^+ , Cl^- , SO_4^{2-} , HPO_4^{3-} nos tecidos (CARMASSI et al., 2013). Altas concentrações no solo de Na^+ reduzem a eficiência de absorção de água, além disso, a alta absorção de Na^+ e Cl^- pelas raízes causam efeitos negativos no crescimento da planta, interrompendo processos metabólicos e reduzindo a eficiência da fotossíntese (MUNNS e TESTER, 2008).

1.2 A salinidade em plantas

A maneira como a salinidade afeta o rendimento das culturas depende de vários fatores, como o período de exposição, características genéticas e estágio de desenvolvimento em que se encontram (MUNNS et al., 2019). Os íons de Na^+ e Cl^- ao serem absorvidos na solução do solo pelas raízes, causam uma perturbação do equilíbrio osmótico e iônico provocando toxicidade e quando em altas concentrações, podem ser tóxicos para o metabolismo celular (AGARWAL et al., 2013). Em torno de 99% das plantas sensíveis à salinidade morrem devido a toxicidade por sal, e quando conseguem sobreviver, o rendimento médio é reduzido de 50 a 80% (PANTA et al., 2014).

As plantas podem ser divididas com base na tolerância a salinidade, sendo as halófitas oriundas de ambientes salinos, ou seja, plantas tolerantes a níveis mais altos de sais na solução do solo, que desenvolveram mecanismos de adaptação para sobrevivência nesses ambientes, e glicófitas, plantas que não conseguem se desenvolver em solos com a presença de sais, sendo estas consideradas sensíveis (FLOWERS et al., 2015).

Quando submetidas a ambientes salinos, as plantas desenvolvem mecanismos para compensar as condições estressantes, mediante alteração dos processos fisiológicos, bioquímicos e de desenvolvimento, para manter o crescimento e reprodução. Uma das estratégias bioquímicas utilizadas, incluem acumulação ou exclusão seletiva de íons, controle da entrada de íons pelas raízes e transporte para as folhas, compartimentação de íons a nível celular (vacúolos) e estrutural (folhas), síntese de osmólitos, alterações nas vias fotossintéticas, modificações na estrutura de membrana, indução de enzimas antioxidantes e hormônios (ESTEVES et al., 2008), além de síntese de proteínas e metabolismos de lipídios.

Essas alterações ocorrem em resposta a salinidade nas plantas em duas diferentes fases, fase osmótica e fase iônica: Uma resposta rápida à elevada pressão osmótica na interface raiz-solo e uma resposta mais lenta causada pelo acúmulo de Na^+ e Cl^- nas folhas (TAIZ; ZEIGER et al., 2017).

Na fase osmótica, há uma diminuição no crescimento da parte aérea, do turgor celular e conseqüentemente da expansão foliar e inibição da formação de gemas laterais, esse efeito promove redução nas concentrações de carboidratos, que são a base necessária para o desenvolvimento celular (MUNNS e TESTER, 2008). Nessa fase, é desencadeada uma sequência de reações moduladas por hormônios que restringem a abertura dos estômatos e assimilação de CO_2 . Esses efeitos ocorrem nos primeiros estádios iniciais de exposição das plantas a salinidade ou níveis moderados de sais em contato com o sistema radicular (TAIZ; ZEIGER et. al, 2017).

Segundo SILVEIRA et al., (2010) a fase osmótica é uma resposta fisiológica, ou seja, uma aclimatação realizada pela planta na situação adversa em que está submetida. O acúmulo de sais no solo, causa efeito osmótico na planta, sendo um fator decisivo na redução do crescimento das plantas, pois reduz a absorção de água e nutrientes, associado à toxidez de íons causando estresse iônico, desequilíbrio nutricional e distúrbios na absorção e, ou, distribuição dos nutrientes (ZORB et al., 2019).

Já a fase iônica, inicia com a acúmulo de quantidades tóxicas de Na^+ Cl^- nas folhas mais velhas, levando à inibição da fotossíntese e dos processos biossintéticos. O excesso de

íons no citosol, especialmente o Na^+ , causa grandes alterações na atividade de enzimas e na estrutura funcional de proteínas, causando efeitos diretos de toxicidade (MUNNS e TESTER, 2008).

Embora algumas espécies como melão, pepino e pimenta sejam mais sensíveis ao estresse causado pelo Na^+ em comparação ao causado pelo Cl^- , algumas espécies como a videira e a soja são altamente sensíveis ao excesso de Cl^- (TAIZ; ZEIGER et al., 2017) principalmente na zona das raízes, pois normalmente acumulam esse íon em maiores quantidades (WALKER et al., 2004). A regulação da absorção de Na^+ e Cl^- é uma estratégia importante desenvolvida pela planta para limitar o acúmulo tóxico de Na^+ nas folhas e manter uma alta razão entre K^+ e Na^+ e favorecer a atividade de enzimas dependentes de K^+ (SHABALA e POTTOSIN, 2014).

A limitação do K^+ normalmente ocorre nos tecidos mais velhos (TAIZ e ZEIGER, 1998) e as enzimas antiporte Na^+/H^+ são responsáveis pela eliminação ou a compartimentalização do Na^+ do citoplasma no vacúolo, através de bombas de H^+ que realizam a regulação da expressão e atividade dos transportadores de K^+ e Na^+ (ZHU et al., 1993).

Diferentemente dos outros macronutrientes o K^+ é um íon muito móvel nos tecidos vegetais, sendo encontrado na célula em altas concentrações, em condições normais. Este íon possui função osmótica e de regulação estomática, o que facilita a assimilação do NO_3^- no xilema contribuindo na ativação enzimática (TAIZ e ZEIGER 1998).

Outro íon que possui função estrutural e metabólica é o Ca^+ , é considerado como um mensageiro secundário intracelular, ativa várias proteínas como a calmodulina que ativa várias enzimas regulatórias como proteínas quinases e proteínas fosfatases (ZHU, 2002) e o seu aumento leva a transdução de sinais que resulta a planta uma aclimação, ou seja, uma adaptação a salinidade (MENDOZA et al., 1994; KNIGHT et al., 1997).

Nos próximos anos, os problemas com salinidade tendem a se agravar em muitas regiões, sendo necessário o desenvolvimento de estratégias que possam ajudar as plantas a se sobressaírem diante dessas intempéris, através da identificação de mecanismos fisiológicos, bioquímicas, moleculares e de base genética de tolerância ao excesso de sais (SHRIVASTAVA et al., 2015).

2. HOMEOSTASE IÔNICA

2.1 Mecanismos de captação e transporte de Na⁺ e Cl⁻ associados à salinidade

A salinidade prejudica o crescimento e o desenvolvimento das plantas via estresse hídrico, citotoxicidade devido à absorção excessiva de íons como sódio (Na⁺) e cloreto (Cl⁻), além de desequilíbrio nutricional. Adicionado a estes fatores, a salinidade causa o estresse oxidativo por meio de espécies reativas de oxigênio que causam danos a célula vegetal (IZAYENKOV, 2012).

As plantas respondem ao estresse salino por meio de duas fases: fase osmótica e iônica, a primeira ocorre em minutos ou dias causando redução no crescimento, principalmente da parte aérea e fechamento estomático. A última, ocorre com o passar dos dias, provocando acúmulo de íons a níveis tóxicos para a célula, além de retardo de processos metabólicos, senescência precoce e por fim morte do tecido foliar (MUNNS E TESTER, 2008; ROY et al., 2014).

Um dos pontos negativos do estresse osmótico é o fechamento estomático, no entanto, esse mecanismo impede que a planta perca água, evitando consequentemente o estresse hídrico (MUNNS E PASSIOURA, 1984; NOBEL, 1991). Ao entrar no tecido radicular, o sal desencadeia a ativação de milhares de cascatas de sinalização a qual promovem uma certa tolerância ao íon pela restrição da translocação do Na⁺. Nesse processo, a tolerância ocorre pela compartimentalização dos íons tóxicos nos vacúolos evitando que chegue até o citoplasma e cause perturbações nos processos citoplasmáticos (IZAYENKOV e MAATHUIS, 2019).

Estratégias como compartimentalização, transporte e redistribuição de íons tóxicos, foram observadas principalmente em plantas halófitas por terem mecanismos de que concentram o sal em seus vacúolos e em algumas espécies concentram na superfície das folhas (FLOWERS e COLMER, 2008, 2015; MAATHUIS et al., 2014). O sal, entra nas plantas pelas vias simplástica e apoplástica (GAO et al., 2007; NEGRÃO et al., 2011; MAATHUIS et al., 2014) no entanto, a via simplástica não é tão pronunciada, a sua contribuição pode chegar a 1%, sendo mais significativa quando a transpiração é alta. Em plantas de arroz, esta via pode ser responsável por até 50% da captação total do Na⁺ (YEO et al., 1987; MALAGOLI et al., 2008; KRISHNAMURTHY et al., 2009; KRONZUCKER e BRITTO, 2011). Já a via apoplástica é responsável por 50% da captação do Cl⁻ (SHI et al., 2013).

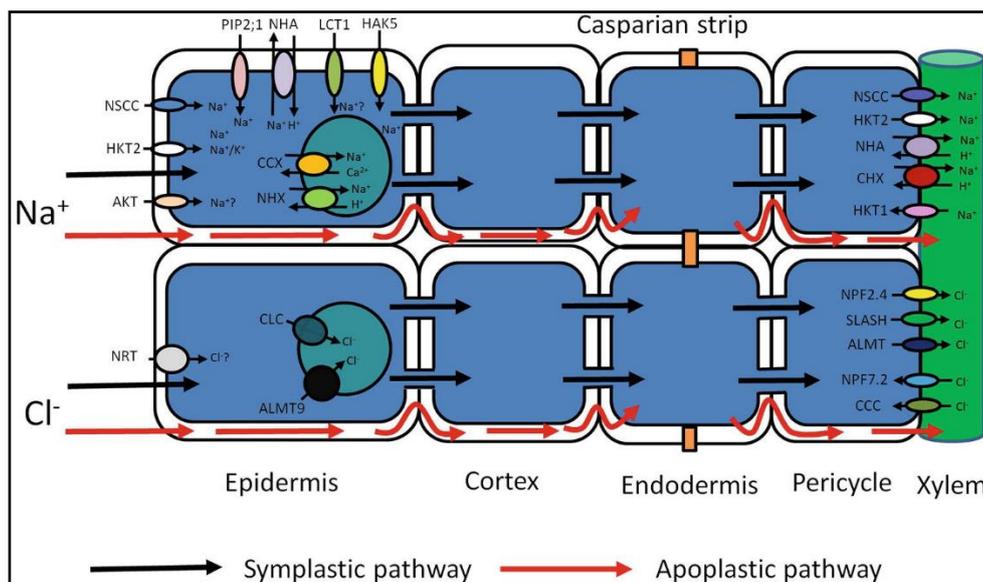


Figura 1. Vias de transporte para catção de Na^+ e Cl^- . As setas pretas representam os locais de entrada de Na^+ e Cl^- via a rota simplástica. Setas vermelhas representam a entrada através das paredes celulares pela via apoplástica (GAO et al., 2007).

Vários transportadores (AKT, HKT2, NSCC, PIP2;1, NHA, LCT1, HAK5) podem estar envolvidos na captação e transporte de íons de Na^+ através da membrana plasmática. A compartimentalização é mediada por transportadores (CCX, NHX) que armazenam os íons no vacúolo e a redistribuição é realizada por membros de várias famílias de transportadores de membrana (NSCC, HKT, NHA, CHX).

O transportador NRT é responsável pelo transporte do Cl^- através da membrana plasmática e seu sequestro é por meio de transportadores tonoplásticos de ânions (ALMT e CLC). Além disso, o transporte a longas distâncias do Cl^- pode ser mediado por várias famílias de proteínas (NPF, SLASH, ALMT, NPF, CCC).

Outro mecanismo de tolerância ao sal foi a descoberta de um transportador (SOS1) Na^+/H^+ presente na membrana plasmática, esse transportador é capaz de transportar Na^+ para fora das células e é acoplado ao antiporte de H^+ , gerando um gradiente eletroquímico constituído por três tipos de bombas transportadoras: (P-ATPase) presente na membrana plasmática, V-ATPase e PPase, encontradas no vacúolo (BOSE, et al., 2014).

2.2 ESTRESSE OXIDATIVO EM PLANTAS

2.3 Principais espécies reativas de oxigênio e seus efeitos na célula vegetal

O oxigênio molecular surgiu a bilhões de anos na atmosfera terrestre e embora seja muito importante para os processos naturais de sobrevivência das espécies vegetais, sendo

utilizado durante a respiração celular, o O_2 leva inevitavelmente a formação de espécies reativas de oxigênio EROs, nas mitocôndrias, cloroplastos e peroxissomos BHATTACHARJEE, (2010), KARUPPANAPANDIAN et al., (2011), membrana plasmática, apoplasto e nucléolo, considerados as principais locais de produção de EROs (GILL e TUTEJA, 2010; SANDALIO et al., 2013).

Cada compartimento celular possui seus componentes de eliminação de EROs, seja enzimático ou não enzimático, sendo controlado por um conjunto de genes gerando respostas de proteção, eliminação e sinalização de acordo com o estresse causado (MITTLER et al., 2004). São consideradas subprodutos de reações redox, ou seja, são formadas a partir do metabolismo aeróbico e participam de uma sofisticada rede de sinalização em plantas quando submetidas a situações de estresses, sendo originadas também através de reações metabólicas típicas da planta como: fotossíntese, respiração, fotorrespiração (KOVALCHUK, 2010).

As respostas da rede de sinalização são mediadas por Ca^{2+} considerado um mensageiro secundário nas rotas sinalizadoras e/ou por fosforilação de NAPH oxidases (RBOH) gerando uma resposta ao estresse causado (SUZUKI et al., 2011, GILROY et al., 2014). O estresse oxidativo é causado por condições impostas de estresses bióticos e abióticos as plantas como: salinidade, poluição do ar e do solo, seca, estresse por calor e frio, ferimentos, transição da anoxia para a reoxigenação, luz UV, condições de luz intensa que estimulam a fotoinibição, senescência e infecção por patógenos causando o aumento da produção de espécies reativas de oxigênio EROs (BARBOSA 2014).

As EROs são derivadas do oxigênio molecular (O_2) altamente reativas que possuem ao menos 1 elétron não pareado em suas orbitais, são referidas como subprodutos de reação redox que se apresentam tanto como radicais livres, como na forma molecular de um não radical (GILL e TUTEJA 2010). Dentre as principais EROs estão os radicais: radical superóxido $O_2^{\cdot-}$, e radical hidroxila OH^{\cdot} e os não radicais oxigênio singlete 1O_2 , peróxido de hidrogênio H_2O_2 , além da alcóxil (RO^{\cdot}) e peróxil (ROO^{\cdot}) menos recorrentes (HALLIWELL e GUTTERIDGE 2007; GILL e TUTEJA 2010).

Em altas concentrações, as EROs, são capazes de reagir rapidamente com uma ampla diversidade de constituintes celulares e oxidá-los, como proteínas, DNA, RNA e lipídeos. Essa oxidação leva a desestabilidade das membranas, mutações prejudiciais e paralisação de processos metabólicos essenciais à sobrevivência por toxicidade, podendo levar a morte celular (TAIZ; ZEIGER et al., 2017).

Ao longo das gerações, as plantas sofreram mutações e evoluíram um sistema complexo antioxidante para evitar ou reduzir os efeitos deletérios causados pelas EROs (EL-SHABRAWI et al., 2010). As EROs produzidas em qualquer compartimento celular, são controladas por um sistema antioxidante que atua de forma coordenada e atuam como eliminadores de EROs e podem aumentar a tolerância da planta ao estresse salino, sendo compostos antioxidantes não enzimáticos (MILLER et al., 2010), que incluem ácido ascórbico (AsA), glutathione (GSH), compostos fenólicos, alcaloides, amino não proteicos e α -tocoferóis.

Por outro lado, a bateria de antioxidantes enzimáticos inclui superóxido dismutase (SOD), catalase (CAT), ascorbato peroxidase (APX), glutathione redutase (GR), monodesidroascorbato redutase (MDHAR), desidroascorbato redutase (DHAR), glutathione peroxidase (GPX), guaiacol peroxidase (GOPX), peroxidase (POX), glutathione-S-transferase (GST) (HASANUZZAMAN et al., 2012).

O AsA é um antioxidante solúvel em água e é considerado o antioxidante mais abundante, sendo o principal contribuidor para as reações redox na célula vegetal. O AsA reduz os conteúdos de H_2O_2 na célula em H_2O e atua como molécula de sinalização em situações de estresses abióticos (ANJUN et al., 2014).

A GSH, é um tripeptídeo γ - glutamil- cisteinil- glicina, é uma proteína não solúvel em água composto de tiol, encontradas em quase todas as organelas celulares como cloroplastos, retículo endoplasmático, vacúolos e mitocôndrias, está diretamente envolvida na eliminação de H_2O_2 , OH^- e 1O_2 nos cloroplastos, citoplasma, apoplasto, mitocôndria e peroxissomos (ANJUN et al., 2012; GILL et al., 2013). Os demais compostos não enzimáticos como tocoferóis, carotenoides, flavonoides contribuem na eliminação de diversas EROs e seus produtos das reações (GILL et al., 2010).

A SOD é considerada como a primeira linha de defesa contra os estresses abióticos, com função de catalisar a dismutação de $O_2^{\cdot-}$ para H_2O_2 e O_2 em praticamente todos os compartimentos da célula vegetal, como cloroplastos, mitocôndrias, núcleos, peroxissomos, citoplasma e apoplasto (ALSCHER et al. 2002) sendo uma isoenzima dividida em grupos, dependendo do cofator metal, podendo as plantas possuírem vários tipos distintos de SODs, cada uma diferindo em relação ao metal no local do sítio ativo.

A CAT é uma enzima, heme tetramérico, ocorre em peroxissomos, glioxissomos e organelas relacionadas onde dismuta o H_2O_2 em H_2O e O_2 , sendo um elemento vital parte da

defesa antioxidante (GARG e MANCHANDA, 2009) considerada uma das mais importantes enzimas eliminadoras de EROs.

A APX, uma enzima de família multigênica pode estar em um compartimento celular específico, como APX estromal (sAPX) e ligado ao tilacóide, APX (tAPX) em cloroplastos, glioxissomos e peroxissomos como também ligada a membrana (mAPX) e no citosol (cAPX), sendo um importante na conversão de H_2O_2 em H_2O . No ciclo ascorbato-glutationa, a APX atua em conjunto com desidroascorbate redutase (DHAR), monodehidro ascorbato redutase (MDHR) e glutatona redutase (GR) na eliminação do de H_2O_2 (TARCHOUNE et al., 2010). Para as GPXS e GTs estão envolvidos na supressão do estresse oxidativo reduzindo H_2O_2 (NOCTOR et al., 2002).

Tabela 1. Importantes antioxidantes e sua localização na célula vegetal.

Antioxidante	Localização do antioxidante	Respectivas EROs
1. Enzimático		
Superóxido dismutase (SOD)	Cloroplastos, Mitocôndrias, Peroxissomos, Citosol, Apoplastos	Superóxido $O_2^{\cdot-}$
Catalase (CAT)	Peroxissomos, Glioxissomos	Peróxido de hidrogênio H_2O_2
Ascorbato Peroxidase (APX)	Cloroplastos, Mitocôndrias, Peroxissomos, Glioxissomos, Citosol, Apoplastos	H_2O_2
Peroxidase (POX)	Vacúolo, Citosol, Cloroplastos	H_2O_2
Glutationa redutase (GR)		Glutationa reduzida
Glutationa peroxidase (GP)	Cloroplastos, Citosol, Mitocôndrias	H_2O_2 , Peroxidação lipídica radicais (ROO)
Glutationa S – transferase (GST)	Citosol, Mitocôndrias, Retículo endoplasmático	Hidroxidoperóxido orgânico (ROOH)
Desidroascorbato redutase (DHAR)	Cloroplastos, Mitocôndrias, Peroxissomos	Regeneração do ascorbato em Desidroascorbato (DHA)
Monodesidroascorbato redutase (MDHAR)	Cloroplastos, Mitocôndrias, Peroxissomos, Citosol	Redução do Monodesidroascorbato (MDH) para originar ascorbato
1. Não Enzimático		
Glutationa (GSH)	Cloroplastos, Mitocôndrias, Peroxissomos, Citosol, Apoplastos	H_2O_2 , radical hidroxila $OH^{\cdot-}$, Peróxido orgânico (ROOH)

Ácido Ascórbico (AsA)	Cloroplastos, Mitocôndrias, Peroxissomos, Citosol, Apoplastos	H ₂ O ₂ , O ₂ ^{•-} , OH ^{•-} ,
αTocoferol	Membranas	H ₂ O ₂ , radical hidroxila OH ^{•-} , ¹ O ₂ Peróxido orgânico (ROOH)
Carotenóides	Citosol	¹ O ₂
Flavonóides	Vacúolos	¹ O ₂ , O ₂ ^{•-} , OH ^{•-} , e peroxinitrato (ONOO ⁻).

Adaptado: MITLLER (2002).

