

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PELOTAS
Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal



Tese

**Aspectos fisiológicos e bioquímicos de genótipos de aveia
branca em resposta à salinidade**

Fabiana Carrett Timm

Pelotas/RS, 2012

Fabiana Carrett Timm

**Aspectos fisiológicos e bioquímicos de genótipos de aveia
branca em resposta à salinidade**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal da Universidade Federal de Pelotas, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Fisiologia Vegetal.

Orientador: Prof. Dr. Dario Munt de Moraes

Co-orientador (a): Dr^a. Juliana de Magalhães Bandeira

Pelotas/RS, 2012

Dados de catalogação na fonte:
(Marlene Cravo Castillo – CRB-10/744)

T584a Timm, Fabiana Carrett

Aspectos fisiológicos e bioquímicos de genótipos de aveia branca em resposta à salinidade/ Fabiana Carret Timm; orientador Dario Munt de Moraes; co-orientador Juliana de Magalhães Bandeira.- Pelotas, 2012.-85f. : il.. - Tese (Doutorado) – Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal. Instituto de Biologia. Universidade Federal de Pelotas. Pelotas, 2012.

1. *Avena sativa* L. 2. NaCl 3. Estresse oxidativo
4. Semente I. Moraes, Dario Munt de (orientador) II. Título.

Banca Examinadora:

Dr^a. Juliana de Magalhães Bandeira

Dr^a. Cristina Ferreira Larré

Dr. Daniel Fernandez Franco

Prof. Dr. Luciano do Amarante

Dr^a. Patrícia Marini Madruga

**À Deus e a minha família,
DEDICO E OFEREÇO.**

AGRADECIMENTOS

A Jesus Cristo meu Senhor e salvador;

À minha família, especialmente, a minha mãe Guacira e meu irmão Roger pelo apoio, compreensão e incentivo durante esta caminhada;

A Universidade Federal de Pelotas e ao Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal pela oportunidade da realização do curso;

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e ao Coordenador do Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal;

Ao meu orientador Dr. Dario Munt de Moraes pela dedicação e incentivo na realização deste trabalho e a minha co-orientadora Dr^a. Juliana de Magalhães Bandeira pela valiosa contribuição e sugestões na realização deste trabalho;

Aos membros da banca examinadora pelas contribuições e ensinamentos;

À pesquisadora Maraísa Crestani e aos bolsistas do Programa de Pós-Graduação em Fitomelhoramento pela separação e concessão do material vegetal para realização do experimento;

À bolsista de graduação Mariana Larrondo Bicca pela agilidade durante a realização do experimento;

Ao Professor Dr. Willian Silva Barros pela colaboração e sugestões na execução deste trabalho;

Ao inesquecível Professor PhD Nei Fernandes Lopes pela amizade e ensinamentos;

Ao amigo e pesquisador Sidnei Deuner pela contribuição e dicas na elaboração deste trabalho;

Ao pesquisador Geri Eduardo Meneghello pelas sugestões na realização deste trabalho;

As amigas Juliana de Souza Dode, Luisa Meirelles pela amizade, carinho e conselhos em momentos de tribulação;

As minhas amigas e colegas Maria da Graça de Souza Lima e Cristina Rodrigues Mendes pelo carinho e valiosa contribuição dada na realização deste trabalho;

Aos funcionários do Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal Luisa, Rudinei, Suzi, Ari, Honório e Serginho pela descontração em momentos difíceis e pelo incentivo e amizade durante a realização do curso;

Aos professores do Programa de Fisiologia Vegetal pelos ensinamentos durante o curso de Mestrado e Doutorado;

Aos demais colegas do curso pela amizade, troca de informações e agradáveis momentos de descontração;

Aos meus companheirinhos caninos “Puff” e “Lilica” pela companhia, alegria e carinho.

“Tenho-vos dito isso, para que em mim tenhais paz; no mundo tereis aflições, mas tende bom ânimo; eu venci o mundo.” Jo 16;33.

RESUMO GERAL

TIMM, Fabiana Carrett. **Aspectos fisiológicos e bioquímicos de genótipos de aveia branca em resposta à salinidade**. 2012. 85 f. Tese (Doutorado) - Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal. Universidade Federal de Pelotas, Pelotas/RS.