2.4 A vitivinicultura no semiárido nordestino: histórico e importância socioeconômica

A videira pertence à família Vitácea, com características do tipo cipó ou trepadeiras, de estruturas lenhosas ou herbáceas e com gavinhas opostas as folhas (MULLINS et al., 1992) e dentre as espécies *Vitis*, a *Vitis vinifera* L se destaca pela sua importância econômica.

Há evidências que o centro de origem da videira é a atual Groenlândia onde teria surgido a milhares de anos durante a Era Cenozoica (SOUZA, 1996). No início da glaciação da terra, grandes áreas ficaram cobertas de gelo, fato que levou a dispersão da videira para locais menos afetados pelo gelo como a Eurásia, Ásia e América (ALVARENGA et al., 1998).

As primeiras videiras *V. vinifera* L. introduzidas no Brasil, foi através de Martim Afonso de Souza, implantando na capitania de São Vicente, atual Estado de São Paulo, em 1532. Não se sabe ao certo o início e sítios de domesticação, mas evidências demonstram que pode estar relacionada com a descoberta do vinho (THIS et al., 2006).

Há registros que a espécie *Vitis vinifera* L. tenha chegado ao novo mundo por meio colonizadores espanhóis e portugueses por volta de 1500, sendo primeiramente através de sementes e depois por estacas a partir dos locais onde eram cultivadas. No Brasil, após ser introduzida por Martin Afonso de Souza, Brás Cubas ainda em 1532 realizou tentativas de cultivo no litoral de São Paulo, mas por questões de adaptação não obteve êxito (POMMER,2003). No Rio Grande do Sul, os padres jesuítas foram os primeiros a introduzirem plantas de videiras na região, e posteriormente, imigrantes italianos em 1875, trouxeram cultivares de *V. vinifera* obtendo sucesso no estado do Rio Grande (SOUZA 1996).

Na região Nordeste, nos Estados de Pernambuco e Bahia, a viticultura estava presente desde o século XVI com grande expressividade nas ilhas de Itaparica e Itamaracá. Em meados do século XX, mudas de videiras foram levadas para o Agreste e Sertão, onde eram plantadas em quintais domésticos e pequena parte destinada ao comércio local. Na década de 50, com ajuda do técnico português José Cabral de Noronha e Menezes funcionário da Comissão do

Vale do São Francisco (CVSF) um manejo mais adequado foi sendo difundido e o cultivo de videiras começou a se expandir pela região (LEÃO e POSSÍDIO, 2000).

As primeiras variedades cultivadas que se tem registro foram: Estevão Marinho, Ferral, Moscatel Rosada e Olvette Noire e em seguida variedades como: Moscato Italiano, Peverella, Trebbiano, Moscatel de Alexandria, Ferral Preta, Alphonso Lavallee e Alicante Preta) e posteriormente outras variedades foram sendo introduzidas. No entanto, somente na década de 1980, com o apoio de incentivos fiscais de empresas governamentais e privadas, a viticultura e a vitivinicultura se consolidaram na região do Vale do São Francisco (SILVA et al., 2009).

A viticultura brasileira atualmente pode ser dividida no consumo de uvas de mesa in natura, na produção de vinhos e outros derivados (PROTAS, 2002). De acordo com dados do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE) a produção de uvas no Brasil no ano de 2020 alcançou 1,4 milhões de toneladas, com uma queda de 2,03% em relação ao ano de 2019. A área plantada com videiras no Brasil foi de 74.826 ha, com redução de 1,20% ao ano de 2019 (IBGE, 2021).

No Nordeste do Brasil, na região do Vale do São Francisco nos Estados de Pernambuco e Bahia se concentram as maiores áreas com a viticultura representando 13,94% da área vitícola brasileira em 2020, fato este que permite até duas colheitas por ano (MELLO et al., 2021) O Nordeste é o maior produtor de uvas de mesa e o segundo na produção de uvas, com contribuição de 27,37% da produção nacional, alcançando 387.662 toneladas no ano de 2020, contribuindo com o desenvolvimento econômico através da geração de empregos nas regiões produtoras (LEÃO, 2018).

As variedades comercializadas tradicionais para o consumo in natura mais cultivadas no Brasil são: Niágara Rosada (rustica) e Iália (com suas mutações: Rubi, Benitaka e Brasil), o mercado também tem investido na produção e comercialização de uvas sem sementes como a: Superior Seedless, Crimsom Seedless e a Thompson Seedless, no entanto estas variedades estão sendo substituídas por outras com maior potencial de adaptabilidade ao clima e solo da região e mais produtivas quando comparadas com as anteriores, dentre elas estão: Arra 15, BRS Vitória, BRS Íris e BRS Núbia (MELLO et al., 2021)

Desde o surgimento da técnica da enxertia por volta de 1800, essa prática possibilitou a domesticação de plantas lenhosas perenes como: (maçã, pêra, ameixa e cereja) o que permitiu a união de melhores características do porta enxerto para copa (MEYER et al., 2012). A utilização de porta – enxertos surgiu pelo surgimento da filoxera (*Daktylosphaera vitifoliae*

Fitch) um inseto de origem americana com ciclo de vida complexo por volta do século XIX, que afetava a produtividade das videiras.

Na viticultura, é considerado um porta- enxerto com potencial, aquele que confere resistência a filoxera, nematoides, adaptação a uma maior diversidade de solos, fácil propagação e compatibilidade com a copa, além de boa sanidade (GIOVANNI, 2013; LOUREIRO et al, 2016). Diversos trabalhos, demonstram a importância da utilização de porta- enxerto pelo seu potencial de adaptação a diferentes tipos de solos, qualidade do fruto, seca, excesso de sais, metais pesados e por diversos estresses ambientais (CORSO et al., 2016 ; LO'AY et al., 2021; ZRIG et al., 2016; CASTRO et al., 2009; KÖSE et al., 2014; FERREIRA-SILVA et al., 2009; SHAHID et al., 2019; FU et al., 2019; KONGSRI et al., 2014; VILVERT et al., 2017; VIANA et al., 2017; BERDELA et al., 2015). Assim, desenvolver combinações de porta- enxertos com potencial de excluir sais torna-se um passo importante para uma possível adaptação dessas plantas a ambientes salinizados.

REFERÊNCIAS

AGARWAL, P. K.; SHUKLA, P. S; G, KAPIL; JHA, B. Journal Article. Bioengineering for salinity tolerance in plants: state of the art. **Molecular Biotechnology**, v. 54, I. 1, p, 102- 123, 2013.

ALSCHER, Ruth Grene; ERTURK, Neval; HEATH, Lenwood S. Role of superoxide dismutases (SODs) in controlling oxidative stress in plants. **Journal of experimental botany**, v. 53, n. 372, p. 1331-1341, 2002.

ANJUM, Naser A. et al. Silver nanoparticles in soil–plant systems. **Journal of Nanoparticle Research**, v. 15, n. 9, p. 1-26, 2013.

ANJUM, Naser A. et al. Tolerância ao estresse metal/metaloide em plantas: papel do ascorbato, seu par redox e enzimas associadas. **Protoplasma** , v. 251, n. 6, pág. 1265-1283, 2014.

ARNON, Daniel I. Enzimas de Cobre em Cloroplastos Isolados. Polifenoloxidase em Beta Vulgaris. **Plant Physiology** , v. 24, n. 1, pág. 1-15, 1949.

BANEH, H.D., ATTARI, H., HASSANI, A., ABDOLLAHI, R. Salinity Effects on the Physiological Parameters and Oxidative Enzymatic Activities of Four Iranian Grapevines (*Vitis vinifera* L.) Cultivar. **International Journal of Agriculture and Crop Sciences**, v.5, n.9, p. 1022-1027, 2013.

BARBOSA, Marta Ribeiro et al. Geração e desintoxicação enzimática de espécies reativas de oxigênio em plantas. **Ciência Rural**, v. 44, p. 453-460, 2014.

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

CAMARSSI G., BACCIL L., BRONZINI M., INCROCCI L., MAGGINI R., BELLOCCHI G., MASS D., PARDOSSI A. Modelling transpiration of greenhouse gerbera (*Gerbera jamesonii* H. Bolus) grown in substrate with saline water in a Mediterranean climate. **Scientia Horticulturae**. V. 156, n.7, p. 9-18, 2013.

CAMEJO, Daymi et al. Alterações induzidas pela salinidade na S-nitrosilação de proteínas mitocondriais de ervilha. **Journal of Proteomics** , v. 79, p. 87-99, 2013.

DIAS, H.R.G.S; LACERDA, C.F; FILHO, E.G. **Manejo da salinidade na agricultura: estudos básicos e aplicados**. 2.ed. Fortaleza: Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia em Salinidade (INCTSal), 2016.

DUARTE, B, T; COUTO, J; FREITAS, J; VALENTIM, H; SILVA, J.C; MARQUES, J.M; DIAS, I. CAÇADOR. Abiotic modulation of *Spartina maritima* photobiology in different latitudinal populations, **Estuar. Coast. Shelf Sci**, v.130, p. 127–137, 2013.

EL-SHABRAWI, Hattem et al. Homeostase redox, defesa antioxidante e desintoxicação de metilglioxal como marcadores de tolerância ao sal em arroz Pokkali. **Protoplasma**, v. 245, n. 1, pág. 85-96, 2010.

EL-SHABRAWI, Hattem et al. Homeostase redox, defesa antioxidante e desintoxicação de metilglioxal como marcadores de tolerância ao sal em arroz Pokkali. **Protoplasma**, v. 245, n. 1, pág. 85-96, 2010.

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

FLOWER, T.J., YEO, A.R. ION RELATIONS OF SALT TOLERANCE. IN: BAKER, D., HALLS, J. (Eds.), *Solute Transport in Plant Cells and Tissue*. **Longman, Harlow**, p. 392–414, 1988.

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

FU, Q.Q., TAN, Y.Z., ZHAI, H., DU, Y.P., 2019. Evaluation of salt resistance mechanisms of grapevine hybrid rootstocks. **Scientia Horticulturae**, v.243, p.148–158, 2019.

GARG, N.; MANCHANDA, G. Geração de ROS em plantas: benção ou maldição? **Plant Biosystems**, v. 143, n. 1, pág. 81-96, 2009.

GILL, S. S.; TUTEJA, N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic GILL, S.S., ANJUM, N.A., GILL, R., YADAV, S., HASANUZZAMAN, M., FUJITA, M., MISHRA, P., SABAT, S.C., TUTEJA, N. Superoxide dismutase—mentor of abiotic stress tolerance in crop plants. **Environ Sci Pollut Res**, v. 22, p. 10375–10394, 2015.

GILL, Sarvajeet Singh; TUTEJA, Narendra. Espécies reativas de oxigênio e maquinaria antioxidante na tolerância ao estresse abiótico em plantas cultivadas. **Fisiologia e bioquímica vegetal**, v. 48, n. 12, pág. 909-930, 2010.

GILL, Sarvajeet Singh; TUTEJA, Narendra. Espécies reativas de oxigênio e maquinaria antioxidante na tolerância ao estresse abiótico em plantas cultivadas. **Fisiologia e bioquímica vegetal**, v. 48, n. 12, pág. 909-930, 2010.

GILL, Sarvajeet Singh; TUTEJA, Narendra. Espécies reativas de oxigênio e maquinaria antioxidante na tolerância ao estresse abiótico em plantas cultivadas. **Fisiologia e bioquímica vegetal**, v. 48, n. 12, pág. 909-930, 2010.

GILROY, Simon et al. Uma onda de sinais: cálcio e ROS na vanguarda da sinalização sistêmica rápida. **Tendências na ciência das plantas**, v. 19, n. 10, pág. 623-630, 2014.

GONG, H., BLACKMORE, D., CLINGELEFFER, P., SYKES, S., JHA, D., TESTER, M., WALKER, R. Contrast in chloride exclusion between two grapevine genotypes and its variation in their hybrid progeny. **Journal of Experimental Botany**, v. 62, n. 3, p. 989–999, 2011.

GRIEVE, C.M., GRATTAN, S.R., MAAS, E.V. Plant Salt Tolerance. In: Wallender, W.W., Tanji, K.K. **Agricultural Salinity Assessment and Management**, n.71, p.405-459, 2012.

GUO, Y., YU, Q., FENG, X., XIE, Z., LIU, X. Effects of partial defoliation on the growth, ion relations and photosynthesis of *Lycium chinense* Mill. under salt stress. **Arch. Biol. Sci.** 67, 1185–1194, 2015.

GURURANI, M. A.; VENKATESH, J.; TRAN, L. S. P. Regulation of photosynthesis during abiotic stress-induced photoinhibition. **Molecular Plant**, Volume 8, Issue 9, p1304–1320, 7 September 2015.

HALLIWELL, Barry. Bioquímica do Estresse Oxidativo. **Transações da sociedade bioquímica**, v. 35, n. 5, pág. 1147-1150, 2007.

HANIN M, EBEL C, NGOM M, LAPLAZE L, MASMOUDI K. New insights on plant salt tolerance mechanisms and their potential use for breeding. **Frontiers in Plant Science**, v.7, p.1-17, 2016.

HASANUZZAMAN, Mirza et al. Resposta da planta e tolerância ao estresse oxidativo abiótico: a defesa antioxidante é um fator chave. In: Estresse nas colheitas e seu manejo: perspectivas e estratégias. **Springer, Dordrecht**, 2012. p. 261-315.

HENDERSON, S. W; WEGE, S; BLACKMORE, J.Q. D. H; WALKER, R. A, TYERMAN, S. D; ROB R. WALKER, R.R; GILLIHAM, M. Grapevine and Arabidopsis Cation-Chloride Cotransporters Localize to the Golgi and Trans-Golgi Network and Indirectly Influence Long-Distance Ion Transport and Plant Salt Tolerance1. **Plant Physiology**, v.169, p. 2215–2229, 2015.

HOAGLAND, D. R.; ARNON, D. I. The water-culture method for growing plants without soil. Circular. California **Agricultural Experiment Station**, v. 347, n.2, p.32, 1950.

JACOBSEN, T., AND ADAMS, R. M. Salt and silt in ancient Mesopotamian agriculture. **Science**, v. 128, p. 3334, 1958.

KARUPPANAPANDIAN, Thirupathi et al. Espécies reativas de oxigênio em plantas: sua geração, transdução de sinal e mecanismos de eliminação. **Australian Journal of Crop Science**, v. 5, n. 6, pág. 709-725, 2011.

KOVALCHUK, I. Multiple roles of radicals in plants. In: GUPTA, S.D. Reactive oxygen species and antioxidants in higher plants. Enfi eld: Science Publishers, 2010. p.31-44

LIANG, W., MA, X., WAN, P., & LIU, L. Plant salt-tolerance mechanism: A review. **Journal: Biochemical and Biophysical Research Communications**, v.495 n.1, p.286–291, 2018.

MA, Y., WANG, J., ZHONG, Y., GENG, F., CRAMER, G.R., CHENG, Z.M. Subfunctionalization of cation/proton antiporter 1 genes in grapevine in response to salt stress in different organs. **Scientia Horticulturae**, v. 256, n.15031, p. 1-9, 2015.

MENEZES-SILVA PE, CAVATTE PC, MARTINS SC V, REIS J V., PEREIRA LF, ÁVILA RT, ALMEIDA AL, VENTRELLA MC, DAMATTA FM. Wood density, but not leaf hydraulic architecture, is associated with drought tolerance in clones of *Coffea canephora*. **Trees - Struct Funct** v.29, p.1687–1697, 2015.

METWALI, E.M.R., SOLIMAN, H.I.A., FULLER, M.P.; AL-ZAHRANI, H.S., HOWLADAR, S.M., molecular cloning and expression of a vacuolar Na⁺/H⁺ antiporter gene (AgNHX1) in fig (*Ficus carica* L.) under salt stress. **Plant Cell Tiss Organ Cult**, v. 123, p. 377–387, 2015.

MITTLER, Ron et al. Rede de genes reativos de oxigênio de plantas. **Tendências na ciência das plantas**, v. 9, n. 10, pág. 490-498, 2004.

MUNNS, R. Physiological processes limiting plant growth in saline soils: some dogmas and hypotheses. **Plant Cell Environ**, v.16, p.15–24, 1993.

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

MUNNS, R., HARE, R.A., JAMES, R.A., REBETZKE, G.J. Genetic variation for improving the salt tolerance of durum wheat. Aust. **J. Agric. Res**, v.51, p. 69–74, 2000.

MUNNS, R; TESTER, M. Mecanismos de tolerância à salinidade. **Annu Rev Plant Biol** v. 59 p. 651-681, 2008.

MUNNS, R; TESTER, M. Mecanismos de tolerância à salinidade. **Annu Rev Plant Biol** v. 59 p. 651-681, 2008.

NEGRÃO, S; S.M. SCHMÖCKEL, M. Tester, Evaluating physiological responses of plants to salinity stress, **Ann. Bot**, v.119, n. 5, p.1-11, 2017.

PAIVA A, L, S. Respostas bioquímicas do feijão de corda (*Vigna Unguiculata* L. (Walp) ao estresse salino e infecção pelo vírus do mosaico severo do caupi (CPSMV) reveladas pela proteômica quantitativa livre de marcação. **Dissertação (Mestrado em Bioquímica)**. Universidade Federal do Ceará, Ceará, p.200, 2015.

PANTA S., FLOWERS T.J., LANE P., DOYLE R., HAROS G., SHABALA S. Halophyte agriculture: Success stories. **Environmental and Experimental Botany**, v. 107, p. 71-83, 2014.

PASTERNAK, D. DE MALACH, Y. Irrigation with brackish water under desert conditions X. Irrigation management of tomatoes (*Lycopersicon esculentum* Mills) on desert sand dunes. **Agricultural Water Management**, 28: 121- 132, 1995.

PAZ, V.P.S; TEODORO, R.E.F; MENDONÇA, F.C. Recursos hídricos, agricultura irrigada e meio ambiente. Comunicado Técnico. **Rev. bras. eng. agríc. ambient.** 4, dez, 2000.

QADIR, M; QUILLEROU, E; NANGIA, V. Murtaza, G., SINGH, M., THOMAS, R. J. Economics of salt-induced land degradation and restoration. **Natural Resources Forum** v.38, p. 282-295, 2014.

R. TALEBNEJAD & AR SEPASKHAH. Effects of precision water correction and adaptation on root growth with no-till a column experiment. **Environmental Science International Journal of Plant Production** 60:1, 15-31, 2014.

RENGASAMY, P. Soil processes affecting crop production in salt-affected soils. **Funct. Plant Biol**, v.37, p.613-620, 2010.

RIBEIRO, M. R.; BARROS, M. F. C.; FREIRE, M. B. G. S. Química dos solos salinos e sodicos. In: Melo, V. F.; Alleoni, L. R. F. (ed). Química e mineralogia do solo. Parte II – Aplicacoes. Vicosa: **Sociedade Brasileira de Ciencia do Solo**, p.449-484, 2009.

RICHARDS, L.A. Diagnosis and improvement of saline and alkali soils. Washington DC, US Department of Agriculture. **USDA Agricultural Handbook** v. 60 p. 160, 1954.

SANDALIO, Luisa M. et al. Papel dos peroxissomos como fonte de moléculas sinalizadoras de espécies reativas de oxigênio (ROS). **Peroxissomos e seu papel chave na sinalização e metabolismo celular**, p. 231-255, 2013.

SEJIMA, T.; TAKAGI, D.; FUKAYAMA, H.; MAKINO, A.; MIYAKE, C. Repetitive Short-Pulse Light Inactive Photosystem I in Sunflowers Leaves. **Plant Cell Physiology**, 55 1184-1193, 2014.

SHABALA, S., POTTOSIN, I. Regulation of potassium transport in plants under hostile conditions: implications for abiotic and biotic stress tolerance. **Physiol. Plant**, v.151, p. 257–279, 2014.

SHAHID, M. A., BALAL, R. M., KHAN, N., SIMÓN-GRAO, S., ALFOSEA-SIMÓN, M., CÁMARA-ZAPATA, J. M., MATTSON, N. S., & GARCIA-SANCHEZ, F. Rootstocks influence the salt tolerance of Kinnow mandarin trees by altering the antioxidant defense system, osmolyte concentration, and toxic ion accumulation. **Scientia Horticulturae**, v.250, p.1–11, 2019.

SHEN, J.R. (2015) The Structure of Photosystem II and the Mechanism of Water Oxidation in Photosynthesis. **Annual Review of Plant Biology**, v. 66, p. 23-48, 2015.

SHRIVASTAVA, P., & KUMAR, R. Soil salinity: A serious environmental issue and plant growth promoting bacteria as one of the tools for its alleviation. **Saudi Journal of Biological Sciences**, v. 22(2), p. 123–131, 2015.

SILVA, E.N.; RIBEIRO, R.V.; FERREIRA-SILVA, S.L.; VIÉGAS, R.A. & SILVEIRA, J.A.G. (2011) - Salt stress induced damages on the photosynthesis of physic nut young plants. **Scientia Agricola**, vol. 68, n. 1, p.62-68. 2011.

SILVEIRA, J.A.G.; SILVA, S.L.F.; SILVA, E.N.; VIEGAS, R.A. Mecanismos biomoleculares envolvidos com a resistência ao estresse salino em plantas. In: GHEYI, H.R.; DIAS, N.S.; LACERDA, C.F. (Eds.). **Manejo da salinidade na agricultura: Estudos básicos e aplicados**. Fortaleza: **Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia em Salinidade**, p. 161-179. 2010.

SILVEIRA, Joaquim AG et al. Mecanismos biomoleculares envolvidos com a resistência ao estresse salino em plantas. **Manejo da salinidade na agricultura: estudos básicos e aplicados**, v. 1, p. 161-18, 2010.

SOHRABI, S., EBADI, A., JALALI, S., SALAMI, S.A. Enhanced values of various physiological traits and VvNAC1 gene expression showing better salinity stress tolerance in some grapevine cultivars as well as rootstocks. **Science Horticulturae**, v.225, p.317–326, 2017.

stress tolerance in crop plants. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 48, n. 12, p. 909-

SUDHIR, S.D.S. MURTHY, Effects of salt stress on basic processes of photosynthesis, **Photosynthetica**, v.42 p.481–486, 2004.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. Porto Alegre: Artmed, v. 6.ed. p. 735-736, 2017.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Plant physiology**. 2 ed. Sunderland: Sinauer Associates, 792p, 1998.

TAKAGI, D.; TAKUMI, S.; HASHIGUCHI, M.; SEJIMA, T.; MIYAKE, C. Superoxide and singlet oxygen produced within the thylakoid membranes both cause photosystem I photoinhibition. **Plant Physiology**, 1626-34, 2016.

TIKKANEN, M., ARO, E.M. (2014) Integrative regulatory network of plant thylakoid energy transduction. **Trends in Plant Science**. January, v. 19, p. 10-17, 2014.

VELJOVIC-JOVANOVIC, Sonja; NOCTOR, Graham; FOYER, Christine H. As concentrações de peróxido de hidrogênio nas folhas são comumente superestimadas? A influência potencial da interferência artefactual por fenólicos teciduais e ascorbato. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 40, n. 6-8, pág. 501-507, 2002.

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

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

WALKER RR, BLACKMORE DH, CLINGELEFFER PR. Impact of rootstock on yield and ion concentrations in petioles, juice and wine of Shiraz and Chardonnay in different viticultural environments with different irrigation water salinity. **Australian Journal of Grape and Wine Research**, v.16, p. 243–258, 2010.

WELBURN, RW: A determinação espectral de clorofila aeb , bem como carotenóides totais usando vários solventes com espectrofotômetro de resolução diferente.-J . **Plant Physiol**. 144: 307-313, 1994.

WHITE, P.J., BROADLEY, M.R. Chloride in soils and its uptake and movement within the plant: A review. **Ann. Bot**, v.88, p.967–988, 2001.

WILLIAM, W., ADAMS, III., MULLER, O., COHU, C.M., DEMMIG-ADAMS, B. (2013) May photoinhibition be a consequence, rather than a cause, of limited plant productivity? **Photosynth Res**. v. 117, p. 31–4, 2013.

ZHAO, Z.; LI, Y.; LIU, H.; ZHAI, X.; DENG, M.; DONG, Y.; FAN, G. Genome-wide expression analysis of salt-stressed diploid and autotetraploid *Paulownia tomentosa*. **PloS One**, v. 12, n.10, p. 1-23, 2017.

ZHU, J.K.; SHI, J.; SINGH, U.; WYATT, S.E.; BRESSAN, R.A; HASEGAWA, P.M & CAPITA, N.C. Enrichment of vitronectin and fibronectin like proteins in NaCl⁻ adapted plant cells and evidence for their involvement in plasma membrane cell wall adhesion. **The Plant Journal**, 3: 637- 646, 1993.

ZHU, Z.K. Stress Signal Transduction by Salt and Drought in Plants. **Annual Review of Plant Biology**. 53, p.247-73, 2002.

ZÖRB, C.; GEILFUS, C. M.; DIETZ, K. J. Salinity and crop yield. Journal Article. **Plant biology**, v.21, p .31-38, 2019.

ZÖRB, C.; GEILFUS, C. M.; DIETZ, K. J. Salinity and crop yield. Journal Article. **Plant biology**, v. 21, p 31-38. 2019.

CAPÍTULO II: INFLUÊNCIA DO PORTA-ENXERTO NA LIMITAÇÃO FOTOSINTÉTICA ENVOLVENDO TOXICIDADE IÔNICA E RESTRIÇÕES ESTOMÁTICAS E NÃO ESTOMÁTICAS EM PLANTAS ENXERTADAS DE VIDEIRA

RESUMO

O genótipo do porta-enxerto pode influenciar na resistência a salinidade em plantas enxertadas de algumas culturas, envolvendo processos celulares relacionados com a toxicidade iônica e assimilação de carbono. Esse estudo teve o objetivo avaliar o potencial efeito de três porta-enxertos na resistência de mudas enxertadas de videira submetidas a salinidade, com base em parâmetros de eficiência fotossintética, homeostase iônica e dano oxidativo. As mudas de videira (*Vitis vinifera* L.) obtidas pela enxertia da variedade Nubia sobre os porta-enxertos IAC 313, IAC 572 e SO4 foram crescidas na ausência (controle) e presença de NaCl (40 e 80 mM) por 30 dias, em casa de vegetação. A salinidade afetou o teor de massa seca (MS) das partes das plantas das três combinações de enxerto/porta-enxerto, principalmente em raízes e folhas, com efeito mais severo em raízes de mudas sobre o porta-enxerto SO4. As três mudas de videira apresentaram um forte aumento no conteúdo de Na⁺ em raízes, caules e pecíolos, porém em folhas o teor de Na⁺ sob salinidade elevada (80 mM) foi menor nas mudas sobre o SO4. O acúmulo de Na⁺ ocorreu associado a severa redução da acumulação de K⁺ nas plantas, principalmente em raízes que apresentaram perdas na captação de K⁺ sob salinidade. A perda de K⁺ radicular sob salinidade moderada (40 mM) foi observada somente com o IAC 572, porém sob salinidade elevada (80 mM) a perda de K⁺ ocorreu de similarmente nas três mudas avaliadas. O aumento no conteúdo de Cl⁻ ocorreu de forma similar nas três combinações de enxerto/porta-enxerto, com maior conteúdo em folhas se comparado as outras partes. As curvas diárias de trocas gasosas mostram que as plantas apresentam maior fotossíntese (P_N) no período da manhã, associada a maior transpiração (E) e condutância estomática (g_s), com ocorrência de forte restrição da P_N associada com fechamento estomático sob salinidade. As curvas de P_N em respostas a luminosidade (P_N/DFFFA) mostraram que a salinidade afetou severamente o incremento da assimilação de carbono em respostas a luz nas três combinações de enxerto/porta-enxerto. Porém sob salinidade, as mudas sobre o IAC 572 apresentaram maior fotossíntese quando expostas a alta luminosidade. A salinidade afetou a atividade fotoquímica nas três mudas avaliadas, com base nos parâmetros de quenching fotoquímico (qP) e não fotoquímico (NPQ) e taxa de transporte de elétrons (ETR). Nas mudas com IAC 313 e 572 foi observado um leve aumento do conteúdo de Rubisco, enquanto que nas mudas sobre o SO4 ocorreu redução do teor dessa enzima sob salinidade elevada. O conteúdo de clorofilas totais foi afetado pela salinidade elevada somente nas mudas sobre os porta-enxertos IACs. O potencial hídrico foliar foi significativamente menor nas mudas sobre o IAC 572 e SO4 somente sob salinidade moderadas. Com relação a modulação oxidativa, os dados mostram que as mudas sobre o SO4 apresentaram menor danos oxidativo (Conteúdo de TBARS) associado a maior proteção não enzimática devido ao acúmulo de glutatona e ascorbato sob salinidade. Os resultados desse estudo mostram restrição de crescimento associada a forte acumulação de Na⁺ e Cl⁻ em plantas enxertadas de videira, com ocorrência de intenso antagonismo entre os ions K⁺/Na⁺ principalmente em raízes. Dentre os porta-enxertos avaliados, o SO4 apresentou maior restrição do fluxo de Na⁺ para folhas, associado a menor danos oxidativo nesse órgão sob salinidade elevada. Em adição, o estudo mostra que a limitação fotossintética em videira sob salinidade é atribuída a restrições estomáticas (E e g_s) e não estomáticas, envolvendo restrição fotoquímica (qP, NPQ e ETR) e bioquímica direta (conteúdo de Rubisco).

Palavras chave: Enxertia, Fotossíntese, Porta-enxertos, Salinidade, Videira.

ABSTRAT

Rootstock genotype can influence in the salinity resistance in grafted plants of some crops, involving cellular processes related to ionic toxicity and carbon assimilation. This study aimed to evaluate the potential effect of three rootstocks on the resistance of grafted grape vine plants subjected to salinity, based on parameters of photosynthetic efficiency, ionic homeostasis and oxidative damage. The vine plants (*Vitis vinifera* L.) obtained by grafting the Nubia variety on the rootstocks IAC 313, IAC 572 and SO4 were grown in the absence (control) and presence of NaCl (40 and 80 mM) for 30 days, under greenhouse conditions. Salinity affected the dry mass (DM) content of plant parts of the three scion/rootstock combinations, mainly in roots and leaves, with more severe effect in roots of the plants grafted with the rootstock SO4. The three combinations showed a strong increase in Na⁺ content in roots, stems and petioles, but under high salinity (80 mM) the leaf Na⁺ content was lower in the plants on the SO4 rootstock. The accumulation of Na⁺ occurred associated with a severe reduction in the accumulation of K⁺ in plants, mainly in roots that showed significant losses in K⁺ uptake under salinity. Root K⁺ loss under moderate salinity (40 mM) was observed only with IAC 572, but under high salinity (80 mM) K⁺ loss occurred similarly in the three evaluated combinations. The increase in Cl⁻ content occurred similarly in the three scion/rootstock combinations, with higher content in leaves compared to the other parts. The daily curves of gas exchange showed higher photosynthesis (P_N) in the morning, associated with greater transpiration (E) and stomatal conductance (gS), but with strong restriction of P_N associated with stomatal closure under salinity. The P_N curves in light responses (P_N/PPFD) showed that salinity severely affected the increase in carbon assimilation in light responses in the three scion/rootstock combinations. But under salinity, the plants on the IAC 572 showed higher P_N when exposed to high luminosity. Salinity affected the photochemical activity in the three combinations evaluated, by parameters of photochemical (qP) and non-photochemical (NPQ) quenching and electron transport rate (ETR). In plants with IAC 313 and 572 a slight increase in Rubisco content was observed, while in those on SO4 occurred a reduction in the content of this enzyme under high salt. Total chlorophyll content was affected by high salinity only in plants on IAC rootstocks. Leaf water potential was significantly lower in plants on IAC 572 and SO4 only under moderate salinity. The data show that plants on SO4 showed less oxidative damage (TBARS content) associated with greater non-enzymatic oxidative protection due to the accumulation of glutathione and ascorbate under salinity. The results of this study show growth restriction associated with strong accumulation of Na⁺ and Cl⁻ in grafted vine plants, with the occurrence of intense antagonism between K⁺/Na⁺ ions mainly in roots. Among the rootstocks evaluated, SO4 presented greater restriction of Na⁺ flow to leaves, associated with less oxidative damage in this organ under high salinity. In addition, the study shows that photosynthetic limitation in grapevines under salinity is attributed to stomatal (E and gS) and non-stomatal restrictions, involving photochemical restriction (qP, NPQ and ETR) and direct biochemistry (Rubisco content).

Keywords: Grafting, Photosynthesis, Rootstock, Salinity, Vine.

1. INTRODUÇÃO

Como a maioria das plantas cultivadas, as videiras sofrem com os efeitos deletérios do excesso de sais nos solos e águas, seja por reduções e retardamento no crescimento, e reduções da produtividade, estes problemas estão relacionados a fatores genéticos entre as espécies (SILVA et al., 2010). As videiras são plantas que possuem grande variabilidade genética e a dificuldade de identificar um porta enxerto mais adequado para determinada copa torna-se um fato ainda mais desafiador (PENELLA et al., 2016)

A utilização de porta- enxertos é uma prática milenar, e vem crescendo o interesse de testar melhores combinações de materiais a fim de encontrar plantas mais tolerantes a diversos fatores ambientais. Isto deve pela capacidade do porta-enxerto ter um efeito direto no crescimento da videira, produtividade e vigor, tal fato que influencia no rendimento final da cultura (JOGAIAH et al., 2013). A tolerância do porta-enxerto pode ser conferida pelo seu sistema radicular, limitando a transferência ou reduzindo a absorção para os órgãos da planta ou sequestro de íons tóxicos como Na^+ e Cl^- no vacúolo (BASSIL E BLUMWALD, 2014).

Parâmetros da fluorescência da clorofila tem sido utilizado como forma de quantificar e avaliar o estresse, pois além de ser uma técnica não destrutiva, permite analisar de maneira qualitativa e quantitativa a absorção e o aproveitamento da energia luminosa do PSII, além de permitir a observação de eficiência fotossintética (MOUGET; TREMBLIN, 2002; NETTO et al., 2005).

O rendimento quântico potencial do PSII é considerado um índice sensível e tem sido utilizado como indicador de resiliência de plantas estressadas pelo excesso de sais, através de seu comportamento cinético (BAKER, 2008; DIAO et al., 2014; SÁ et al., 2018), além disso, alterações na condutância estomática, reduções no conteúdo de clorofilas e taxas de transpiração, também são utilizados como indicadores de estresse (BALAL et al., 2012; (SHRIVASTAVA e KUMAR, 2015) No entanto, a intensidade, tempo de exposição ao estresse e grau do dano é fortemente influenciado por características do genótipo estudado (MUNNS e GILLIHAM, 2015).

Outros parâmetros como qP (quenching fotoquímico) e o NPQ (quenching não - fotoquímico) que são dissipadores de energia e podem servir como indicadores de resiliência da planta em condição de estresse e são considerados métodos importantes para se avaliar a integridade do PSII (CLARK et al., 2000) principalmente no início do estresse iônico (KHOSHBAKHT et al., 2015). De acordo com DEMMIADANS et al., (2014) quenching fotoquímico e não fotoquímico são adaptações das plantas que podem representar respostas

sob condições estressantes, como o excesso de sais, dissipando o excesso de energia da membrana fotossintética. Nesse caminho a ativação e sinalização de enzimas e antioxidantes não enzimáticos também são importantes para a proteção celular (MANAA et al.,2014) protegendo a célula de danos causados por espécies reativas de oxigênio (EROs).

Assim, estudar mecanismos de proteção a nível celular em plantas ainda é uma tarefa difícil, pelo grau de complexidade das respostas que podem ser induzidas. Nesse sentido, o objetivo desse estudo foi avaliar o potencial efeito de três porta-enxertos na resistência de mudas enxertadas submetidas a salinidade com base em parâmetros de eficiência fotossintética, homeostase iônica e indicadores de estresse oxidativo.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Material vegetal e aplicação dos tratamentos

O experimento foi conduzido em casa de vegetação na Universidade Federal Rural de Pernambuco – Unidade acadêmica de Serra Talhada– UAST, município de Serra Talhada (07°59'31''S, 38°17'54''W). As mudas enxertadas de videira (*Vitis vinífera*) foram fornecidas pelo viveiro (Petromudas LTDA), onde foram produzidas pela combinação da variedade Núbia (enxerto) enxertada sobre os porta-enxertos IAC 313, IAC 572 e SO4. As mudas em estágio de pós enxertia (~30 dias) foram transferidas para vasos plástico de 5 L contendo uma mistura de areia e vermiculita (v/v) e crescidas em casa de vegetação durante 20 dias para a aclimação, regando com água destilada e solução nutritiva meia força de HOAGLAND e ARNON (1950) em dias alternados. Em seguida, as plantas foram submetidas aos tratamentos com NaCl (0-controle, 40 e 80 mM) diluído na solução nutritiva concentrada durante 30 dias, com aplicações a cada três dias. Durante o experimento foram realizadas medidas de fotoquímica e trocas gasosas nas plantas (medidas não destrutivas) e ao final do experimento foram coletadas e separadas em raízes, caules, folhas e pecíolos para determinação das massas fresca (MF) e massa seca (MS) das partes e planta inteira. Parte das folhas foram congeladas em N₂ líquido e estocado a -80 °C, para utilização em análises posteriores de eletroforese (SDS-PAGE) para observar mudanças no perfil de proteínas e dosagem do conteúdo de indicadores de danos (TBARS) e proteção oxidativa não enzimática (Ascorbato e glutatona).

2.2 Razões Alométricas

O material vegetal foi seco em estufa de circulação forçada a 70°C, até atingir peso constante; posteriormente, o peso seco de folhas, caules e raízes foram mensurados. Com base

nos dados acima foram calculadas as seguintes características de crescimento: biomassa total (g); fração relativa de massa foliar (g de massa seca foliar g^{-1} de biomassa seca total), fração de massa radicular (g de massa seca radicular g^{-1} de biomassa seca total), fração de massa de caules (g de massa seca caulinar g^{-1} de biomassa seca total), como descrito por (MENEZES-SILVA et al., 2015). Esses valores foram utilizados para estimar a locação de massa seca das partes em relação a planta inteira.

2.3 Taxa de Acúmulo Diário de Massa Seca (MS)

A Taxa de Acúmulo Diário (TAD) de massa seca para os órgãos Raiz, caule e folha e planta inteira foi estimada usando como referência os conteúdos de massa seca (MS) mensurados no início do tratamento salino, nos respectivos órgãos da planta. Para tanto, foram coletadas plantas (3 repetições) das três variedades no início da aplicação do NaCl e separadas em raízes, caules e folhas para determinação de MS das partes e planta inteira. A TAD foi obtida pela relação: $TAD = \{(MS_{final} - MS_{inicial})/T\}$, onde: MS_{final} – Conteúdo de massa MS final; $MS_{inicial}$ – Conteúdo do MS inicial e o T – Tempo (dias) de exposição ao tratamento de sal. Os resultados foram expressos como $mg. g^{-1} MS. dia^{-1}$. Essa variável (TAD) reflete a quantidade diária média acumulada de MF, podendo indicar estabilidade, incrementos e redução (valores positivos) ou até mesmo perdas (quando apresentar valores negativos) para casos de perdas de folhas da parte aérea, em relação a MS inicialmente presentes nas plantas (antes da aplicação do sal).

2.4 Medidas dos conteúdos de Na^+ , K^+ e Cl^-

Os conteúdos de Na^+ e K^+ foram determinados por fotometria de chama (VIÉGAS et al, (2001). Para extração dos íons Na^+ e K^+ os tecidos de raízes, caules, folhas e pecíolos foram inicialmente secos em estufa com ventilação ar forçado a 70 °C durante 5 dias. Em seguida, o material seco foi triturado em moinho e peneirado, para obtenção da farinha. Para a extração, amostras de 0,5 g de foram adicionadas em tubos hermeticamente fechados contendo 10 mL de água deionizada e incubados em banho maria a 100 °C durante 1 hora. O sobrenadante foi filtrado e alíquotas foram utilizadas para as leituras em fotômetro de chama. Os conteúdos de Na^+ e K^+ foram estimados usando curva padrão de NaCl e KCl, respectivamente, com concentrações para cada íon de 0, 200, 400, 600, 800 e 1000 $\mu mol L^{-1}$. As concentrações finais foram obtidas a partir das equações das retas das curvas e expressas na base de massa seca (MS), em $\mu mol g^{-1} MS$.

Para a determinação do conteúdo de cloreto, 0,2 g de farinha dos tecidos foram submetidos a extração por incubação em tubos de ensaio de tampas rosqueadas com 25 mL de água ultra pura e levados ao banho – maria a 100° C por 1 hora. Após este procedimento, os extratos foram filtrados e coletados 20 mL para a titulação do cloreto com nitrato de prata (AgNO₃) 28 Mm e utilizando o cromato de potássio (K₂CRO₄) a 5% (p/v) como indicador. Os resultados foram expressos em $\mu\text{mol g}^{-1}$ MS (FERREIRA- SILVA et al., 2008).

2.5 Taxa de Acúmulo Diário de Na⁺ e K⁺

A Taxa de Acúmulo Diário (TAD) para os íons Na⁺ e K⁺ nos diferentes órgãos (Raiz, caule, folha e pecíolo) foi estimada usando como referência os conteúdos de K⁺ e Na⁺ mensurados no início do tratamento salino, nos respectivos órgãos da planta. Para tanto, foram coletadas plantas (3 repetições) das três variedades no início da aplicação do NaCl e separadas em raízes, caules, folhas e pecíolo para determinação de Na⁺ e K⁺ por fotometria de chama, como descrito no item 2.4. A TAD foi obtida pela relação: $TAD = \{([K^+ \text{ ou } Na^+]_{\text{final}} - [K^+ \text{ ou } Na^+]_{\text{inicial}})/(T)\}$, onde: [K⁺ ou Na⁺]_{final} – Conteúdo do íon ($\mu\text{mol g}^{-1}$ MS) no final; [K⁺ ou Na⁺]_{inicial} – Conteúdo do íon ($\mu\text{mol g}^{-1}$ MS) no início e o T – Tempo (dias) de exposição ao tratamento de sal. Os resultados foram expressos como $\mu\text{mol g}^{-1}$ MS dia⁻¹. Essa variável (TAD) reflete a quantidade diária média acumulada de cada íon (K⁺/Na⁺), podendo indicar estabilidade, incrementos e redução (valores positivos) ou até mesmo perdas (quando apresentar valores negativos) do conteúdo dos íons em relação as concentrações inicialmente presentes nas plantas (antes da aplicação do sal).