A salinidade afeta negativamente a produtividade das culturas devido ao efeito osmótico e tóxico causado pelo excesso de íons Na^+ e Cl^- no solo. Os mecanismos utilizados por espécies tolerantes incluem controle na absorção de Na^+ ; compartimentalização e translocação de Na^+ e Cl^- pelos transportadores de membrana; produção de osmólitos protetores; aumento na atividade de enzimas antioxidantes e sinalização celular. Assim sendo, o objetivo foi avaliar a germinação das sementes e o crescimento inicial de nove genótipos de aveia branca, identificar genótipos contrastantes para o caráter tolerância à salinidade. Para isso, foram feitas análises fisiológicas dos genótipos de aveia branca submetidos a diferentes concentrações salinas (0,0; 25; 50; 75 e 100 mM de NaCl). As variáveis analisadas foram: porcentagem de germinação, primeira contagem de germinação, índice de velocidade de germinação, comprimento de parte aérea e raiz, massa seca da parte aérea e raízes das plântulas. Com base nestes resultados, foram selecionados genótipos contrastantes nos quais foi determinada a atividade de enzimas antioxidantes e o teor de pigmentos fotossintéticos. A germinação das sementes foi menos afetada que o crescimento das plântulas com o aumento das concentrações de NaCl, sendo que o comprimento de raiz foi mais prejudicado. O comprimento da raiz e parte aérea foram às variáveis que melhor discriminaram os genótipos contrastantes, possibilitando a identificação de um genótipo tolerante (URS 22) e um sensível (UPF 16), comprovado pela atividade das enzimas antioxidantes. Os teores de clorofila e carotenoides reduziram de acordo com o aumento da concentração salina em ambos os genótipos, sendo menores no genótipo UPF 16. Com base nas análises de crescimento inicial foi possível discriminar um genótipo sensível (UPF 16) e um tolerante (URS 22), os quais apresentaram maior e menor atividade das enzimas antioxidantes bem como, menor e maior conteúdo de pigmentos, respectivamente.

Palavras chave: *Avena sativa* L., NaCl, estresse oxidativo, semente.

GENERAL ABSTRACT

TIMM, Fabiana Carrett. **Physiological and biochemical aspects of white oat genotypes in response to salinity**. 2012. 85 f. Tese (Doutorado) - Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal. Universidade Federal de Pelotas, Pelotas/RS.

The salinity negatively affects crop productivity due to osmotic and toxic effect caused by excess Na^+ and Cl^- in the soil. The mechanisms used by tolerant species include the control of Na^+ uptake, compartmentalization and translocation of Na^+ and Cl^- by membrane transporters; production of protective osmolytes, increased activity of antioxidant enzymes and cell signaling. Thus, the objective was to evaluate seed germination and early growth of nine white oat genotypes, in order to identify contrasting genotypes for salt tolerance character. For this analysis was performed on the physiological white oat genotypes under different salt concentrations (0; 25; 50; 75 and 100 mM NaCl). The variables analyzed were: germination, first counting germination, index of germination speed, shoot and root length, shoots and roots dry mass of shoots and roots seedling. Based on these results were selected contrasting genotypes in which it was determined the activity of antioxidant enzymes and content of photosynthetic pigments. Seed germination was less affected than the growth of seedlings with increasing concentrations of NaCl, and the root length was most affected. The length of roots and shoots were the variables that best discriminated contrasting genotypes, enabling the identification of a tolerant genotype (URS 22) and sensitive (UPF 16), evidenced by the activity of antioxidant enzymes. The levels of chlorophyll and carotenoid were reduced in accordance with the increase in salt concentration in both genotypes, and lower in genotype UPF 16. Based on the analysis of initial growth was possible to discriminate a sensitive genotype (UPF 16) and a tolerant (URS 22), which showed higher and lower activity of antioxidant enzymes as well as lower and higher pigment contents, respectively.

Keywords: *Avena sativa* L., NaCl, oxidative stress, seed.

LISTA DE FIGURAS

Capítulo 1 - Mecanismos de tolerância das plantas à salinidade

Figura 1 - Modelo proposto de plantas tolerantes ao estresse em nível celular. A detecção de estresse iônico induz a elevação transitória da $[Ca^{+2}]_{cit}$ e pH. A elevação da $[Ca^{+2}]_{cit}$ é atribuída ao influxo de Ca^{+2} a partir da parede celular, bem como do vacúolo, RE e mitocôndria. O aumento do pH citosólico parece estar ligado com decréscimo do pH vacuolar. A elevação da $[Ca^{+2}]_{cit}$ e incremento do pH atuam independentemente ou em conjunto, induzindo a rota SOS para homeostase iônica, através da inibição da entrada de Na^+ , aumentando a absorção do K^+ para dentro da célula, e fixação do Na^+ citosólico, no apoplasto ou vacúolo. Organelas celulares, como núcleo, mitocôndrias, RE, etc, também podem ter sua própria elevação de Ca^{+2} e subsequente cascata de sinalização para respostas posteriores. Estresse osmótico, em contraste com a toxicidade iônica, pode diminuir ou aumentar o nível da $[Ca^{+2}]_{cit}$, o que pode estar relacionado com a produção de EROs, as quais ativam a rota da proteína cinase ativada por mitógeno (MAPK- *Mitogen-Activated Protein Kinase*) para a homeostase osmótica e respostas de desintoxicação (KADER; LINDBERG, 2010)36

Capítulo 2 - Aspectos fisiológicos e bioquímicos de genótipos de aveia branca em resposta a salinidade.