2.6 Medidas de trocas gasosas (curva diária e curvas PN/DFFFA)

Para avaliar o impacto da salinidade no curso diário das trocas gasosas envolvendo a assimilação de carbono das três combinações de enxerto/porta-enxertos, foi realizado um estudo para monitorara as mudanças dos parâmetros de trocas gasosas ao longo de um dia típico. Para tanto, foram realizadas medidas de assimilação líquida de CO₂ (P_N), taxa de transpiração (E), condutância estomática (gS) e da pressão parcial de CO₂ intercelular (C_i), utilizando um Sistema Portátil de Fotossíntese – IRGA – (GFS – 3000, Walz) em folhas fisiologicamente maduras amostradas do terço médio da planta. Essas medidas foram realizadas em intervalos de duas horas durante um dia com condições climáticas típicas de luminosidade, temperatura e umidade relativa do semiárido brasileiro, às 07:30; 09:30; 11:30; 13:30; 15:30 e 17:30.

Foram realizadas curvas de fotossíntese líquida (A- P_N) e condutância estomática (gS) em resposta a densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativo (DFFFA). Para as curvas de (P_N x DFFFA) e (gS x DFFFA) foi utilizada uma luminosidade variando de 0 à 2000 μmol fótons m⁻² s⁻¹ na câmara do aparelho, com 400 μmol CO₂ mol⁻¹ e temperatura de 28 °C na câmara do aparelho.

2.7 Medidas temporais de parâmetros de fluorescência da clorofila

Durante 30 dias de experimento (período de exposição ao sal) foram realizadas medidas dos parâmetros indicadores de eficiência fotoquímica a cada cinco dias, visando monitorar danos do aparelho de captação de energia luminosa em resposta a salinidade. As medidas da fluorescência da clorofila foram realizadas em folhas fisiologicamente maduras do terço médio da planta, pelo método do pulso de saturação utilizando um fluorímetro modulado (Modelo MINI-PAM-II da fabricante Walz). Foram estimados os seguintes parâmetros: (i) eficiência quântica máxima do fotossistema II [$F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$]; (ii) eficiência quântica efetiva do fotossistema II [$\Delta F/F_m' = (F_m' - F_s)/F_m'$]; (iii) taxa aparente de transporte de elétrons do PSII [$ETR = (\Delta F/F_m' \times PPFD \times 0.5 \times 0.84)$]; (iv) coeficiente de quenching fotoquímico [$qP = (F_m' - F_s)/(F_m' - F_o')$] e (v) o coeficiente de quenching não fotoquímico [$NPQ = (F_m - F_m'/F_m')$], onde F_m, F_o e F_v representam, respectivamente, a fluorescência máxima, mínima e variável após adaptação das folhas a 30min de escuro; F_{m'}, F_{o'} e F_s representam, respectivamente, a fluorescência máxima, mínima e no estado de equilíbrio dinâmico na presença de luz e DFFF equivale à densidade de fluxo de fótons fotossintéticos. As medidas realizadas na presença de luz foram feitas em folhas adaptadas às condições de irradiância prevalentes na câmara de crescimento, após exposição por 10s a um feixe de luz de 270 μmol m⁻². s⁻¹ fornecido pela própria fibra óptica do aparelho.

2.8 Conteúdos de clorofila a, b, totais

Para a determinação do conteúdo de clorofila pesou-se 0,2 gramas de massa fresca, onde foram solubilizadas em acetona a 80% utilizando tubos de ensaio e 5 mL da solução. As amostras foram acondicionadas em ambiente refrigerado e após 48 horas foram realizadas as leituras em espectrofotômetro nos comprimentos de ondas de 470, 647 e 663 nm (ARNON 1949 e WELBURN 1994). A estimativa das concentrações de clorofila foram determinadas em mg g⁻¹ MF, onde: Chl_a = [(12.7 x A₆₆₃ - 2.69 x A₄₇₀)/(1000 x W)] x V, Chl_b = [(22.9 x A₆₄₅ - 4.68 x A₆₆₃)/(1000 x W)] x V, Chl_{totais} = [(A₆₅₂ x 1000)/34.5] x (V/1000 x W), em

que A é a absorvância, V o volume final do extrato (5 mL), e W o peso em gramas do tecido vegetal (0.2 g).

2.9 Potencial hídrico foliar

O potencial hídrico (Ψ_{H_2O}) foliar foi obtido utilizando uma câmara de pressão de Scholander modelo portátil (PMS Instrument Company 1505D), conforme metodologia descrita por (SCHOLANDER et. al., 1964). As medidas foram realizadas na antemãhã (04h30 – 05h30) (Ψ_{am}) no final do experimento (após 30 dias de tratamento salino) em planta vigorosa submetidas aos tratamentos (3 repetições por tratamento), sendo feita a leitura de uma folha por planta. As folhas utilizadas para a medição estavam totalmente expandidas, maduras e localizadas no terço médio das plantas. O potencial hídrico de cada folha foi avaliado imediatamente após a folha ser destacada da planta.

2.10. Conteúdo de substâncias reativas ao ácido tiobarbitúrico (TBARS)

Para as medidas de substância reativas ao ácido tiobarbitúrico (TBARS) amostras de folhas liofilizadas (0,2 g) foram maceradas em almofariz na presença de N_2 líquido, seguido da extração em solução de TCA (6%) por maceração por 5 min e centrifugação a 10.000 x g por 30 min a 4°C. A peroxidação de lipídios foi estimada pelo conteúdo de substância reativas ao ácido tiobarbitúrico (TBARS) conforme HEATH e PACKER (1968). Para a reação, alíquotas (0,5 mL) do sobrenadante foram adicionadas a 2,0 mL da solução TCA 20% e TBA 0,5% (p/v) e aquecido em banho-maria a 95°C em tubos hermeticamente fechados durante 1 hora. Em seguida, a reação foi interrompida em banho de gelo e realizadas leituras a 532 e 660 nm e após a subtração das leituras o teor de TBARS foi estimado usando o coeficiente de extinção de 155 $mM^{-1} cm^{-1}$.

2.11. Conteúdos de ascorbato e glutaciona

Os conteúdos de ascorbato total e das formas reduzida (ASC) e oxidada (DHA) foram determinados conforme KAMPFENKEL et al., (1995). Amostras de folhas frescas (0,1g) foram maceradas em almofariz na presença de N_2 líquido, até obtenção da farinha, seguido da adição de 1,0 ml de TCA 6% e maceração por mais 3 min. O extrato foi centrifugado a 14.000 x g por 15 min em temperatura de 4 °C e alíquotas do sobrenadante foram utilizadas para reação. Para o conteúdo de ascorbato reduzido, alíquotas de 0,1 ml do sobrenadante foram adicionadas ao meio de reação contendo 0,3 ml de tampão fosfato de potássio 200 mM pH

7,4, 0,1 ml de água destilada, 0,5 ml de TCA 10%, 0,4 ml de H₂PO₄ 45%, 0,4 ml de bipyridil 4% e 0,2 ml de FeCl₃. O conteúdo de ascorbato total foi determinado pela adição de 0,1 ml do extrato ao meio de reação contendo 0,1 ml de DTT 10mM (em tampão fosfato 200mM), 0,2 ml e tampão fosfato de potássio 200 mM pH 7,4, 0,1 ml de N-etilmaleiamida 0,5%, 0,5 ml de TCA 10%, 0,4 ml de H₂PO₄ 45%, 0,4 ml de bipyridil 4% e 0,2 ml de FeCl₃. Após a mistura da reação os tubos foram acondicionados em banho maria a 40 °C durante 30 min. Em seguida, foram realizadas leituras a 525 nm e o conteúdo do ascorbato oxidado foi obtido pela subtração do ascorbato reduzido do total. Os conteúdos de ascorbato foram estimados com base em curva padrão utilizando L – ascorbato P.A.

Para mensuração do conteúdo de glutathiona foi empregada metodologia descrita por GRIFFITH (1980). Amostras de folhas frescas (0,2 g) foram maceradas em almofariz na presença de N₂ líquido, até obtenção da farinha, seguido da adição de 1,0ml de TCA 5% e maceração por mais 3min. O extrato foi centrifugado a 14.000 x g por 15min em temperatura de 4 °C e alíquotas do sobrenadante foram utilizadas para reação. Para determinação da GSH 0,2ml do sobrenadante foi adicionado em tubos de ensaio seguido da adição de 2,6ml de tampão fosfato de sódio 150 mM pH 7,4, 1ml de tampão fosfato de sódio 100mM pH 7,0 e 0,2ml de DTNB 30mM, em tampão fosfato 100mM pH 7,0. Em seguida os tubos foram acondicionados em banho maria a 30°C durante 10min. Após a reação foram realizadas leituras em espectrofotômetro a 412 nm e o conteúdo de glutathiona reduzida foi estimado com base em curva padrão a partir de GSH P.A.

2.12. Extração de proteínas

A extração de proteínas foi realizada como descrito por PRINSI et al., (2020). Amostras frescas (0,2 g) de tecidos foliares foram maceradas em almofariz com pistilo na presença de N₂ líquido seguido de extração em 1,0 ml de tampão SDS, contendo Tris-HCl 150 mM, pH 6,8, glicerol 10% (w/w), dodesil sulfato de sódio (SDS) 2% (w/w) e 2-mercaptoetanol 2% (v/v). Em seguida as amostras foram aquecidas a 95 °C por 5 min em banho maria e centrifugadas a 10,000 x g durante 10 min. O sobrenadante foi coletado e usado para a quantificação de proteínas e eletroforese (SDS-PAGE). O conteúdo de proteínas solúveis foi determinado conforme BRADFORD (1976) e estimado com base em curva padrão, utilizando BSA.

2.13. Eletroforese em Gel de Poliacrilamida na Presença de SDS (PAGE-SDS)

Para as PAGE-SDS alíquota de 50 µL de extrato protéico foram misturas a 20 µL do tampão de amostra (Tris-HCl 100 mM pH 8,0, glicerol 20%, DTT: 30 mM, Triton X:-100 (0,1%), PEG: 3%, SDS 10% e azul de boromofenol) e alíquotas de 15 µL dessa mistura foram aplicadas para as corridas em géis. Os géis apresentavam a seguinte constituição: 12,5% (main gel) e 5% (stacking gel), e as eletroforeses foram realizadas com a seguinte programação da fonte: 125 V, 20 mA e 10 W, por cada gel, e durante a corrida foi usado o tampão Tris 25 mM/Glicina 192 mM, pH 8,3 e SDS 10%. Após a eletroforese as proteínas foram coradas com *Comassie brilliant blue* R-250 0,025%, em ácido acético 10% e metanol 40%, durante 2 h. Em seguida os géis foram descorados em ácido acético 10% e metanol 40% (LAEMMLI, 1970).

2.14 Delineamento estatístico e análise dos dados

O experimento foi realizado em delineamento inteiramente casualizado (DIC) com tratamentos dispostos em arranjo fatorial 3 x 3, três combinações de enxerto/porta-enxerto (Nubia/IAC 313, Nubia/IAC 572 e Nubia/SO4) e três concentrações de NaCl (0, 40 e 80 mM), com três repetições por tratamento, totalizando 27 parcelas. Cada parcela consistiu de um vaso contendo uma muda enxertada. Os dados referentes às variáveis mensuradas foram submetidos ao teste F a 0,05% de significância, por meio de análise de variância, e as médias das variáveis foram submetidas ao teste de Tukey em mesmo nível de probabilidade.

3. RESULTADOS

3.1. Crescimento e sintomas visuais de toxicidade das plantas enxertadas de videira crescidas na ausência e presença de salinidade

Com base no conteúdo de massa seca, a salinidade afetou o crescimento de raízes, caules e folhas das mudas enxertadas sobre os três porta-enxerto avaliados, com impacto severo para o desenvolvimento da planta inteira tanto sob salinidade moderada (40 mM) e elevada (80 mM). A massa seca (MS) de raízes das mudas enxertadas sobre o porta-enxerto IAC 313 foi reduzida de forma similar em cerca de 28% nos dois níveis (40 e 80 mM) de salinidade, comparado ao controle (Tabela 2). As mudas enxertadas sobre o porta-enxerto IAC 572 apresentaram redução de 30% e 51% da MS de raízes sob as doses moderada e elevada do NaCl, respectivamente, enquanto que nas mudas sobre o porta-enxerto SO4 essas reduções foram em média de 20% e 40%, na mesma sequência, comparadas aos respectivos controles

(Tabela 2). Nas mudas sobre os porta-enxertos IAC 313 e IAC 572 a MS de caules foi reduzida em 25% apenas na salinidade elevada (80 mM), enquanto nas mudas sobre o SO4 foi reduzida em 28% nos dois níveis de sal.

O conteúdo de MS de folhas nas mudas sobre o IAC 313 foi afetado pela salinidade moderada, porém foi reduzido em 40% nas plantas tratadas com 80 mM de NaCl comparado ao controle. Nas mudas enxertadas com os porta-enxertos IAC 572 e SO4 ocorreu redução média de 38% e 53% da massa seca foliar nas plantas submetidas a salinidade moderada e elevada, respectivamente. A massa seca da planta inteira das mudas enxertadas sobre o porta-enxerto IAC 313 foi afetada pela salinidade moderada (40 mM), sendo reduzida em cerca de 27% pela salinidade elevada (Tabela 2). Sob salinidade moderada, a massa seca da planta foi reduzida em média 20% e 28% nas mudas sobre o IAC 572 e SO₄, respectivamente, comparado com os respectivos controles. Além disso, sob salinidade elevada a MS da planta inteira nas mudas sobre o IAC 572 e SO₄ foi similarmente reduzida em média de 30%, em relação as plantas controles. Os dados mostram que as plantas crescidas na ausência do sal (controles) apresentaram conteúdo de massa seca similar nas partes (raiz, caule e folhas) e planta inteira, um fator importante para a análise comparativa de crescimento entre as mudas e níveis de NaCl. Para o conteúdo de massa seca dos pecíolos não houve diferença significativa entre os tratamentos tanto para os porta enxertos como para salinidade.

Tabela 2. Conteúdo de massa seca (MS) de raízes, caules, folhas, pecíolos e de planta inteira de mudas de videira da variedade Nubia enxertada sobre os porta-enxertos IAC 313, IAC 572 e SO4 submetidas a concentrações crescente de NaCl (0 – Controle, 40 mM e 80 mM), durante 30 dias em condições de casa de vegetação.

Combinações	NaCl mM	Raiz	Caule	Folha	Pecíolo	Planta
		(g planta ⁻¹)				
Nubia/IAC 313	0	12,69aA	19,95aA	13,74aA	3,51aA	35,16bA
	40	9,34 bB	18,05 aB	8,73 bB	2,76aA	29,01 aB
	80	9,27 bB	15,09aB	8,22aB	2,85aA	25,78aB
Nubia/IAC 572	0	14,5 aA	21,16 aA	15,80 aA	3,82aA	39,51 aA
	40	10,20bB	19,69 aB	11,29 aB	3,20aA	31,92aB
	80	9,38bB	16,42aB	7,47 aC	2,80aA	27,34 aB
Nubia/SO4	0	14,5aA	18,80aA	13,48 aA	3,53aA	36,09aA
	40	11,70 bB	13,49bB	9,87aB	2,86aA	26,78 bB
	80	8,81cC	14,06aB	6,18 aC	2,81aA	24,10 aB
CV%		13,73	11,14	17,65	40,78	9,95

Médias seguidos de mesma letra minúscula na coluna não diferem entre si para cada porta- enxerto entre as diferentes combinações. Médias seguidos de mesma letra maiúscula na coluna não diferem entre si para os níveis de salinidade entre as diferentes concentrações de NaCl pelo teste de Tukey (p<0,05). Abreviação: CV: coeficiente de variação.

A análise da taxa de acúmulo de massa seca (TAMS) expressa a quantidade de massa seca produzida por dia (mg), nas diferentes partes e na planta inteira e revela efeito da salinidade na síntese/alocação de MS nas mudas enxertadas. Essa variável (TAMS) pode indicar estabilidade, incrementos e redução (valores positivos) do conteúdo de matéria seca em relação as plantas antes do início de aplicação do sal. Os dados mostram que o estresse salino causou redução de cerca de 50% da TAMS em raízes das mudas enxertadas sobre o IAC 313 nos dois níveis de sal (Tabela 3). Essa redução da TAMS de raízes foi ainda mais severa nas mudas sobre os porta-enxertos IAC 572 e SO4, com reduções médias e similares de cerca 65% e 95% sob salinidade moderada e alta, respectivamente (Tabela 3). O estresse salino afetou significativamente a TAMS em caules e folhas, com reduções mais severas para as mudas enxertadas com o porta-enxerto SO4 sob os dois níveis de NaCl. Com relação aos pecíolos, os três porta enxertos estudados, tiveram reduções similares para os níveis salinos mais altos. Para a planta inteira, as mudas enxertadas sobre o IAC 313 apresentaram reduções de cerca de 53% nos dois níveis de sal, enquanto que nas mudas com IAC 572 e SO4 ocorreu reduções médias de 50% e 80% sob salinidade moderada e elevada, respectivamente. Os dados mostram que a maior restrição da TAMS da planta inteira registrada para as mudas sobre os porta-enxertos IAC 572 e SO4 foi devido, principalmente, aos efeitos negativos do sal sobre o crescimento radicular.

Tabela 3. Taxa de acúmulo de massa seca (MS) de raízes, caules, folhas, pecíolos e planta inteira de mudas de videira da variedade Nubia enxertada sobre os porta-enxertos IAC 313, IAC 572 e SO4 submetidas a concentrações crescente de NaCl (0 – Controle, 40 mM e 80 mM), durante 30 dias em condições de casa de vegetação.

Combinações	NaCl mM	(mg . g MS . dia ⁻¹)				
		Raiz	Caule	Folha	Pecíolo	Planta
Nubia/IAC 313	0	217,88aA	339,77aA	399,09aA	108,88aA	475,33bA
	40	117,21aB	203,33bB	219,9bB	83,77aB	214,02aB
	80	122,6 aB	187,55aB	174,8aC	86,889aB	239,68aB
Nubia/IAC 572	0	214,66aA	335,66aA	413,67aA	115,55aA	533,78abA
	40	71,65bB	233,66aB	263,45aB	94,77aB	231,87 aB
	80	43,66 bB	188,44aB	158,31aC	81,44aB	96,04bC
Nubia/SO4	0	214,44aA	330,55aA	342,72bA	108,33aA	580,14 aA
	40	75,22 bB	130,88cB	244,78aB	86,11aB	263,45aB
	80	7,11 cC	149,77aB	88,24bC	84,33aB	80,79bC
CV%		19,86	16,83	12,40	12,23	12,05

Médias seguidos de mesma letra minúscula na coluna não diferem entre si para cada porta- enxerto entre as diferentes combinações. Médias seguidos de mesma letra maiúscula na coluna não diferem entre si para os níveis de salinidade entre as diferentes concentrações de NaCl pelo teste de Tukey (p<0,05). Abreviação: CV: coeficiente de variação.

Com relação ao aspecto visual das plantas cultivadas na ausência e presença de salinidade, as imagens mostram aparente diferenças genotípicas associadas a sintomas de toxicidade e restrição de crescimento, com base na clorose/ressecamento foliar e redução da altura planta e número de folhas (Figura 2). As plantas cultivadas na ausência do sal apresentaram aspecto visual saudável, com folhas sem sintomas de clorose e/ou ressecamento bem como altura homogênea entre as variedades e bem superior comparada as plantas submetidas ao sal. Sob salinidade, as mudas sobre o porta-enxerto IAC 313 apresentaram sintomas de toxicidade iônica mais severos se comparadas as plantas com os outros porta-enxertos. Nas mudas sobre o IAC 313 foi observado clorose e ressecamento foliar nas plantas expostas a dose mais elevada do sal (Figura 2A e D). Nas plantas com o IAC 572 foram registradas clorose suave com alguns pontos de escurecimento foliar (Figuras 2B e E) e nas mudas sobre o SO4 apenas clorose suave nas folhas basais, mais velhas (Figuras 2C e F). Pelos registros visuais, existe uma aparente discrepância entre os dados de massa seca e altura de plantas para as mudas enxertadas sobre o IAC 313. Como observado na nas tabelas 1 e 2 acima, as mudas com esse porta-enxerto (IAC 313) tiveram menor efeito redução de crescimento sob salinidade comparas as outras combinações, principalmente para planta inteira. Porém, a diferença de crescimento para a planta inteira foi principalmente devido a restrição de crescimento radicular (não mostrada na Figura 2). Além disso, ressaltamos considerar a existência de variação entre as repetições do tratamento de 80 mM de NaCl par as mudas sobre o IAC 313, visto que na Figura 2 foi apresentada a repetição com maiores sintomas de toxicidade.