Figura 1 - Plântulas de dois genótipos de aveia branca UPF 16 (a) e URS 22 (b) crescidas em diferentes concentrações de cloreto de sódio (0,0; 25; 50; 75 e 100 mM de NaCl), após dez dias. Pelotas/RS, 2012. Foto: Fabiana Timm49

Figura 2 - Atividade das enzimas SOD (A), APX (B) e CAT (C) na parte aérea de dois genótipos de aveia (URS 22 e UPF 16) aos 5 e aos 10 DAS sob diferentes concentrações de cloreto de sódio (0,0; 25; 50; 75 e 100 mM de NaCl). As barras representam o desvio padrão da média. ns* equação de regressão polinomial não significativa.....53

Figura 3 - Teor de clorofila a (A), b (B), total (C) e de carotenoides (D) em plântulas de dois genótipos de aveia branca (UPF 16 e URS 22) crescidas aos 10 DAS na presença de diferentes concentrações de cloreto de sódio (0,0; 25; 50; 75 e 100 mM de NaCl). As barras representam o desvio padrão da média. ns* equação de regressão polinomial não significativa.....55

LISTA DE TABELAS

Capítulo 2 - Aspectos fisiológicos e bioquímicos de genótipos de aveia branca em resposta a salinidade.

Tabela 1 - Porcentagem de germinação de sementes de nove genótipos de aveia branca expostas às concentrações de 0,0; 25; 50; 75 e 100 mM de NaCl.44

Tabela 2 - Primeira contagem de germinação (PCG%) de sementes de nove genótipos de aveia branca expostas as concentrações de 0,0; 25; 50; 75 e 100 mM de NaCl.45

Tabela 3 - Índice de velocidade de germinação (IVG) de sementes de nove genótipos de aveia branca expostas às concentrações de 0,0; 25; 50; 75 e 100 mM de NaCl.46

Tabela 4 - Comprimento da parte aérea (mm plântula⁻¹) de plântulas de nove genótipos de aveia branca expostas às concentrações de 0,0; 25; 50; 75 e 100 mM de NaCl.47

Tabela 5 - Comprimento de raiz principal (mm plântula⁻¹) de plântulas de nove genótipos de aveia branca expostas às concentrações de 0,0; 25; 50; 75 e 100 mM de NaCl.48

Tabela 6 - Massa seca da parte aérea (mg plântula) de plântulas de nove genótipos de aveia branca expostas às concentrações de 0,0; 25; 50; 75 e 100 mM de NaCl.48

Tabela 7 - Massa seca da raiz (mg plântula) de plântulas de nove genótipos de aveia branca expostas às concentrações de 0,0; 25; 50; 75 e 100 mM de NaCl.....48

Tabela 8 - Coeficientes de correlação de Pearson entre as variáveis Primeira contagem de germinação (PCG), Teste de germinação (TG), Comprimento de raiz (CRP), Comprimento de parte aérea (CPA), Massa seca de raiz (MSR), Massa seca da parte aérea (MSPA), crescidas na presença de diferentes concentrações de cloreto de sódio 0,0; 25; 50; 75 e 100 mM.51

SUMÁRIO

Introdução Geral	15
Capítulo 1 - Mecanismos de tolerância das plantas à salinidade	20
1. Introdução	21
1.1 Salinidade: características, ocorrência e classificação das plantas	21
1.2 Absorção de Na ⁺ e Cl ⁻ pelas raízes	24
1.3 Principais efeitos fisiológicos e bioquímicos do estresse salino nos vegetais	25
1.4 Mecanismo de tolerância das plantas à salinidade	27
1.4.1 Função dos canais e transportadores no influxo de Na ⁺ e Cl ⁻	27
1.4.2 Efluxo de Na ⁺	30
1.4.3 Compartimentalização de Na ⁺ e Cl ⁻	30
1.4.4 Transporte de Na ⁺ a longa distância	32
1.4.5 Sistemas de defesa antioxidantes	33
2. Considerações Finais	36
3. Conclusão	37
Capítulo 2 - Aspectos fisiológicos e bioquímicos de genótipos de aveia branca em resposta ao estresse salino	38
1. Introdução	39
2. Material e Métodos	40
3. Resultados e Discussão	43
4. Considerações Finais	56
5. Conclusões	57
Referências	58
Apêndices	83

APÊNDICES

Apêndice A - Resumo da análise de variância, médias e coeficiente de variação (CV) para as variáveis teste de germinação (TG), primeira contagem de germinação (PCG), índice de velocidade (IVG), comprimento de parte aérea (CPA), comprimento de raiz principal (CR), massa seca da parte aérea (MSPA) e massa seca de raiz (MSR) de nove genótipos de aveia branca sob diferentes concentrações de cloreto de sódio (0,0; 25; 50; 75 e 100 mM de NaCl).....83

Apêndice B - Resumo da análise de variância, médias e coeficiente de variação (CV) para as variáveis superóxido dismutase (SOD), ascorbato peroxidase (APX), catalase (CAT) da parte aérea de plântulas de dois genótipos de aveia branca (UPF 16 e URS 22) aos 5 e 10 DAS sob diferentes concentrações de cloreto de sódio (0,0; 25; 50; 75 e 100 mM de NaCl)84

Apêndice C - Resumo da análise de variância, médias e coeficiente de variação (CV) para as variáveis clorofila a (Cl a), clorofila b (Cl b), clorofila total (Cl total) e carotenoides de folhas de plântulas de dois genótipos de aveia branca (UPF 16 e URS 22) aos 10 DAS sob diferentes concentrações de cloreto de sódio (0,0; 25; 50; 75 e 100 mM de NaCl)85

INTRODUÇÃO GERAL

A salinidade é um dos estresses abióticos que mais afeta a produtividade e limita a distribuição das plantas mundialmente (YILDIRIM et al., 2009, QIN et al., 2010), visto que mais de 800 milhões de hectares de terras em todo mundo (6% da área total da terra cultivada) estão comprometidas pela salinização (ZHANG et al., 2010). Sendo mais relevante em regiões semiáridas com baixa pluviosidade e alta demanda evaporativa, o que contribui para aumentar a salinização do solo (VIÉGAS et al., 2001). Nestas regiões, o problema de salinização é exacerbado através da utilização de água de baixa qualidade associada com técnicas inadequadas de manejo do solo (FERREIRA-SILVA et al., 2009). Desta forma, o estresse salino torna-se um dos riscos ambientais mais prejudiciais para a produtividade das culturas (ASHRAF; ALI, 2008).

Os sais solúveis que contribuem efetivamente para salinizar o solo consistem, normalmente, das várias proporções de cátions de sódio (Na^+), cálcio (Ca^{2+}), magnésio (Mg^+) e dos ânions cloreto (Cl^-), sulfato (SO_4^{--}), bicarbonato (HCO_3^-) e, às vezes, carbonato (CO_3^{--}) (TOPPA; BRAMBILLA, 2011).

O sódio é facilmente absorvido pelas raízes das plantas superiores e transportado para outros órgãos da planta, causando estresse osmótico, danos tóxicos e desequilíbrio nutricional (CHA-UM et al., 2007; SIRINGAM et al., 2009).

Quando os íons Na^+ e Cl^- atingem altas concentrações nas folhas, causam prejuízos nas fases bioquímicas e fotoquímicas da fotossíntese (MUNNS; TESTER, 2008), reduzindo este processo devido ao fechamento estomático, o qual diminui a concentração de CO_2 intracelular. Contudo, existe forte evidência que a fotossíntese também é diminuída devido a fatores não estomáticos, porque o sal afeta a atividade de enzimas fotossintéticas, o teor de clorofilas e carotenoides (STEPIEN; KLOBUS, 2006). O teor de clorofila pode ser reduzido tanto pela diminuição da síntese ou pela aceleração da degradação deste pigmento (REDDY; VORA, 1986).

Na fase de germinação, o aumento da quantidade de sais presentes no solo ou no substrato faz com que ocorra uma hipermolaridade, restringindo a absorção

de água através do tegumento das sementes (BRAY et al., 2000; MUNNS; TESTER, 2008). O aumento da entrada de íons Na^+ e Cl^- em quantidade tóxica no protoplasma das sementes acarreta na diminuição da eficiência seletiva das membranas celulares (KAWANO, et al., 2009; LODHI et al., 2009), pois o íon Na^+ substitui o Ca^{2+} nos canais de cálcio das membranas celulares, prejudicando a permeabilidade das mesmas (RENGEL, 1992). Os íons Ca^{2+} são essenciais na manutenção da integridade das membranas plasmáticas, além de contribuírem para a diminuição do extravazamento de K^+ , que é responsável pela síntese de proteínas, amido e ativação de muitas enzimas nos processos metabólicos (CATALAN et al., 1994; FRANCO et al., 1999).