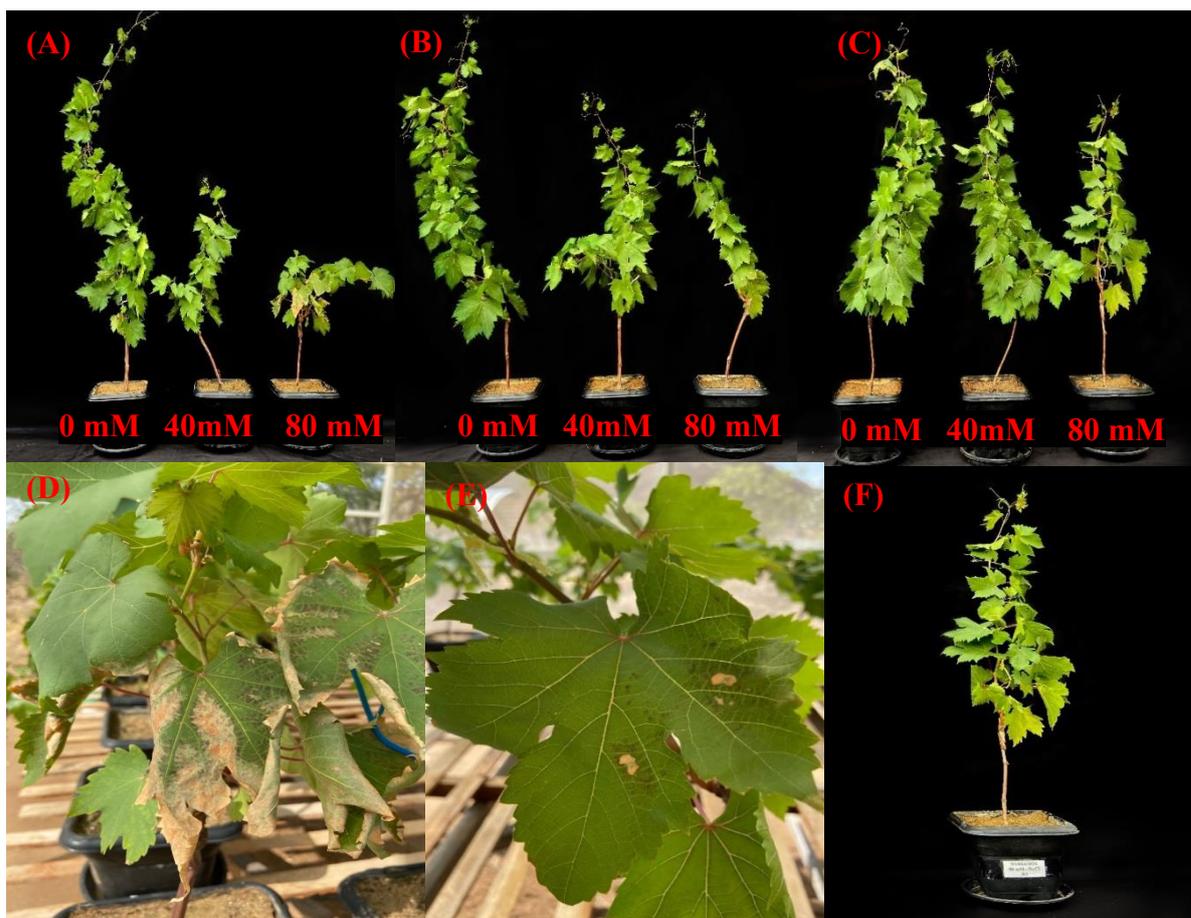


Figura 2. Aspecto visual de plantas enxertadas de videira Nubia sobre os porta-enxertos IAC 313 (A), IAC 572 (B) e SO4 (C) crescidas na ausência (0) e presença de NaCl (40 e 80 mM) durante 30 dias em condições de casa de vegetação.

A alocação relativa de massa seca nos órgãos raízes, caule e folhas, em relação a planta inteira, foi afetada pela salinidade, um efeito que foi dependente do genótipo do porta-enxerto (Tabela 4 e Figura suplementar 1). Nas plantas crescidas na ausência do sal, a alocação relativa de massa seca média para raízes, caules e folhas foi de cerca de 36%, 55% e 7%, respectivamente, para as mudas sobre os três porta-enxertos avaliados (Tabela 4). Sob salinidade, a alocação de MS em raízes nas mudas enxertadas sobre os porta-enxertos IAC 313, 572 e SO4 não foi alterada. A alocação de MS de caules não foi afetada pela salinidade nas mudas. Porém, a alocação de MS foliar foi similarmente reduzida nas mudas com os porta-enxertos IAC 313 e SO4 em cerca de 25% sob salinidade moderada e elevada, em relação aos controles. Com relação aos pecíolos, não houve diferença significativa, tanto para os porta-enxertos estudados como para salinidade. Para as mudas sobre o IAC 572 a alocação de MS foliar foi reduzida em cerca de 25% e 43% 40 e 80 mM de NaCl, respectivamente, se comparado aos controles.

Tabela 4. Taxa de alocação relativa (%) de massa seca (MS) de raízes, caules, folhas e pecíolos em relação a planta inteira de mudas de videira da variedade Nubia enxertada sobre os porta-enxertos IAC 313, IAC 572 e SO4 submetidas a concentrações crescente de NaCl (0 – Controle, 40 mM e 80 mM), durante 30 dias em condições de casa de vegetação.

Combinações	NaCl mM	Raiz	Caule	Folha	Pecíolo	Planta
		(%)				
Nubia/IAC 313	0	36,16bA	56,61 aB	7,14bA	9,96aA	100
	40	32,25bB	61,95 aA	5,79aB	9,60aA	100
	80	36,03aA	58,54 bB	5,42aB	11,18aA	100
Nubia/IAC 572	0	36,68bA	55,29aC	8,02aA	9,67aA	100
	40	32,11bB	61,59 bB	6,28 aB	10,04aA	100
	80	28,14bC	67,25 aA	4,59 bC	10,26aA	100
Nubia/SO4	0	40,13aA	52,31bB	7,54 bA	9,77Aa	100
	40	43,40aA	50,75bB	5,84aB	10,78aA	100
	80	36,46aB	58,40bA	5,12aC	11,67aA	100
CV%		8,57	5,77	8,71	8,71	100

Médias seguidos de mesma letra minúscula na coluna não diferem entre si para cada porta- enxerto entre as diferentes combinações. Médias seguidos de mesma letra maiúscula na coluna não diferem entre si para os níveis de salinidade entre as diferentes concentrações de NaCl pelo teste de Tukey ($p < 0,05$). Abreviação: CV: coeficiente de variação.

3.2 Acumulação de Na⁺ e K⁺ em plantas enxertadas de videira crescidas na ausência e presença de salinidade

Como forma de caracterizar a acumulação/partição de Na⁺ e K⁺ nas plantas cultivadas na ausência e presença de salinidade, foram mensurados os conteúdos desses íons nas diferentes partes das plantas e bem como estimada a taxa de acumulação diária (TAD) desses íons nos diferentes órgãos. Os dados mostram que as três combinações de enxerto/porta-enxertos avaliados apresentaram aumentos significativos e de maneira similar para o conteúdo de Na⁺ em raízes e caules nos dois níveis de NaCl (Tabela 5). Para folhas, o conteúdo de Na⁺ foi significativamente maior nas mudas enxertadas sobre o porta-enxerto IAC 313 sob salinidade elevada (80 mM), se comparadas a mudas sobre o IAC 572 e principalmente sobre o porta-enxerto SO4. Os pecíolos tiveram um comportamento similar quando comparado com as folhas, para os três porta enxertos e níveis salinos estudados. As mudas com o porta-enxerto SO4 apresentaram menor conteúdo de Na⁺ foliar se comparadas aos outros porta-enxertos, quando expostas a concentração mais elevada do sal (Tabela 5). Esse resultado pode estar associado com os sintomas mais severos de toxicidade iônica observado em folhas das mudas sobre o porta-enxerto IAC 313 (Figura 2).

Tabela 5. Conteúdo de sódio (Na^+) em raízes, caules, folhas e pecíolos em mudas de videira da variedade Nubia enxertada sobre os porta-enxertos IAC 313, IAC 572 e SO4 submetidas a concentrações crescente de NaCl (0 – Controle, 40 mM e 80 mM), durante 30 dias em condições de casa de vegetação.

Combinações	NaCl mM	Raiz	Caule	Folha	Pecíolo
		$(\mu\text{mol g}^{-1} \text{MS})$			
Nubia/IAC 313	0	137,40aC	51,13aB	88,15aC	44,44aC
	40	593,51bB	203,77aA	173,73aB	258,59aB
	80	667,93aA	211,32aA	690,15 aA	517,17aA
Nubia/IAC 572	0	133,58aC	37,73aB	48,25 bC	64,65Ac
	40	601,14aB	166,03bA	165,48abB	177,78BbB
	80	702,29aA	173,58bA	448,48 bA	327,27bA
Nubia/SO4	0	76,33aC	41,50aC	44,25bC	56,56Ac
	40	530,53bB	201,88aB	141,75 bB	177,78bB
	80	601,14bA	222,64aA	303,15 cA	323,22bA
CV%		12,18	9,80	9,33	13,42

Médias seguidos de mesma letra minúscula na coluna não diferem entre si para cada porta- enxerto entre as diferentes combinações. Médias seguidos de mesma letra maiúscula na coluna não diferem entre si para os níveis de salinidade entre as diferentes concentrações de NaCl pelo teste de Tukey ($p < 0,05$). Abreviação: CV: coeficiente de variação.

O conteúdo de K^+ em raízes e caules dos três tipos de mudas enxertadas foi significativamente reduzido e de forma similar pela salinidade moderada e levada (Tabela 6). Em folhas, o teor de K^+ foi relativamente maior (o dobro) se comparado a raízes e caules nas três combinações. Além disso, o conteúdo desse nutriente nas folhas não foi reduzido pela salinidade durante o período experimental aqui avaliado. No entanto, nos pecíolos, os níveis salinos mais altos reduziram severamente o conteúdo de K^+ nos tecidos. A taxa de acúmulo de diário de K^+ no tecido radicular foi severamente reduzida pela salinidade moderada nas mudas com os três porta-enxerto, apresentando inclusive valores negativos nesse nível de sal (40 mM) para as mudas com o IAC 572 (Figura 2). Sob salinidade elevada ocorreu uma restrição severa para a TAD de K^+ radicular, com valores negativos para as três combinações de enxerto/porta-enxerto avaliadas (Figura 2A). Valores negativos para a TAD estimada indicam perdas diárias desse nutriente (K^+) nas plantas quando comparadas com as plantas coletadas no início do tratamento com salinidade. As estimativas para a TAD de Na^+ em raízes mostram uma intensa acumulação desse íon durante o experimento nas plantas sobre os três porta-enxerto quando expostas as duas concentrações de sal, com valores similares de cerca de 15 a 20 $\mu\text{mol. g}^{-1} \text{MS. dia}^{-1}$.

Tabela 6. Conteúdo de potássio (K^+) em raízes, caules, folhas e pecíolos em mudas de videira da variedade Nubia enxertada sobre os porta-enxertos IAC 313, IAC 572 e SO4 submetidas a concentrações crescente de NaCl (0 – Controle, 40 mM e 80 mM), durante 30 dias em condições de casa de vegetação.

Combinações	NaCl mM	Raiz				Caule				Folha				Pecíolo			
		$(\mu\text{mol g}^{-1} \text{MS})$															
Nubia/IAC 313	0	573,32 bA				477,15aA				840,89bB				698,17aA			
	40	437,70 a B				250,12cB				844,74bB				439,73bB			
	80	323,01bC				220,12cC				983,61aA				231,44bC			
Nubia/IAC 572	0	609,27 aA				412,12bA				975,89aA				740,60aA			
	40	437,89aB				354,15aB				1018,32aA				594,02aB			
	80	423,67 aB				324,19aC				1053,04aA				509,16aB			
Nubia/SO4	0	512,77 cA				416,25bA				713,60cA				424,30bA			
	40	406,53 bB				290,13bB				594,02cB				327,87cB			
	80	321,20 bC				262,26bC				725,17bA				192,86bC			
CV%		2,85				3,65				9,09				9,17			

Médias seguidos de mesma letra minúscula na coluna não diferem entre si para cada porta- enxerto entre as diferentes combinações. Médias seguidos de mesma letra maiúscula na coluna não diferem entre si para os níveis de salinidade entre as diferentes concentrações de NaCl pelo teste de Tukey ($p < 0,05$). Abreviação: CV: coeficiente de variação.

Conforme mostrado pela TAD estimada, o acúmulo diário de K^+ em caules foi fortemente reduzido pela salinidade nas mudas enxertadas, com reduções mais severas e apresentando inclusive valores negativos para as mudas enxertadas com o IAC 313 sob salinidade elevada (Figura 3A). O acúmulo diário para o Na^+ foi significativamente incrementado nas plantas submetidas ao sal, com valores similares médios próximos de 5 a 6 $\mu\text{mol. g}^{-1} \text{MS. dia}^{-1}$ (Figura 3B). Para folhas, o acúmulo diário de K^+ foi mantido inalterado durante o experimento e não foi afetado pela salinidade, porém foi menor nas mudas enxertadas sobre o SO4 na ausência e presença do sal (Figura 4A). Com relação ao acúmulo diário de Na^+ , as plantas sob salinidade moderada apresentaram aumentos similar da TAD sob salinidade moderada (Figura 4B). Porém, sob salinidade elevada a mudas sobre o IAC 313 apresentaram maiores valores de TAD de Na^+ , seguido pelas mudas sobre o IAC 572 e SO4, sendo as mudas com SO4 as que apresentaram menores TAD de Na^+ sob salinidade elevada. Nos pecíolos a TAD de K^+ (figura 5 A) foi severamente reduzido para os três porta enxertos no nível salino mais elevado (80 mM). No entanto, o inverso pode ser observado para a TAD de Na^+ (figura 5B) para os três porta enxertos, onde ocorreu um comportamento similar com aumento desse íon no maior nível salino.

O conteúdo de cloreto foi estatisticamente significativo, para raiz, caule, folha e pecíolo apresentando um comportamento similar tanto para os porta enxertos como para os

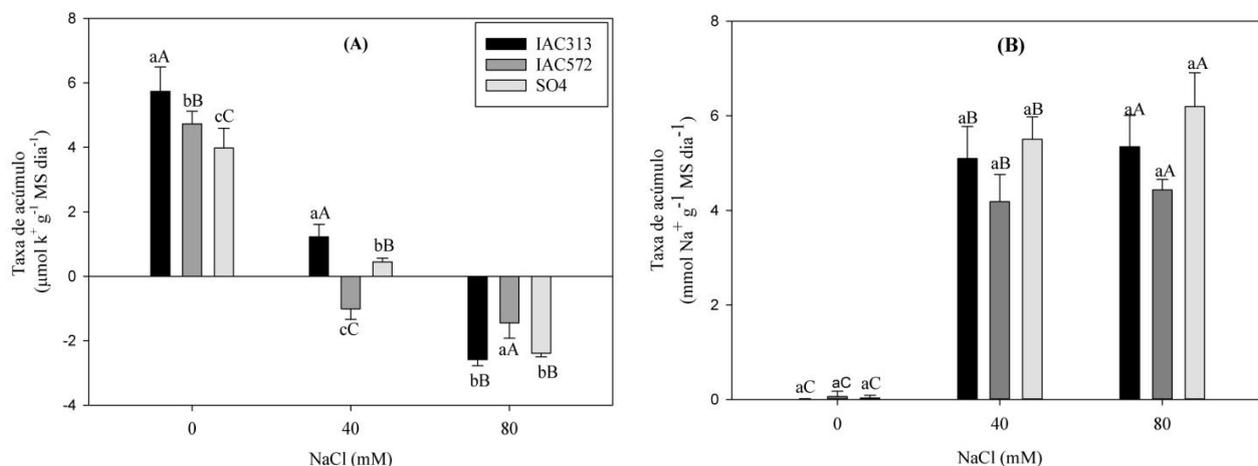


Figura 3. Taxa de acúmulo diário (TAD) para potássio (A) e sódio (B) em raízes das plantas de videira da variedade Nubia enxertadas sobre os porta-enxertos IAC 313, IAC 572 e SO4, cultivadas na ausência (0) e presença de NaCl (40 e 80 mM) duramente 30 dias em condições de casa de vegetação. Valores negativos para K⁺ indicam perdas do conteúdo desse nutriente nas plantas tratadas com sal quando comparadas com as plantas antes do início da aplicação do tratamento salino. Barras representam valores médios de três repetições desvio padrão.

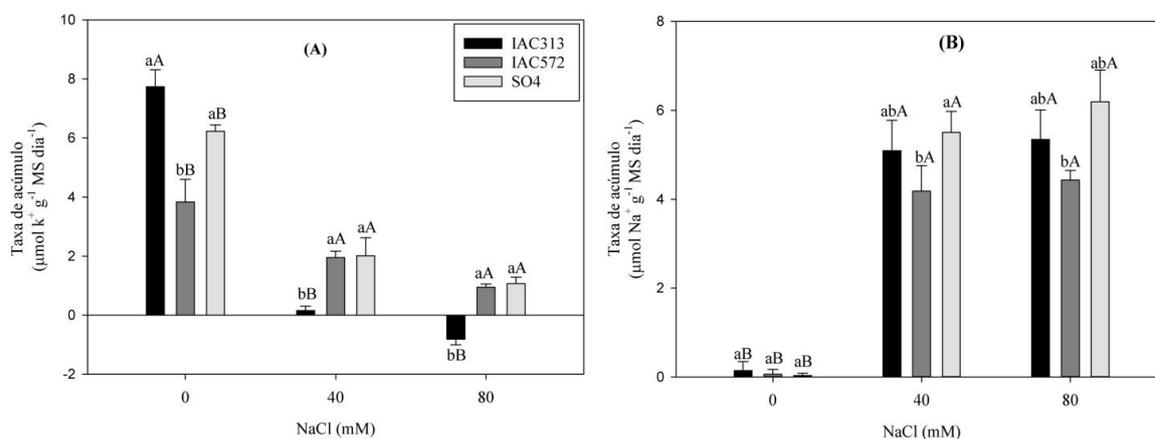


Figura 4. Taxa de acúmulo diário (TAD) para potássio (A) e sódio (B) em caules das plantas de videira da variedade Nubia enxertadas sobre os porta-enxertos IAC 313, IAC 572 e SO4, cultivadas na ausência (0) e presença de NaCl (40 e 80 mM) duramente 30 dias em condições de casa de vegetação. Valores negativos para K⁺ indicam perdas do conteúdo desse nutriente nas plantas tratadas com sal quando comparadas com as plantas antes do início da aplicação do tratamento salino.

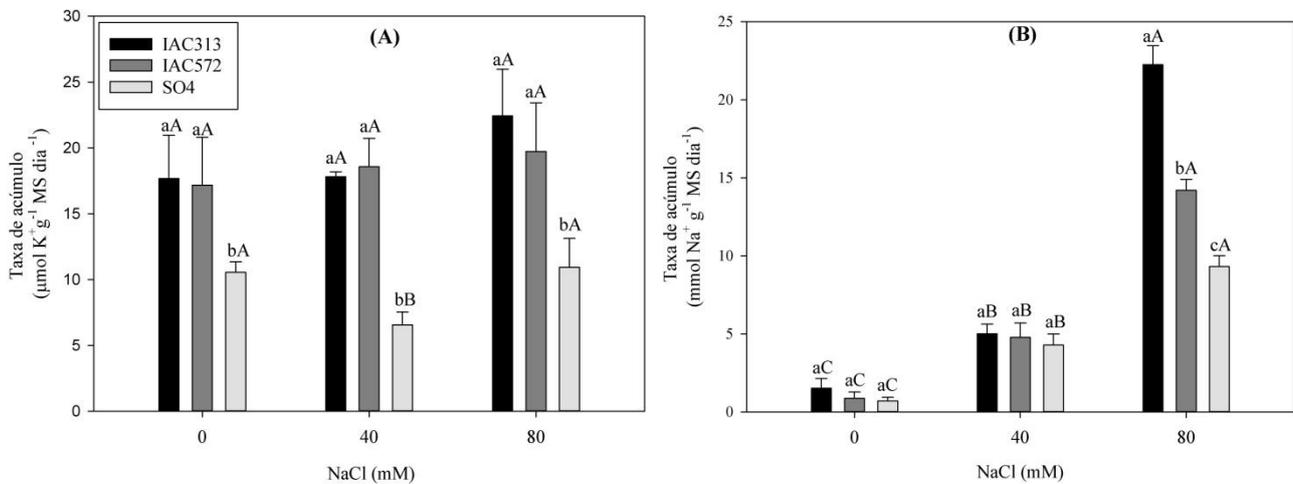


Figura 5. Taxa de acúmulo diário (TAD) para potássio (A) e sódio (B) em folhas das plantas de videira da variedade Nubia enxertadas sobre os porta-enxertos IAC 313, IAC 572 e SO4, cultivadas na ausência (0) e presença de NaCl (40 e 80 mM) duramente 30 dias em condições de casa de vegetação.

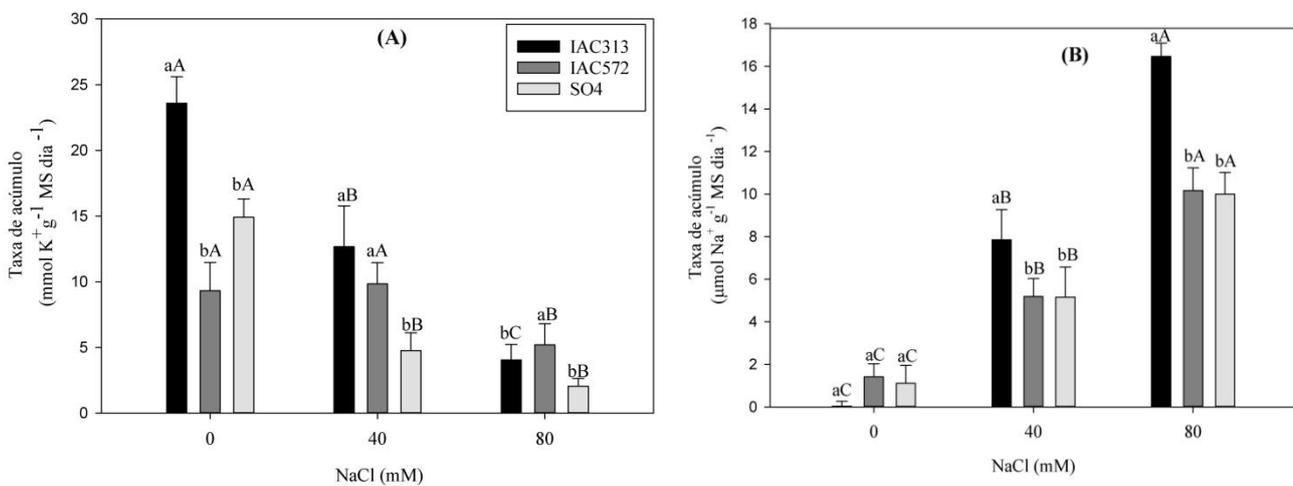


Figura 6. Taxa de acúmulo diário (TAD) para potássio (A) e sódio (B) em pecíolos das plantas de videira da variedade Nubia enxertadas sobre os porta-enxertos IAC 313, IAC 572 e SO4, cultivadas na ausência (0) e presença de NaCl (40 e 80 mM) duramente 30 dias em condições de casa de vegetação.

Tabela 7. Conteúdo de cloreto (Cl⁻) em tecidos de raízes, caules e folhas e pecíolos de mudas de videira Nubia enxertados sobre os porta-enxertos IAC 313, IAC 572, SO4, cultivadas na ausência (0) e presença de NaCl (40 e 80 mM) durante 30 dias em condições de casa de vegetação.

Combinações	NaCl mM	Raiz				Caule				Folha				Pecíolo			
		(μmol g ⁻¹ MF)															
Nubia/IAC 313	0	81,67aC	87,50aC	116,66aC	81,67aC	297,50bB	169,17bB	513,33bB	460,83bB	612,50aA	338,83bA	997,5aA	933,33bA				
	40	64,17aC	99,17aC	105,00aC	93,33aC	484,17aB	250,83aB	787,5aB	764,17bB	635,83aA	449,18aA	1026,66aA	1050,00aA				
	80	46,67aC	64,17aC	105,00aC	46,67aC	157,50cB	221,67aB	478,33bB	466,67bB	449,17bA	495,83aA	1015aA	746,67cA				
Nubia/IAC 572	0	7,19	9,85	3,73	5,84	0	0	0	0	0	0	0	0				
	40	7,19	9,85	3,73	5,84	0	0	0	0	0	0	0	0				
	80	7,19	9,85	3,73	5,84	0	0	0	0	0	0	0	0				
Nubia/SO4	0	7,19	9,85	3,73	5,84	0	0	0	0	0	0	0	0				
	40	7,19	9,85	3,73	5,84	0	0	0	0	0	0	0	0				
	80	7,19	9,85	3,73	5,84	0	0	0	0	0	0	0	0				
CV%		7,19	9,85	3,73	5,84												

Médias seguidos de mesma letra minúscula na coluna não diferem entre si para cada porta-enxerto entre as diferentes combinações. Médias seguidos de mesma letra maiúscula na coluna não diferem entre si para os níveis de salinidade entre as diferentes concentrações de NaCl pelo teste de Tukey (p<0,05). Abreviação: CV: coeficiente de variação.

3.3 Curvas diárias de fotossíntese líquida, condutância estomática, transpiração e concentração intercelular de CO₂ em plantas enxertadas de videira cultivadas na ausência e presença de salinidade.

Um estudo do curso diário das trocas gasosas foi realizado visando avaliar a dinâmica de assimilação de carbono e controle da perda de água (transpiração/condutância) nas plantas crescidas na ausência e presença de salinidade. Os resultados mostram que as plantas apresentam uma maior fotossíntese acumulada durante o período da manhã (07:00 às 12:00hs), associada com as maiores taxas de transpiração e valores de condutância estomática na ausência e presença de sal (Figura 7). Na ausência do sal, as mudas sobre o IAC 313 apresentaram maior fotossíntese líquida (P_N) as 13hs, associada a maiores valores de transpiração (E) e condutância estomática (gS) no período da tarde, se comparadas as outras mudas. No entanto, sob salinidade os parâmetros de trocas gasosas indicam forte restrição da P_N associada com fechamento estomático, como indicado pelas menores taxas de transpiração (Figura 7C) e valores de condutância estomática (Figura 7B).

Nas plantas cultivadas na ausência do sal a pressão intercelular de CO₂ (Figura 7D) foi mantida estável no período da manhã e apresentou leve aumento no período da tarde, indicando acúmulo de CO₂ no mesófilo foliar associado com a redução da assimilação de carbono (menor P_N) no período da tarde. Por outro lado, nas plantas sob salinidade ocorreu

uma suave redução do C_i durante o período da manhã, sugerindo que a assimilação de CO_2 nessa condição (estresse salino) deve ter sido limitada pelo menor influxo de CO_2 no mesófilo devido ao forte fechamento estomático, como mostrado pela severa redução do E e g_s .

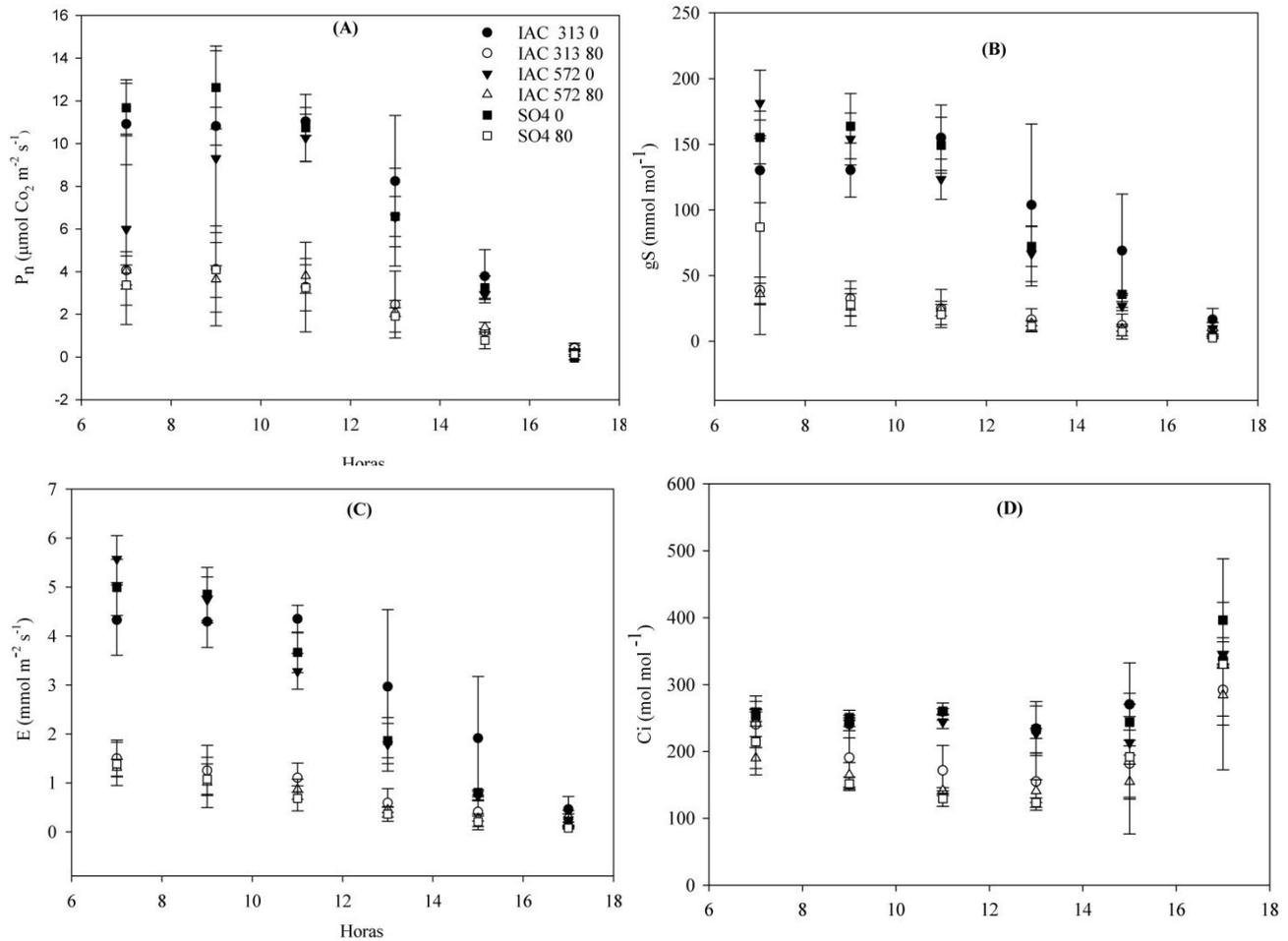


Figura 7. Curvas diárias para fotossíntese líquida (A - P_N), condutância estomática (B - g_s), taxa de transpiração (C - E) e concentração intercelular de CO_2 (D - C_i) em plantas de videira da variedade Nubia enxertadas sobre os porta-enxertos IAC 313, IAC 572 e SO4, cultivadas na ausência de salinidade (0 mM e 80 mM) durante 30 dias em condições de casa de vegetação.

3.4 Curvas de P_N e g_s em respostas ao aumento da DFFFA em plantas enxertadas de videira cultivadas na ausência e presença de salinidade.

Outro estudo foi realizado para avaliar a assimilações de carbono em respostas ao incremento da luminosidade nas plantas crescidas na ausência e presença de sal, por meio de curvas de P_N e g_s em respostas ao aumento da DFFFA (Figura 8). Na ausência do sal foi observado um rápido aumento da fixação líquida de CO_2 com o incremento da luz, atingindo valores de saturação para a P_N de cerca de $14 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ nas três combinações em

valores de DFFFA próximos de 1000 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figura 8A). Por outro lado, sob salinidade a assimilação de carbono foi severamente reduzida e a saturação para a P_N foi verificada já com baixa luminosidade (500 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Porém, sob alta luminosidade (2000 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) as mudas sobre o IAC 572 apresentaram valor relativamente maiores de P_N se comparadas as outras combinações. Na ausência de salinidade as plantas sobre o IAC 572 apresentaram maiores incrementos da g_S na faixa de baixa luminosidade (até 200 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$), com tendência de maiores valor desse parâmetro (g_S) mesmo em valores de elevada luminosidade (até 2000 μmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Nas plantas submetidas a salinidade a capacidade de incrementos da g_S em resposta a aumentos da luminosidade foi severamente restringida, se comparado com as plantas cultivadas na ausência do sal (Figura 8B). Mesmo sob condições de salina, as mudas com o porta-enxerto IAC 572 apresentaram maior g_S sob luminosidade elevada (Figura 8B).

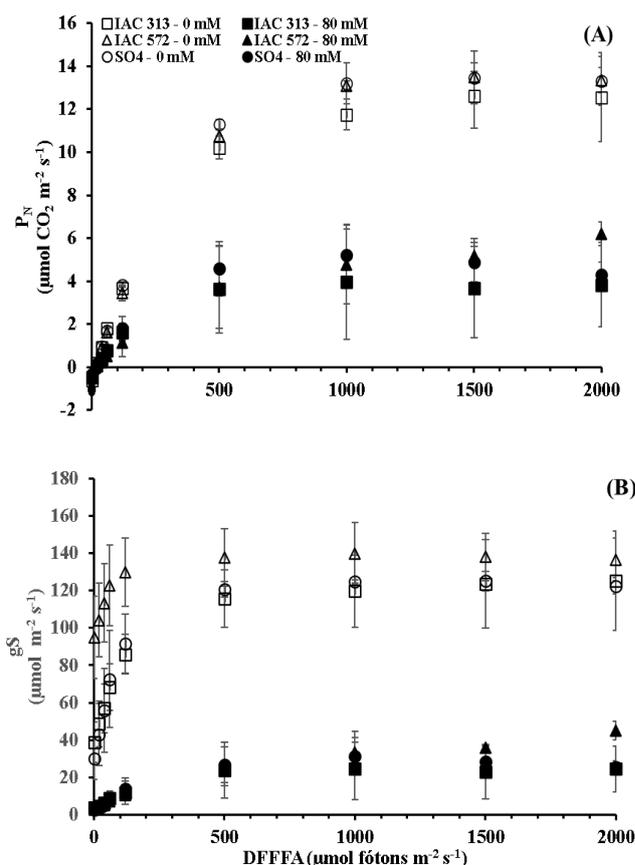


Figura 8. Curvas de fotossíntese líquida (A - P_N) e condutância estomática (B - g_S) em resposta ao aumento da luminosidade (DFFFA – Densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativo) em plantas de videira da variedade Nubia enxertadas sobre os porta-enxertos IAC 313, IAC 572 e SO4, cultivadas na ausência (0 mM e 80 mM) durante 30 dias em condições de casa de vegetação.

3.5 Mensurações ao longo do tempo de parâmetros de fluorescência da clorofila em plantas enxertadas de videira cultivadas na ausência e presença de salinidade

Um estudo foi realizado ao longo do tempo para observar o comportamento da relação (Fv/Fm), quenching fotoquímico (qP) e quenching não fotoquímico (NPQ) e taxa de transporte de elétrons (ETR) através de análises semanais durante 30 dias de tratamento salino. Com relação ao qP, om o passar dos dias houve, uma forte redução para os três porta enxertos estudados quando comparados aos seus controles (figura 9A). A razão Fv/Fm apresentou uma tendência crescente até os 20 dias de tratamento salino, no entanto, houve uma queda acentuada aos 25 dias, com destaque para o porta -enxerto SO4 no nível de 80 mM (Figura 9B). O NQP apresentou um comportamento similar para o porta–enxerto SO4 para os níveis mais elevados de NaCl. (figura 9C). Para a ETR, as mudas dos porta- enxertos IAC 313, IAC 572 controle e SO4 controle apresentaram as maiores taxas de transporte de elétrons aos 25 dias quando comparadas com os demais porta -enxertos nos maiores níveis salinos (figura 9D).

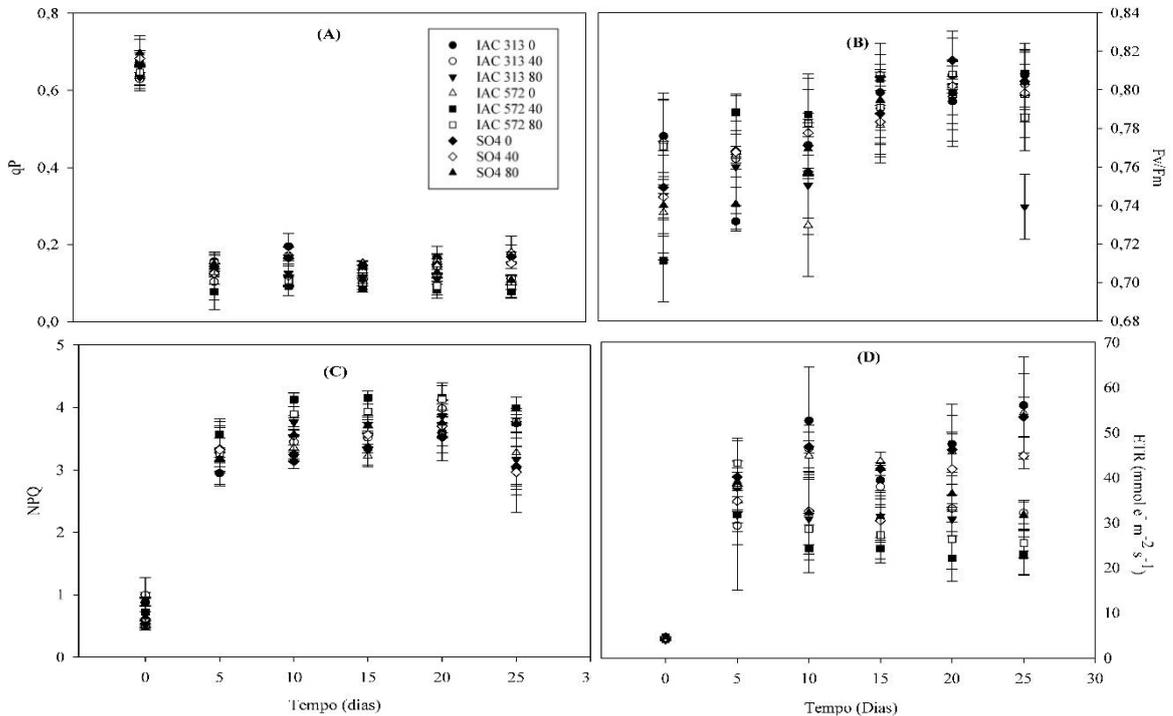


Figura 9. Curvas ao longo do tempo de fluorescência varável e fluorescência máxima (A) do quenching fotoquímico (B), quenching não fotoquímico (C) e taxa aparente de transporte e elétrons (D) em resposta ao aumento de intensidade de luz ($\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) em mudas enxertadas de videira utilizando enxertos da variedade N\u00fabia enxertados sobre os porta-enxertos, IAC 313, IAC 572, SO4 submetidos a concentra\u00e7\u00f5es crescentes de NaCl (0, 40 e 80 mM) durante 30 dias, em condi\u00e7\u00f5es de casa de vegeta\u00e7\u00e3o.

3.6 Mudanças no perfil de proteínas através de SDS-PAGE em mudas enxertadas de videira na ausência e presença de salinidade.

O estudo de mudanças no perfil eletroferitos (SDS-PAGE) para proteínas foliares mostrou que o efeito da salinidade na modulação da expressão de proteínas importantes para a assimilação de carbono foi influenciado pelo geotipo do porta-enxerto (Figura 10). Na plantas enxertadas sobre os porta-enxertos IAC 313 e IAC 572 foi observado aumento na expressão do perfil de proteínas foliares nas plantas salinizadas comparadas as plantas controles, com incremento mais expressivo para a subunidade maior (SMR) da Rubisco nas plantas sob dose elevada (80 mM) de sal. Por outro lado, nas plantas enxertadas sobre o porta-enxerto SO4 ocorreu uma aparente redução na abundancia de proteínas foliares, com restrição marcante para a SMR nas mudas expostas a 80 mM de NaCl se comparado as plantas controles. Esses resultados sugerem que a modulação fotossintetica aqui observada deve ter ocorrido associado a restrições estomáticas e não estomáticas, principalmente a restrição da assimilação de CO₂ sob salinidade nas mudas sobre o porta-enxerto SO4.

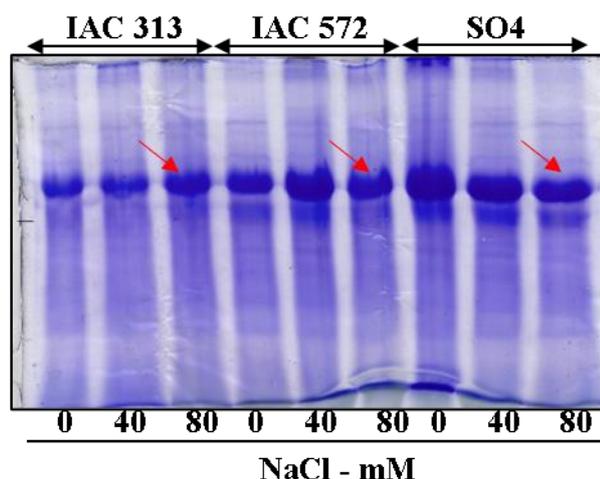


Figura 10. SDS-PAGE mostrando mudanças na abundancia do perfil de proteínas foliares em plantas de videira da variedade Nubia enxertadas sobre os porta-enxertos IAC 313, IAC 572 e SO4, cultivadas na ausência (0) e presença de NaCl (40 e 80 mM) durante 30 dias em condições de casa de vegetação. Observar destaques (seta) indicando mudanças da abundância da subunidade maior da Rubisco em função do sal e tipo de porta-enxerto. Em cada poço foi aplicado 15 µl de amostra contendo ½ de extrato de proteína foliar.