Estas alterações fazem com que ocorram distúrbios no metabolismo essencial da planta como na fotossíntese, na respiração e a na atividade enzimática (MUNNS, 2002), diminuindo a energia para os processos de divisão celular e crescimento do eixo embrionário (NAWAZ et al., 2010). Em consequência disso, há formação de plântulas com crescimento reduzido, caracterizado pela diminuição no comprimento e acúmulo de massa seca (SILVA et al., 2007).

As plantas variam enormemente quanto a capacidade de tolerar a salinidade (BISCHOFF; WARNER, 1999), sendo divididas em dois grupos amplos e distintos (halófitas e glicófitas), baseado na resposta às altas concentrações de sais. As halófitas são nativas de solos salinos e completam seu ciclo de vida naqueles ambientes. As glicófitas não possuem tolerância ao sal no mesmo grau que as halófitas e, geralmente, existe um limiar de concentração de sal acima do qual essas espécies começam a mostrar sinais de inibição do crescimento, descoloração foliar e redução no acúmulo da massa seca (TAIZ; ZEIGER, 2009). Apesar disso, algumas culturas pertencentes a este grupo, podem produzir rendimentos em níveis elevados de salinidade no solo. Essa capacidade de adaptação é muito útil, permitindo a seleção de genótipos mais tolerantes e capazes de produzir rendimento, economicamente viável, nos casos em que não se consegue manter a salinidade do solo em níveis baixos (TESTER; DAVENPORT, 2003).

Quanto à resistência a salinidade as plantas cultivadas podem ser classificadas em tolerantes, moderadamente tolerantes, moderadamente sensíveis e sensíveis. As tolerantes suportam condutividade elétrica (CE) de 8 a 12 mS cm^{-1} (correspondente a 80 e 120 mM), e incluem o centeio (*Secale cereale* L.), capim bermuda (*Cynodum dactylum* L.), algodão (*Gossypium hirsutum* L.), tamareira

(*Phoenix dactylifera* L.) e beterraba (*Beta vulgaris* L.). As moderadamente tolerantes suportam CE de 6 a 8 mS cm⁻¹ (60 a 80 mM) e englobam espécies como centeio forrageiro (*Secale cereale* L.), aveia (*Avena* sp. L.), sorgo (*Sorghum tricolor* Moench.), soja (*Glycine max* Merrill), capim Sudão (*Sorghum sudanense* (Piper.) Stap), cornichão (*Lotus corniculatus* L.) e trigo (*Triticum aestivum* L.). As moderadamente sensíveis resistem em CE de 4 a 6 mS cm⁻¹ (40 a 60 mM), fazem parte alfafa (*Medicago sativa* L.), trevo (*Trifolium repens* L.), milho (*Zea mays* L.), batata (*Solanum tuberosum* L.), arroz (*Oriza sativa* L.) e alface (*Lactuca sativa* L.); e as sensíveis as quais sobrevivem em substratos com CE de 0 a 4 mS cm⁻¹ (0 a 40 mM), que incluem feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.), macieira (*Malus* sp), limoeiro (*Citrus limon* L.), moranguinho (*Fragaria* sp.L.), laranjeira (*Citrus aurantium* L.) e cenoura (*Daucus carota* L.) (GIANELLO et al., 1995).

Alterações no metabolismo ou em virtude do acúmulo de íons Na⁺ e Cl⁻ nos tecidos dos vegetais causam aumento na formação de espécies reativas de oxigênio (EROs), desencadeando o estresse oxidativo ou secundário nas plantas (PARIDA; DAS, 2005; PARVAIZ; SATYAWATI, 2008). As EROs são formas reduzidas do oxigênio molecular extremamente reativas, que incluem o ânion superóxido (O₂^{•-}), peróxido de hidrogênio (H₂O₂), radical hidroxílico (OH[•]) e oxigênio singleto (¹O₂), produzidas em diferentes compartimentos celulares, tais como cloroplastos, mitocôndrias, membrana plasmática, peroxissomos, entre outros (APEL; HIRT, 2004; CAMP et al., 2004). Esses compostos possuem potencial para interagir com muitos componentes celulares, causando danos significativos às membranas e outras estruturas celulares (MITTLER, 2002).

Os mecanismos de tolerância ao estresse salino incluem adequado controle na absorção do sal pelas raízes, regulação do influxo no interior das células, controle no transporte a longa distância e compartimentalização em nível celular e tecidual (BLUMWALD, 2000; FLOWER; COLMER, 2008). Esses processos são mediados por transportadores de membrana (MAATHUIS, 2007). Paralelamente à compartimentalização, ocorre a síntese de solutos compatíveis, tais como prolina, glicina-betaína, trealose entre outros, para amenizar o estresse osmótico imposto pelo acúmulo de sais no interior da planta.

A correlação entre a capacidade antioxidante e tolerância ao sal é bem conhecida. Plantas com níveis elevados de enzimas antioxidantes induzidas ou constitutivas têm sido relatadas por possuírem maior resistência ao dano oxidativo

(PARIDA; DAS, 2005). Vários estudos têm apontado que plantas tolerantes ao sal aumentam a atividade das enzimas antioxidantes: superóxido dismutase (SOD, EC 1.15.1.1), catalase (CAT, EC 1.11.1.11), ascorbato peroxidase (APX, EC 1.11.1.6), guaiacol peroxidase (GPX, EC 1.11.1.7) e glutathione redutase (GR, EC 1.6.4.2), enquanto que em espécies sensíveis ao sal a atividade dessas enzimas não se altera (SHALATA et al., 2001; DEMIRAL; TURKAN, 2005).

No entanto, para que todo o conjunto de mecanismos de defesa das plantas com maior nível de tolerância possam ser ativados pelo estresse osmótico e a toxicidade iônica, decorrente da salinidade, as plantas precisam perceber o estresse para em seguida ativar a cascata de sinalização, começando por uma elevação da concentração do cálcio citosólico ($[Ca^{2+}]_{cit}$), podendo ocorrer juntamente com alterações do pH citosólico (pH_{cit}) ou individualmente (KADER; LINDBERG, 2010).

A aveia branca (*Avena sativa* L.) é uma gramínea anual de cultivo isolado ou consorciado pertencente à família Poaceae, subfamília Poideae, tribo Aveneae (THOMAS, 1992). Apresenta múltiplas utilidades, podendo ser aproveitada tanto na alimentação humana, pelo teor de proteínas de qualidade e fibras solúveis, assim como na alimentação animal, como forragem verde, feno, silagem e ainda na composição da ração (HARTWIG, 2007).

No entanto, apesar de ser uma cultura de inverno, ela é utilizada em sucessão ao cultivo do arroz irrigado (KOPP et al., 2009), estando sujeita ao estresse salino, devido seu acúmulo no solo, uma vez que a salinidade na água de irrigação afeta as lavouras das Planícies Costeiras à Laguna dos Patos, na região sul do Rio Grande do Sul (MARCOLIN et al., 2005).

Para que o cultivo da aveia branca nestes solos afetados pela salinidade seja uma alternativa economicamente viável é necessário avaliar a resposta dos genótipos sob estas condições estressantes, visto que a utilização de genótipos tolerantes à salinidade pode vir a ser uma medida eficaz para essas áreas (PATEL; PANDEY, 2008). Além disso, é necessário compreender melhor os mecanismos fisiológicos e bioquímicos que permitem às plantas se adaptarem ao estresse salino.

Existem muitos critérios de avaliação dos níveis de tolerância ao sal nos vegetais, os quais devem ser simples e permitir a identificação da tolerância à salinidade durante a germinação das sementes ou no estágio de plântula (AKINCI et al., 2004). Sendo assim, os efeitos adversos da salinidade sobre a germinação e crescimento da plântula, assim como, algumas atividades fisiológicas de plantas

cultivadas devem ser amplamente investigados (BAYUELO-JIMENEZ et al., 2002; ZAFAR et al., 2005; HAMEED et al., 2008; KAYMAKANOVA et al., 2009).

Um dos métodos mais defendidos para se determinar o limite de tolerância das plantas aos sais é a observação da porcentagem de germinação das sementes (LARCHER, 2000), assim como, parâmetros de crescimento sob condições salinas, para estimar o potencial das sementes no campo (FARIAS et al., 2009). Diante disso, este trabalho foi dividido em dois capítulos onde primeiramente foi desenvolvida uma revisão abordando os aspectos gerais, efeitos fisiológicos e bioquímicos da salinidade nas plantas e num segundo momento, objetivou-se avaliar a germinação de sementes e o crescimento de plântulas de nove genótipos de aveia branca, identificar genótipos contrastantes para o caráter tolerância à salinidade, determinar a atividade de enzimas antioxidantes e o conteúdo de pigmentos fotossintéticos dos genótipos contrastantes.