3.7 Conteúdos de clorofila a, b e totais em plantas enxertadas de videira cultivadas na ausência e presença de salinidade

O conteúdo de clorofilas foi afetado pela salinidade, um distúrbio metabólico que foi também dependente do tipo de genótipo utilizado como porta-enxerto (Tabela 8). Nas plantas

enxertadas sobre os porta-enxertos IAC 313 e IAC 572 o teor da fração de clorofilas *a* foi levemente reduzido nas mudas expostas a concentração mais elevada de NaCl (80 mM), enquanto que nas mudas sobre o SO₄ não foi alterado. Por outro lado, o conteúdo de clorofilas *b* não afetado pela salinidade nas três combinações de enxerto/porta-enxerto avaliadas. O teor total de clorofilas foi reduzido pela salinidade apenas nas mudas sobre os porta-enxertos IACs, enquanto nas mudas sobre o SO₄ não foi afetado. Como consequência do efeito diferencia do sal nas frações de clorofilas *a* e *b* (reduziu clorofilas *a* porém não afetou clorofilas *b*), a relação das frações de clorofilas *a/b* foi reduzida pela salinidade apenas nas mudas enxertadas sobre os porta-enxertos IACs (Tabela 8).

Tabela 8. Conteúdos de clorofilas *a*, *b*, *totais* e relação clorofila *a/b* em mudas de videira da variedade Nubia enxertada sobre os porta-enxertos IAC 313, IAC 572 e SO₄ expostas a concentrações crescentes de NaCl (0 – Controle, 40 mM e 80 mM), durante 30 dias em condições de casa de vegetação.

Combinações	NaCl mM	<i>Chl a</i>	<i>Chl b</i>	<i>Chl totais</i>	<i>Chl a/b</i>
		(mg g ⁻¹ MF)			
Nubia/IAC 313	0	1,39bA	0,52aA	1,92abA	2,81aA
	40	1,22bA	0,41aA	1,64bAB	3,02aA
	80	1,12aB	0,46aA	1,59aB	2,43aA
Nubia/IAC 572	0	1,33bA	0,39aA	1,73abA	3,38aA
	40	1,21bA	0,49aA	1,70bAB	2,47aA
	80	0,99aB	0,36aA	1,36aB	2,79aA
Nubia/SO ₄	0	1,46abA	0,49aA	1,95abA	3,03aA
	40	1,48bA	0,51aA	2,00bAB	2,93aA
	80	1,36aB	0,44aA	1,80aB	3,18aA
CV%		7,86	19,20	9,76	16,99

Médias seguidas de mesma letra minúscula na coluna não diferem entre si para cada porta- enxerto entre as diferentes combinações. Médias seguidas de mesma letra maiúscula na coluna não diferem entre si para os níveis de salinidade entre as diferentes concentrações de NaCl pelo teste de Tukey (p<0,05). Abreviação: CV: coeficiente de variação.

3.8 Mudanças no potencial hídrico em plantas enxertadas de videira cultivadas na ausência e presença de salinidade

A avaliação do potencial hídrico foliar mostrou que a salinidade afetou significativamente o *status* hídrico das três combinações de enxertos/porta-enxertos aqui avaliadas plantas, com efeitos na condutância hidráulica das plantas. A exposição aos níveis de sal moderado reduziu o potencial hídrico nas mudas sobre o IAC 313, e essa redução foi

ainda maior nas mudas sobre os porta-enxertos IAC 572 e SO4. A redução do potencial hídrico foi ainda maior nas plantas sob salinidade elevada (80 mM), em intensidade similar nos três tipos de mudas avaliados (Tabela 9). Essa redução do Ψ_{H_2O} ocorreu associado a reduções severas da condutância estomática associada a fotossíntese líquida.

Tabela 9. Potencial hídrico (Ψ_{H_2O}) em folhas de mudas de videira da variedade Nubia enxertada sobre os porta-enxertos IAC 313, IAC 572 e SO4 submetidas a concentrações crescente de NaCl (0 – Controle, 40 mM e 80 mM), durante 30 dias em condições de casa de vegetação.

Combinações	NaCl mM	Ψ_{H_2O}
		- MPa
Nubia/IAC 313	0	- 0,066 bA
	40	- 0,214 bB
	80	- 0,539 bC
Nubia/IAC 572	0	- 0,115 abA
	40	- 0,460 aB
	80	- 0,628 aC
Nubia/SO4	0	- 0,168 aA
	40	- 0,446 aB
	80	- 0,558 abC

Médias seguidas de mesma letra minúscula na coluna não diferem entre si para cada porta- enxerto entre as diferentes combinações. Médias seguidas de mesma letra maiúscula na coluna não diferem entre si para os níveis de salinidade entre as diferentes concentrações de NaCl pelo teste de Tukey ($p < 0,05$). Abreviação: CV: coeficiente de variação.

3.9. Danos e proteção oxidativa em folhas de mudas enxertadas de videira sob salinidade

A ocorrência de peroxidação lipídica foliar, indicada pelo conteúdo de substâncias reativas ao ácido tiobarbitúrico (TBARS), apresentou significativo aumento nas plantas expostas a salinidade nas três combinações de enxerto/porta-enxerto, uma resposta influenciada pelo porta-enxerto (Figura 11A). Nas mudas enxertadas sobre os porta-enxertos IAC 313 e IAC 572 o teor de TBARS foi similarmente aumentado em cerca de 4 e 7 vezes sob 40 e 80 mM de NaCl, respectivamente, comparado aos respectivos controles. As plantas sobre o porta-enxerto SO4 submetidas a 40 mM do sal apresentaram aumento médio 4 vezes do teor de TBARS, porém esse incremento foi menor (cerca de 2 vezes) nas plantas expostas a 80 mM, se comparado as plantas controles.

Com relação ao conteúdo de glutathiona reduzida (GSH), um importante antioxidante não enzimático, as mudas enxertadas sobre os porta-enxertos IACs não apresentaram mudanças significativas no teor desse antioxidante, comprado aos respectivos controles

(Figura 11B). Porém, as mudas enxertadas sobre o porta-enxerto SO4 apresentaram aumento médio de 135% no conteúdo de GSH sob salinidade moderada e elevada, comparado as plantas controles.

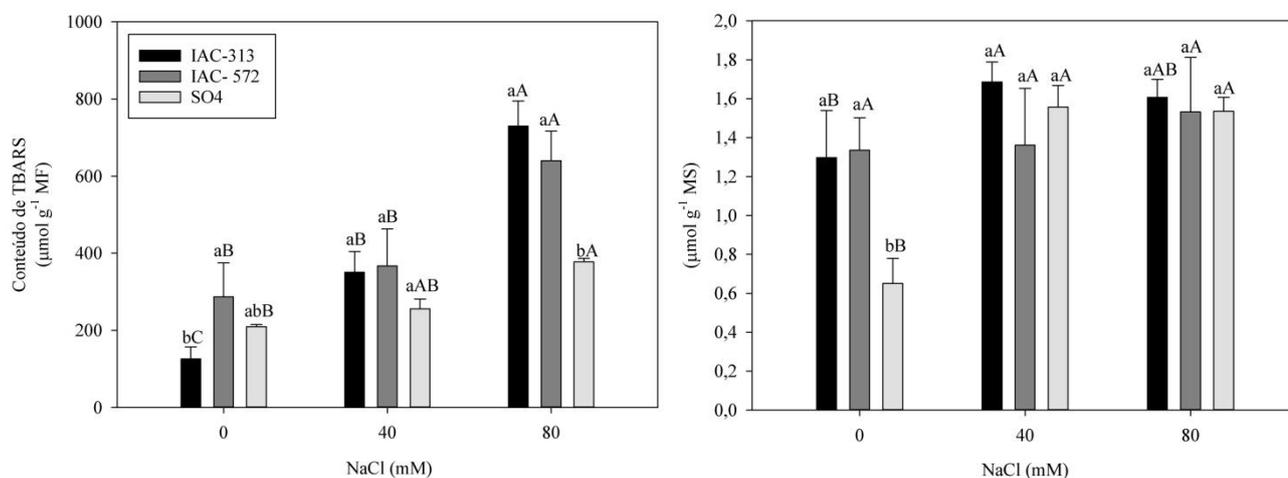


Figura 11. Conteúdos de substâncias reativas ao ácido tiobarbitúrico (A) e de glutatona reduzida (B) em folhas de mudas enxertadas de videira utilizando enxertos da variedade Núbia enxertados sobre os porta-enxertos, IAC 313, IAC 572, SO4, submetidos a concentrações crescentes de NaCl (0, 40 e 80 mM) durante 30 dias em condições de casa de vegetação.

A salinidade também afetou o conteúdo de ascorbato total e modulou os teores das frações reduzida e oxidada desse antioxidante não enzimático, mudanças que foram influenciadas pelo porta-enxerto (Tabela 10). As mudas enxertadas sobre os porta-enxertos IAC 313 e IAC 572 apresentaram reduções do conteúdo de ascorbato total sob salinidade elevada (80 mM), comparado aos respectivos controles, enquanto que nas mudas sobre o SO4 o teor de ascorbato total não foi afetado pelo sal. Nas mudas sobre os IACs a fração de ascorbato reduzida apresentou um leve aumento (cerca de 18%) sob salinidade, enquanto que nas mudas com o SO4 aumento cerca de 107% sob salinidade, se comparado aos respectivos controles. A fração de ascorbato oxidado foi severamente reduzida (cerca de 50%) nas mudas sobre os porta-enxertos IACs, porém essa redução foi menor (cerca de 17%) nas mudas sobre o SO4, em relação aos respectivos controles. Com relação ao estado redox do ascorbato, representado pela relação dos teores de ascorbato reduzido/ascorbato total, as mudas apresentaram incrementos médios de cerca de 100% em respostas a salinidade, comparado aos respectivos controles (Tabela 10).

Tabela 10. Conteúdo de ascorbato total, reduzido (ASC) e oxidado (DHA) e relação do teor de ascorbato reduzido em relação ao conteúdo total (Reduzido/Total) em folhas de mudas de videira da variedade Nubia enxertada sobre os porta-enxertos IAC 313, IAC 572 e SO4 submetidas a concentrações crescente de NaCl (0 – Controle, 40 mM e 80 mM), durante 30 dias em condições de casa de vegetação.

Combinações	NaCl mM	Total	Reduzido	Oxidado	Reduzido/Total
		(μmol g ⁻¹ MF)			(%)
Nubia/IAC 313	0	9,23aA	1,56abA	8,11aA	18,029aC
	40	9,34aAB	1,75aA	8,24aAB	17,569aB
	80	6,08aB	2,10bA	4,64aB	31,360aA
Nubia/IAC 572	0	12,71aA	1,80aA	9,58aA	16,065aC
	40	8,04aAB	1,83aA	6,54aAB	22,020aB
	80	6,88aB	2,02bA	4,52aB	30,752aA
Nubia/SO4	0	8,59aA	1,04bC	8,18aA	11,798aC
	40	9,77aAB	2,33aB	6,43aAB	27,264aA
	80	8,86aB	2,71aA	6,81aB	23,142aB
CV%		23,74	14,54	29,57	22,30

Médias seguidos de mesma letra minúscula na coluna não diferem entre si para cada porta- enxerto entre as diferentes combinações. Médias seguidos de mesma letra maiúscula na coluna não diferem entre si para os níveis de salinidade entre as diferentes concentrações de NaCl pelo teste de Tukey (p<0,05). Abreviação: CV: coeficiente de variação.

4. DISCUSSÃO

A salinidade é um dos principais fatores abióticos que causa redução no crescimento e desenvolvimento das plantas, além de distúrbios bioquímicos e fisiológicos complexos (ISAYENKOV e MAATHUIS, 2019). Neste estudo, a salinidade afetou o crescimento de todos os porta -enxertos, quando crescidos em condições de adição do NaCl. Estes resultados também foram observados em plantas de amêndoa doce, porta -enxertos de tangerina, videira e em clones de eucalipto, quando submetidas ao nível de sal mais elevado (ZRIG et al., 2016; SHAHID et al., 2018; ANOWER et al., 2017; LACERDA, 2016).

No geral, a redução do crescimento das plantas, principalmente glicófitas, é devido ao estresse osmótico, que pode causar déficit hídrico e consequentemente alterações transitórias de água para a planta, além de desordem nutricional (MUNNS, 2002). Isto pode ser observado neste estudo, através dos dados do potencial hídrico, onde foi reduzido com o aumento da salinidade. A redução do potencial hídrico da planta Ψ_w está diretamente relacionado ao estresse osmótico que causa limitação do fluxo de água na planta (KONGSRI et al., 2013). Os resultados para o potencial hídrico observados nesse trabalho estão de acordo com os encontrados por (CRAMER et al., 2007; CHAVES et al., 2009) estudando videiras durante o estresse salino.

Com relação aos sintomas visuais, com o avanço do estresse, a salinidade pode causar

o amarelecimento do tecido e posteriormente a queima das bordas foliares (DE PASCALE et al., 2013; TESTER e DAVENPORT, 2003). No porta-enxerto IAC 313 foram observados clorose e ressecamento das folhas na dose mais elevada de sal, considerados sintomas típicos do estresse salino. Tais resultados foram também observados por FERREIRA et al., (2019) em um estudo com cultivares de morango, onde os genótipos mais sensíveis apresentaram a queima das bordas foliares seguida de clorose e em plantas de videiras nos níveis mais elevados de salinidade (UPADHYAY et al., 2018). Esses sintomas também podem estar relacionados ao acúmulo de Cl^- principalmente nas folhas, (MAAS et al., 1977; WALKER et al., 2010). onde a videira é sensível ao Cl^- principalmente nas folhas. Neste estudo, os três porta-enxertos estudados apresentaram aumento de maneira similar no conteúdo de Cl^- para todas as partes da planta, no entanto, as folhas apresentaram um maior conteúdo desse íon quando observado isoladamente.

Um alto acúmulo de sal no tecido, reduz a eficiência da planta, ocasionando redução na absorção de nutrientes devido o estresse hídrico causado pelo excesso de íons no tecido (MUNNS e TESTER, 2008). Um dos mecanismos de sobrevivência da planta nestas condições, é a exclusão e/ ou a compartimentalização desses íons em órgãos da planta. Nos genótipos IAC 572 e SO4 o acúmulo de sal foi mais acentuado nas raízes e caules quando comparados com o genótipo 313. Isso pode ser considerado uma estratégia de tolerância dessas plantas ao estresse, visto que esse mecanismo pode ser conferido por um gene dominante com capacidade de limitar ou compartimentalizar o Na^+ nas raízes e brotos (LIANG et al., 2018). No entanto, sob salinidade elevada as taxas de acúmulo diário TAD de K^+ foram acentuadamente reduzidas, apresentado valores negativos no caso da IAC 313, isso pode ser explicado como um ponto negativo do efeito do sal acumulado nesse órgão da planta.

O potássio (K^+) é um dos macronutrientes mais abundantes nas plantas e importante para o crescimento e desenvolvimento, constituindo até 10% da massa seca da planta (VÉRY e SENTENAC, 2003). No estudo, tanto o conteúdo de K^+ como a taxa de acúmulo de K^+ foi reduzido nas raízes das plantas enxertadas, esse comportamento também foi observado por (ALVES et al., 2008) em clones de cajueiro precoce sob salindade. Isso pode explicado, porque em condições de ambiente salino, o Na^+ pode causar uma redução na absorção de K^+ devido a competição pelos mesmos locais de transporte e similaridade de cargas, e em algumas situações, pode favorecer a uma redução no conteúdo de K^+ (SOLIS et al., 2020) além de disso, tem papel inibitório da atividade de transportadores de K^+ (AKT1 e KAT1) na membrana plasmática na região das raízes (BRINI e MASMOUDI, 2012). Em alguns estudos é relatado

que o transporte e translocação desses íons no xilema é um fator que pode ser decisivo na tolerância das plantas a salinidade (ASSAHA et al., 2017).

Neste estudo, foram realizadas medidas ao longo do dia para fotossíntese, condutância estomática, transpiração e concentração intercelular de CO₂, e foi observado que as plantas 313 na ausência do tratamento salino, apresentaram valores maiores para esses parâmetros, no entanto, quando submetidas aos níveis de sal, foram reduzidos. Esse comportamento foi observado em plantas de alfafa quando submetidas a salinidade severa, a condutância estomática reduziu drasticamente (ANOWER et al., 2017) e em cultivares de pimenta ao passo que os níveis salinos foram aumentados os valores de fotossíntese líquida e condutância estomática foram reduzidos (BAATH et al., 2017). Alguns fatores podem estar relacionados com essas reduções, como: mudanças na composição dos pigmentos devido a restrição do CO₂ e limitação estomática que podem ser governadas por hormônios produzidos nas raízes que são transportados até as folhas (CHAVES et al., 2009; FUSARO et al., 2014). Paralelamente as variáveis de fotossíntese líquida, condutância estomática e transpiração foram bastante afetadas pela salinidade ao final do dia, esses comportamentos também podem estar relacionados ao horários do dia, SOUSA et al (2019) observaram a mesma tendência para mudas de cajueiro anão sob salinidade.

Para as avaliações da assimilação de carbono em resposta ao incremento de luminosidade e DFFFA, o sal afetou negativamente a eficiência de carbonização instantânea de plantas submetidas ao tratamento salino. Tais resultados foram similares aos de AMORIM, (2018) estudando quatro porta- enxertos de videiras em condições de salinidade. Este comportamento pode estar relacionado ao declínio da condutância estomática ou danos causados nas estruturas dos cloroplastos em decorrência do estresse salino e o decréscimo na concentração intercelular de CO₂ pode levar uma queda na fotossíntese líquida e também redução da atividade da Rubisco (MACHADO et al., 2009).

No experimento, foi realizado um estudo ao longo do tempo com o intuito de observar o comportamento de parâmetros da fluorescência da clorofila. O quenching fotoquímico (qP), é responsável pela dissipação de excesso de energia antes que cause algum dano no aparato fotossintético (TAIZ e ZEIGER, 2017). Esse comportamento não foi observado no presente estudo, pois esse parâmetro sofreu uma queda nos primeiros dias de tratamento e se manteve numa faixa estável ao longo de 25 dias.

Com relação ao rendimento quântico potencial do PSII (Fv/Fm) do porta-enxerto SO4 sofreu uma redução de 0,74 (elétrons quantum⁻¹), aos 25 dias de tratamento com NaCl.

Geralmente, plantas submetidas a estresse salino, observa-se redução no rendimento quântico do fotossistema II (Fv/Fm). Este comportamento pode estar relacionado com o fechamento estomático, aumento de peroxidação lipídica e conseqüentemente redução da assimilação de CO₂ (CRUZ et al., 2009). LIMA et al., (2019), observou este mesmo comportamento estudando a eficiência fotoquímica em mudas de algodoeiro sob estresse salino. De acordo com SANTOS et al., (2010), o índice limite de estabilidade sem que ocorra dano ao aparato fotossintético fica em torno de 0,75 (elétrons quantum⁻¹), pois quando o aparato fotossintético apresenta valores de (Fv/Fm) entre 0,75 e 0,85 pode ser considerado uma condição normal REIS & CAMPOSTRINI (2011),

Algumas espécies tolerantes mantêm ou aumentam o seu conteúdo de clorofila a fim de manter a homeostase do processo de fotossíntese, enquanto que nas espécies mais sensíveis ocorre diminuição, agravando ainda mais os efeitos do estresse na planta (ACOSTA-MOTOS et al., 2017). No estudo, uma redução do conteúdo de clorofilas foi observada mais fortemente nos porta- enxertos IACs nos níveis salinos mais elevados.

As mudanças na abundancia do perfil de proteínas, no estudo, a IAC 313 e IAC 572 tiveram um aumento na expressão do perfil de proteínas nas folhas quando comparadas as plantas controles, no entanto, foi observado um comportamento contrário para o porta enxerto SO4. Estresses ambientais podem causar uma inativação de maneira reversível ou irreversível na rubisco, quando a degradação é irreversível essa proteína é totalmente degradada, sendo necessário sua substituição por outras subunidades para assim voltar novamente a função da fotossíntese. YAN et al., (2006) observaram em uma análise proteômica em arroz submetida a estresse por frio, uma redução na expressão do perfil de proteínas nas plantas mais estressadas e que danos a esses componentes afetou a atividade fotossintética das plantas.

Os níveis dos antioxidantes podem sofrer alteração sob condições aumentam a produção de espécies reativas de oxigênio, podendo ocorrer um aumento associado com a proteção oxidativa em plantas tolerantes ou uma diminuição em plantas mais sensíveis (ACOSTA-MOTOS et al., 2017). Nesse estudo foi observado um aumento do teor de TBARS foliar nas mudas sobre os três porta-enxertos sob salinidade, porém esse incremento foi menos intenso nas mudas com o SO4. O acúmulo de TABRS é um marcador celular de danos oxidativos envolvendo a peroxidação de lipídios de membranas, o que pode resultar em alterações estruturais/funcionais da membrana plasmática bem como membranas de diferentes organelas (FOYER, 2018). Assim, o resultado pode indicar um menor dano oxidativo

associado a uma melhor proteção oxidativa em folhas nas mudas enxertadas sobre o porta-enxerto SO4 expostas a salinidade.