CAPÍTULO 1

Mecanismos de tolerância das plantas à salinidade

Mechanisms of plant tolerance to salinity

RESUMO - A salinidade é um sério problema agrícola, no mundo, que afeta negativamente a produtividade das culturas devido ao efeito osmótico e tóxico causado pelo excesso de íons inorgânicos tais como Na^+ e Cl^- no solo, os quais são responsáveis por promover mudanças nos processos fisiológicos e bioquímicos dos vegetais. As plantas em geral, estão classificadas em dois grupos amplos e distintos, quanto à tolerância ao excesso de sais: halófitas e glicófitas. As primeiras possuem tolerância à salinidade e representam a minoria das espécies, enquanto que as glicófitas possuem diferentes níveis de tolerância ao estresse salino e compõem a maioria das espécies cultivadas. Nesta revisão, serão abordadas características gerais da salinidade, absorção de Na^+ e Cl^- pelas raízes, principais efeitos fisiológicos e bioquímicos provocados nas plantas e estratégias utilizadas pelas plantas em resposta ao estresse salino.

Palavras-chave: estresse salino, transportadores, glicófitas, halófitas.

ABSTRACT - The salinity is a serious agricultural problem, that negatively affects crop productivity due to the osmotic effect and toxic caused by excess inorganic ions such as Na^+ and Cl^- in the soil. These are responsible for promoting changes in physiological and biochemical processes of plants. In general, plants are classified into two broad groups and distinct tolerance to salt excess: halophytes and glycophytes. The first have salinity tolerance and represent the minority of species, while glycophytes have different levels of tolerance to salt stress and make up the majority of cultivated species. This review, will address the general characteristics of salinity, Na^+ and Cl^- uptake by roots, the main physiological and biochemical effects induced in plants and strategies used by plants in response to salt stress.

Key words: salt stress, transporters, glycophytes, halophytes.

1. INTRODUÇÃO

Entre os estresses abióticos, a salinidade é um dos mais graves problemas para produção agrícola (ZADEH; NAEINI, 2007), sendo de maior relevância em regiões áridas e semiáridas com baixa pluviosidade e alta demanda evaporativa, que contribuem fortemente para aumentar a salinização do solo (VIÉGAS et al., 2001). Nessas regiões, este fator é exacerbado através da utilização de água de baixa qualidade associada a técnicas inadequadas de manejo do solo (FERREIRA-SILVA et al., 2009). Estima-se que aproximadamente 20% das terras cultiváveis no mundo estejam afetadas pela salinidade, o que resulta numa perda de 50% da produtividade agrícola (ZHU, 2001; BARTELS; SUNKAR, 2005) de uma ampla variedade de culturas de importância econômica (SEKMEN et al., 2007), como o milho (*Zea mays* L.), a cevada (*Hordeum vulgare* L.), o arroz (*Oriza sativa* L.), as quais estão frequentemente sujeitas ao estresse salino (SAIRAM; TIAGI, 2004).

A produtividade das culturas é afetada devido ao efeito osmótico e tóxico provocados pelos íons Na^+ e Cl^- (XIONG; ZHU, 2001), acarretando modificações morfológicas e mudanças nos processos fisiológicos e bioquímicos (TESTER; DAVENPORT, 2003). As alterações advindas do excesso desses íons variam em função do genótipo, estágio de desenvolvimento da planta, intensidade e duração do estresse (WILLADINO; CAMARA, 2010; GURGEL et al., 2008).

Nesta revisão, serão abordadas as características gerais da salinidade; a absorção de Na^+ e Cl^- pelas raízes; os principais efeitos fisiológicos e bioquímicos provocados nas plantas e estratégias de tolerância em resposta ao estresse salino.

1.1 Salinidade: características, ocorrência e classificação das plantas

A salinidade induz estresse em vegetais e apresenta ampla ocorrência, constituindo um fator limitante para a distribuição e a produtividade das espécies (YILDIRIM et al., 2009; QIN et al., 2010). O estresse salino é caracterizado por promover duas características bastante peculiares: baixos potenciais osmóticos e altas concentrações de cátions, como o Na^+ ; Ca^{2+} ; Mg^{2+} e K^+ e ânions, como Cl^- , SO_4^- , HCO_3^- , CO_3^{2-} e NO_3^- (TOPPA; BRAMBILLA, 2011).