Com relação a proteção oxidativa não enzimática, aqui avaliada pelos antioxidantes ascorbato (ASC) e glutathiona (GSH), os dados mostram que as mudas sobre o porta-enxerto SO4 apresentaram maior acumulação desses antioxidantes (relativa ao respectivo controle) em resposta ao sal. Sob salinidade, o conteúdo de GSH foliar não foi alterado nas mudas sobre os porta-enxertos IACs, porém apresentou forte incremento (2x) nas mudas com o SO4. Resultado similar foi observado para o conteúdo de ascorbato reduzido (ASC), com aumentos superiores a 100% em relação ao controle para as mudas sobre o SO4 expostas a salinidade. A glutathiona reduzida (GSH) representa uma importante fonte de grupos tióis (SH) livres na célula, que podem reagir diretamente com EROs neutralizando seu potencial oxidativo sobre moléculas e estruturas celulares (HASANUZZAMAN et al., 2019). Além disso, moléculas de GSH são constituintes do ciclo ascorbato-glutathiona, a qual é a principal via metabólica envolvida na proteção oxidativa celular (ZECHMANN, 2017).

O conteúdo de ascorbato total foi reduzido pela salinidade nas mudas sobre os porta-enxertos IACs, porém não foi alterado nas mudas com o SO4. Esse resultado pode estar associado ao maior incremento da forma de ascorbato reduzido nas mudas sobre o SO4 sob salinidade se comparado aos demais porta-enxertos. O ascorbato reduzido (ASC) apresenta poder antioxidante (com equivalente redutor) que pode atuar na proteção oxidativa de forma não enzimática (reação direta com EROs) ou enzimática, como doador de elétrons para as enzimas peroxidases do ascorbato (APXs), sendo considerado o antioxidante não enzimático mais importante da célula vegetal (NOSHI et al., 2017). Nesse estudo, a estabilidade do teor de ascorbato total associada ao maior aumento relativo da fração de reduzida nas mudas com o SO4 sob salinidade, pode indicar a influência desse genótipo na modulação de vias de biossíntese e/ou regeneração do ascorbato reduzido quando utilizado como porta-enxerto. Esse efeito pode ter contribuído para uma maior proteção oxidativa do tecido foliar das mudas sobre esse genótipo se comparado aos demais porta-enxertos.

Essa informação do efeito do porta-enxerto na aparentemente indução da proteção oxidativa da parte aérea da planta enxertada pode indicar que esse genótipo (SO4) pode ser mais aclimatado para uso em condições de salinidade. Além disso, o impacto do genótipo do porta-enxerto na modulação metabólica (envolvendo a expressão gênica, síntese de proteínas e metabólitos em geral) da parte aérea de plantas enxertadas ainda é uma área do metabolismo vegetal ainda bastante desconhecida. Assim, estudos como esse que sugerem o envolvimento

direto/indireto do genótipo do porta-enxerto na modulação de processo celulares foliares de plantas enxertadas podem contribuir para esse entendimento.

5. CONCLUSÕES

Os dados mostram que a restrição de crescimento das três combinações sob salinidade foi mais devido à redução de MS de raízes e folhas, com efeitos mais severos em raízes das mudas com o SO₄. Sob salinidade elevada ocorreu forte acumulação de Na⁺ e Cl⁻ nas plantas com os três porta-enxertos, porém o teor de Na⁺ foliar e de Cl⁻ radicular foi menor nas mudas com SO₄, indicando o efeito do porta-enxerto no controle da acumulação de íons salinos tóxicos em órgão importantes para o crescimento, como raízes e folhas. Porém, no caso das mudas com SO₄ a restrição de crescimento radicular das mudas não foi associada ao excesso de Na⁺ foliar e/ou Cl⁻ radicular. Sob salinidade o excesso de Na⁺ na planta ocorreu associado a reduções no teor de K⁺ nas três combinações, principalmente em raízes. Esse antagonismo K⁺/Na⁺ radicular foi maior nas mudas com o IAC 572 sob sal moderado (40 mM), indicando menor seletividade K⁺/Na⁺ na absorção para esse nível de sal desse genótipo.

Com relação as trocas gasosas, os resultados mostram que as plantas apresentam maior P_N no período da manhã, associada a maior E e g_s, com forte restrição da assimilação de CO₂ sob salinidade ao longo do dia. A salinidade afetou os parâmetros de atividade fotoquímica (qP, NPQ e ETR) e modulou o conteúdo de Rubisco, indicando restrições da fotossíntese por processos não estomáticos. Nas mudas com IAC 313 e 572 ocorreu aumento da Rubisco, enquanto nas mudas com SO₄ ocorreu redução sob salinidade, indicando efeito do porta-enxerto na modulação dessa proteína. Porém, as mudanças no teor da Rubisco influenciado por ambos salinidade/porta-enxerto aparentemente não foi relacionado com a fixação de CO₂.

A modulação oxidativa também foi influenciada pelo porta-enxerto, as mudas sobre o SO₄ apresentaram menor danos oxidativo (TBARS) associado a maior acúmulo de GSH e ASC sob salinidade, indicando maior proteção não enzimática. Por fim, o estudo mostra que a restrição de crescimento foi associada a forte acumulação de Na⁺ e Cl⁻ e antagonismo K⁺/Na⁺ em plantas de videira sob salinidade. Dentre os porta-enxertos avaliados, o SO₄ apresentou maior restrição do fluxo de Na⁺ para folhas, associado a menor danos oxidativo sob salinidade elevada. Em adição, o estudo revela ainda importantes componentes estomáticos (E e g_s) e não estomáticos, parâmetros fotoquímicos (qP, NPQ e ETR) e bioquímicos (Rubisco), envolvidos na limitação fotossintética da videira sob salinidade.

REFERÊNCIAS

AMORIM, T.L **Mecanismos fisiológicos de resistência a salinidade conferidos pelo porta-enxerto em mudas enxertadas de videira**. Dissertação (Mestrado em produção vegetal) - Universidade Federal Rural de Pernambuco, Pernambuco, p. 82, 2018.

ASSAHA, D. V. M., UEDA, A., SANEOKA, H., AL-YAHYAI, R., & YAISH, M. W. The role of Na⁺ and K⁺ transporters in salt stress adaptation in glycophytes. **Frontiers in Physiology**, v.8, n. 509, 2017.

BAATH, Gurjinder S. et al. Influência da salinidade da água de irrigação em vários estádios de crescimento de *Capsicum annuum*. **Gestão da água agrícola** , v. 179, p. 246-253, 2017.

BAKER, BJ et al. Sensores fluorescentes geneticamente codificados de potencial de membrana. **Biologia das células cerebrais**, v. 36, n. 1, pág. 53-67, 2008.

BALAL, RASHAD M. Estudos comparativos das modificações físico-bioquímicas, enzimáticas e iônicas em porta-enxertos cítricos tolerantes e sensíveis ao sal sob estresse por NaCl. **Journal of the American Society for Horticultural Science** , v. 137, n. 2, pág. 86-95, 2012.

BASSIL E BLUMWALD, 2014E. Bassil , E. Blumwald. Os prós e contras da homeostase de íons intracelulares: cátion do tipo NHX/transportadores de H⁺. **Planta Biol.**, v. 22 , pp. 1-6 ,2014.

BRADFORD, M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein using the principle of protein dye binding. *Analytical Biochemistry*, v. 72, p. 248–254, 1976.

BRINI, Faiçal; MASMOUDI, Khaled. Transportadores de íons e tolerância ao estresse abiótico em plantas. **Avisos de Pesquisa Acadêmica Internacional** , v. 2012, 2012.

CHAVES, M.M., FLEXAS, J., PINHEIRO, C. Photosynthesis under drought and salt stress: Regulation mechanisms from whole plant to cell. **Journal: Annals of Botany**, v.103, n.4, p. 55--560, 2009.

CHAVES, M.M., FLEXAS, J., PINHEIRO, C. Photosynthesis under drought and salt stress: Regulation mechanisms from whole plant to cell. **Journal: Annals of Botany**, v.103, n.4, p. 55--560, 2009.

CLARK AJ, LANDOLT W, BUCHER JB, STRASSER RJ. Beech (*Fagus sylvatica*) response to ozone exposure assessed with a chlorophyll a fluorescence performance index. *Environ Pollut* 109:501–507, 2000.

CRAMER, G.R., ERGUL, A., GRIMPLET, J., TILLET, R.L., TATTERSALL, E.A., BOHLMAN, M.C., VINCENT, D., SONDEREGGER, J., EVANS, J., OSBORNE, C., QUILICI, D., SCHLAUCH, K.A., SCHOOLEY, D.A., CUSHMAN, J.C. Water and salinity

stress in grapevines: early and late changes in transcript and metabolite profiles. *Funct. Integr. Genomics*, v.7p.111–134, 2007.

DEMMIG-ADAMS, B.; GARAB, G.; ADAMS III, W. W.; Govindjee. Nonphotochemical quenching and energy dissipation in plants, algae and cyanobacteria, *Advances in Photosynthesis and Respiration*. Dordrecht: Springer Science+Business Media, 649p, 2014.

DIAO, Ming et al. O selênio promove o crescimento e a fotossíntese de mudas de tomateiro sob estresse salino, melhorando o sistema de defesa antioxidante dos cloroplastos. **Journal of Plant Growth Regulation**, v. 33, n. 3, pág. 671-682, 2014.

FERREIRA, J.F.S; XUAN, L; DONALD L. SUAREZ, D.L. Fruit yield and survival of five commercial strawberry cultivars under field cultivation and salinity stress. **Scientia Horticulturae** 243, 401–410, 2019.

FILHO, W. DOS S.; FIGUEIREDO, L. C. DE; GHEYI, H. R.; FERNANDES, P. D. Growth and physiology of citrus rootstocks under salt stress. *Bioscience Journal*, v.34, p.907-916, 2018.

FOLHA, R, E.O. Proteômica de cloroplastos de pinhão-manso (*Jatropha curcas* L.) associada ao estresse por déficit hídrico e salinidade. **Trabalho de Dissertação**, p.118, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 2013.

FOYER, C.H. Reactive oxygen species, oxidative signaling and the regulation of photosynthesis. **Environmental and Experimental Botany**, 154, 134–142, 2018.

FUSARO, L; MEREU, M.; BRUNETTIC, C, MARTINA DI FERDINANDO, M.; FERRINI, F; MANES, F; SALVATORI, E; MARZUOLI, R; GIACOMO, G; TATTINI, M. Photosynthetic performance and biochemical adjustments in two co-occurring Mediterranean evergreens, *Quercus ilex* and *Arbutus unedo*, differing in salt-exclusion ability. *Functional Plant Biology*, 41, 391–400, 2014.

GRIFFITH, Owen W. Determinação de glutatona e dissulfeto de glutatona usando glutatona redutase e 2-vinilpiridina. **Bioquímica Analítica**, v. 106, n. 1, pág. 207-212, 1980.

HASANUZZAMAN, M., BHUYAN, M.H.M.B., ANEE, T.I., PARVIN, K., NAHAR, K., MAHMUD, J.A., FUJITA, M. Regulation of Ascorbate-Glutathione Pathway in Mitigating Oxidative Damage in Plants under Abiotic Stress. **Antioxidants**, 8, 384; 2019.

HEATH, Robert L.; PACKER, Lester. Fotoperoxidação em cloroplastos isolados: I. Cinética e estequiometria da peroxidação de ácidos graxos. **Arquivos de bioquímica e biofísica**, v. 125, n. 1, pág. 189-198, 1968.

ISAYENKOV, Stanislav V.; MAATHUIS, Frans JM. Estresse de salinidade da planta: muitas perguntas sem resposta permanecem. **Frontiers in plant science** , v. 10, p. 80, 2019.

JOGAIAH, S. et al. Variações bioquimicamente induzidas durante alguns estádios fenológicos em videiras Thompson Seedless enxertadas em diferentes porta-enxertos. **Revista Sul-Africana de Enologia e Viticultura** , v. 34, n. 1, pág. 36-45, 2013.

KAMPFENKEL, Karlheinz; VAN MONTAGU, Marc; INZÉ, Dirk. Efeitos do excesso de ferro em plantas de *Nicotiana plumbaginifolia* (implicações no estresse oxidativo). **Plant Physiology** , v. 107, n. 3, pág. 725-735, 1995.

KHOSHBAKHT, D.; RAMIN, A. A.; BANINASAB, B. Effects of sodiumchloride stress on gas exchange, chlorophyll content and nutrient concentrations of nine citrus rootstocks. *Photosynthetica*, v.53, p.241-249, 2015.

KONGSRI, S., BOONPRAKOB, U., BYRNE, D. Assessment of morphological and physiological responses of peach rootstocks under drought and aluminum stress. **Acta horticulturae**, v.1059, p. 29-236, 2013.

LACERDA, Aiara Abrantes de et al. milho sob doses de crescimento e salinidade da água de irrigação. **Trabalho de dissertação**, p.1-39. Paraíba, 2016.

LAEMMLI U. K. Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T₂. *Nature* 223,249- 256,1970.

LIANG, W., MA, X., WAN, P., & LIU, L. Plant salt-tolerance mechanism: A review. **Journal: Biochemical and Biophysical Research Communications**, v.495 n.1, p.286–291, 2018.

M. R. ANOWER; M. D. PEEL; I. W. MOTT; Y. WU. Physiological processes associated with salinity tolerance in an alfalfa half-sib Family. *Journal of Agronomy and Crop Science*, p. 1-13, 2017

MAAS, Eugênio V.; HOFFMAN, Glenn J. Tolerância ao sal da colheita – avaliação atual. **Revista da Divisão de Irrigação e Drenagem** , v. 103, n. 2, pág. 115-134, 1977.

MANAA, A. et al. A aplicação simultânea de ácido salicílico e cálcio melhora a tolerância ao sal em duas cultivares contrastantes de tomate (*Solanum lycopersicum*). **South African Journal of Botany** , v. 95, p. 32-39, 2014.

MOUGET, J.; TREMBLIN, G. Suitability of the fluorescence monitoring system (FMS, Hansatech) for measurement of photosynthetic characteristics in algae. **Aquatic Botany**, v.74, p.219-231, 2002.

MUNNS, Rana. Caminhos para aumentar a tolerância ao sal das culturas e o papel das características de seleção com base fisiológica. In: Progresso em nutrição de plantas: palestras plenárias do XIV colóquio internacional de nutrição de plantas. **Springer, Dordrecht**, 2002. p. 93-105.

MUNNS, Rana; TESTADOR, Marcos. Mecanismos de tolerância à salinidade. **Anu. Rev. Plant Biol.** , v. 59, pág. 651-681, 2008.

NETTO, A. T.; CAMPOSTRINI, E.; OLIVEIRA, G. J. *et al* Photosynthetic pigments, nitrogen, chlorophyll a fluorescence and SPAD-502 readings in coffee leaves. **Scientia Horticulturae**, Amsterdam, v. 104, n. 02, p. 199-209, 2005.

NOSHI, M.; YAMADA, H.; HATANAKA, R.; TANABE, N.; TAMOI, M.; SHIGEOKA, S. Arabidopsis dehydroascorbate reductase 1 and 2 modulate redox states of ascorbate-glutathione cycle in the cytosol in response to photooxidative stress. **Biosci. Biotechnol. Biochem**, 81, 523–533, 2017.

PENELLA, C., LANDI, M., GUIDI, L., NEBAUER, S.G., PELLEGRINI, E., BAUTISTA, A.S., REMORINI, D., NALI, C., LÓPEZ-GALARZA, S., CALATAYUD, A. Salt-tolerant rootstock increases yield of pepper under salinity through maintenance of photosynthetic performance and sinks strength. *J. Plant Physiol.* 193, 1 11, 2016.

ROJAS SOLÍS, Daniel et al. Efeito do estrés salino sobre os componentes lipídicos da membrana em rizobactérias e sua interação com plantas de *Solanum Lycopersicum* L. 2020.

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

TESTER, M.; DAVENPORT, R. Tolerância ao Na⁺ e transporte de Na⁺ em plantas superiores. **Annals of Botany**, v. 91, n. 5, pág. 503-527, 2003.

UPADHYAY, A., GAONKAR, T., UPADHYAY, A. K., JOGAIAH, S., SHINDE, M. P., KADDOO, N. Y., & GUPTA, V. S. Global transcriptome analysis of grapevine (*Vitis vinifera* L.) leaves under salt stress reveals differential response at early and late stages of stress in table grape cv. Thompson Seedless. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 129, p.168–179, 2018.

VÉRY, A.-A., AND SENTENAC, H. Molecular mechanisms and regulation of K⁺ transport in higher plants. *Ann. Rev. Plant Biol.*, v.54, p.575–603, p. 2003.

WALKER RR, BLACKMORE DH, CLINGELEFFER PR. Impact of rootstock on yield and ion concentrations in petioles, juice and wine of Shiraz and Chardonnay in different viticultural environments with different irrigation water salinity. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, v.16, p.243–258, 2010.

YAN S.P, ZHANG Q.Y, TANG Z.C, SU W.A; SUN W.N Comparative proteomic analysis provides new insights into chilling stress responses in rice. *Mol Cell Proteomics* 5:484-96, 2006.

ZECHMANN, B. Diurnal changes of subcellular glutathione content in *Arabidopsis thaliana*. *Biol. Plant.* 61, 791–796, 2017.

ZRIG, A. Efeito do porta-enxerto na tolerância à salinidade da amêndoa doce (cv. Mazzetto). *South African Journal of Botany*, v. 102, p. 50-59, 2016.

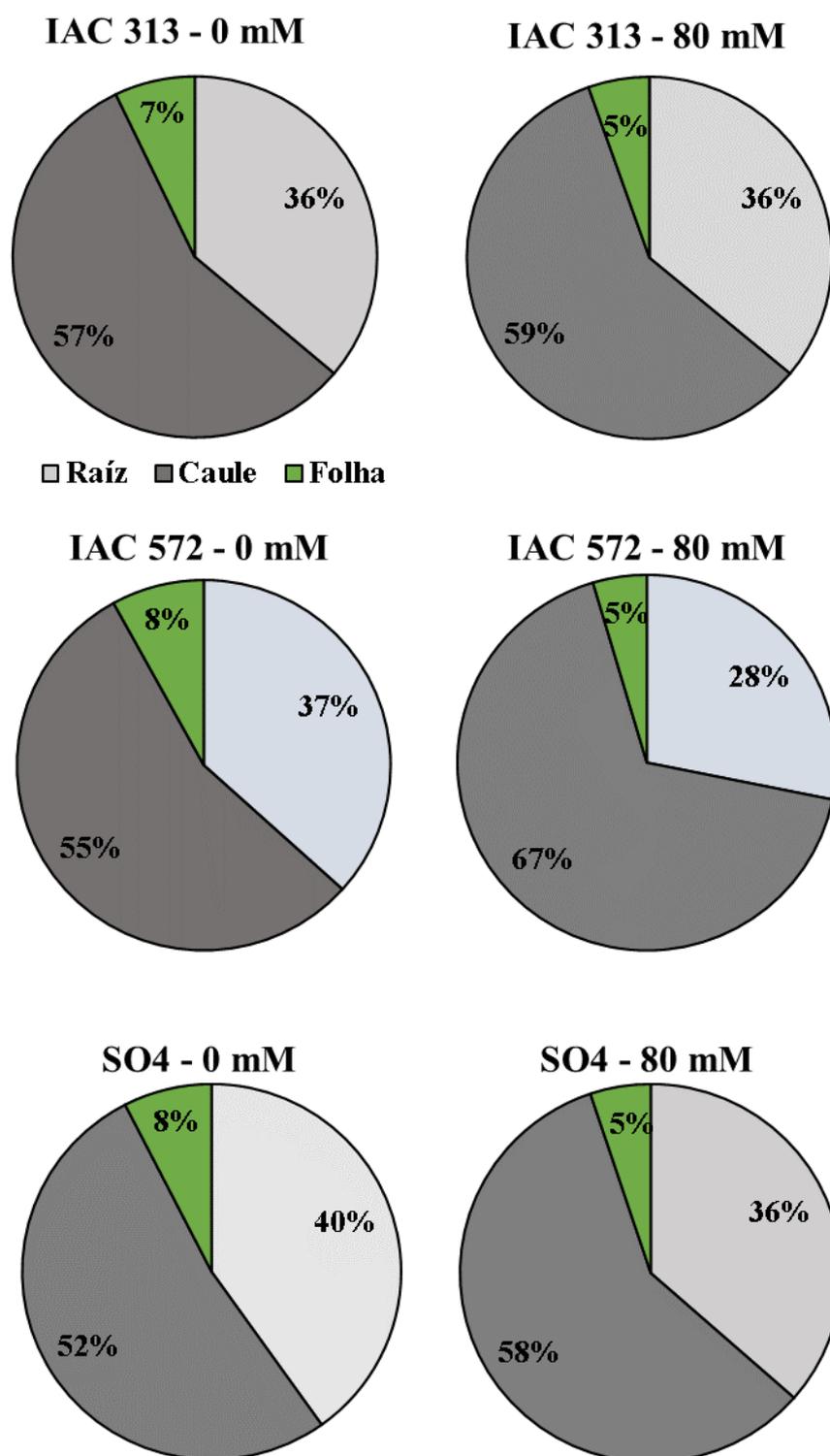


Figura suplementar 1. Alocação relativa (%) de massa seca (MS) dos órgãos raízes, caules e folhas de plantas de mudas de videira da variedade Nubia enxertada sobre os porta-enxertos IAC 313, IAC 573 e SO4 submetidas a concentrações crescente de NaCl (0 – Controle ou 80 mM), durante 30 dias em condições de casa de vegetação.