Ocorre em ambientes aquáticos, como oceanos e lagos, ou terrestres, tanto em áreas úmidas ou áridas, costeiras ou continentais, podendo ser de origem natural ou antropogênica (LARCHER, 1995). A maior parte do solo afetado pela

salinidade teve origem devido ao acúmulo de sais durante longos períodos de tempo em zonas áridas e semiáridas (SZABOLCS, 1989). A erosão de rochas é outra fonte de acúmulo de sais, pois liberam sais solúveis de vários tipos, principalmente cloretos de sódio, cálcio, magnésio e, em menor concentração, sulfatos e carbonatos (RENGASAMY, 2002), sendo o cloreto de sódio o sal mais solúvel e liberado em maior concentração. Outra causa do acúmulo salino é a deposição de sais oceânicos transportados pelo vento e pela chuva. A água da chuva contém entre 6-50 mg kg⁻¹ de cloreto de sódio, essa concentração diminui de acordo com a distância da costa, sendo que uma chuva contendo 10 mg kg⁻¹ de cloreto de sódio, deposita 10 kg ha⁻¹ de sal para cada 100 mm de precipitação por ano (MUNNS; TESTER, 2008).

O manejo inadequado da água de irrigação aliado ao uso intensivo de fertilizantes têm contribuído para o aumento de áreas agricultáveis com problemas de salinização. Esse fato é particularmente importante nas regiões áridas e semiáridas, devido à escassez da precipitação pluvial e a alta demanda evaporativa, os quais dificultam a lixiviação dos sais localizados na camada arável do solo que utilizam sistema de irrigação (CARNEIRO et al., 2002; MISRA et al., 2006).

No mundo, mais de 800 milhões de hectares encontram-se afetados por altos níveis de sais, o que corresponde a 20% do total das terras agrícolas e representa mais de 6% da área terrestre (ZHANG et al., 2010). No Brasil, estima-se que existam aproximadamente nove milhões de hectares com problemas de salinização (CARNEIRO et al., 2002), sendo a maior parte destas áreas situadas na região Nordeste, principalmente nos perímetros irrigados (HOLANDA et al., 2007).

A Região Sul do Brasil possui uma área de 6,8 milhões de hectares com solos hidromórficos (várzea), representando 20% da área total do Estado do Rio Grande do Sul (PINTO et al., 2004). Neste estado, o cultivo de arroz irrigado é a atividade agrícola de maior importância tendo em vista que, o principal sistema de irrigação desta espécie é por inundação, podendo conduzir, com o tempo, à salinização dos solos que possuem drenagem inadequada, impedindo a remoção do sal por lixiviação (MARSCHNER, 1995; TOENISSEN, 1995).

Além do mais, as lavouras da região litorânea que utilizam a água da Laguna dos Patos (MARSCHNER, 1995; TOENISSEN, 1995; SOSBAI, 2007), estão sujeitas à salinização pela entrada da água do mar quando baixa o nível da Laguna, especialmente entre os meses de janeiro e fevereiro, quando ocorre baixa

precipitação e elevada evaporação, essa é a época de maior salinização da laguna que coincide com a fase reprodutiva da cultura de arroz (SOSBAI, 2007).

De maneira geral as plantas são divididas em dois grandes grupos amplos e distintos, quanto à tolerância à salinidade: halófitas - tolerantes à salinidade; e glicófitas – mais sensíveis ao sal, apresentando diferentes níveis de tolerância ao estresse salino (KADER; LINDBERG, 2010).

As halófitas constituem apenas 1% da flora mundial (FLOWERS; COLMER, 2008), estão distribuídas em habitats costeiros e interiores salinos, enfrentam diretamente os efeitos secundários do estresse salino em todas as fases de seu ciclo de vida (ADAM, 1990; KHAN; GUL, 2002; KHAN; QAISER, 2006; UNGAR, 1991), como por exemplo, a *Atriplex vesicaria*, uma espécie comum que habita pântanos, e pode crescer e completar seu ciclo de vida em substrato com concentrações de até 700 mM de NaCl. Estas plantas conseguem viver nessas condições salinas devido à capacidade de compartimentalização dos íons Na^+ e Cl^- no vacúolo das células (TAIZ; ZEIGER, 2009) acompanhada do acúmulo de solutos orgânicos compatíveis no citoplasma, os quais mantêm o equilíbrio osmótico entre os compartimentos celulares (HASEGAWA et al., 2000). Além desses mecanismos, podem eliminar íons Na^+ e Cl^- através de estruturas morfológicas especializadas, presentes na superfície das folhas, como glândulas secretoras e pêlos vesiculares (FERNANDES et al., 2010). Os íons são transportados para essas glândulas onde o sal cristaliza na superfície foliar e eliminados pela ação da chuva (LARCHER, 2000), como ocorre com as espécies *Tamarix* sp. e *Atriplex* sp., devido a tais estratégias essas plantas também são denominadas de 'includoras' de sal (MIAN et al., 2011).

Em contraste, as glicófitas, que compreendem as espécies mais importantes economicamente, são sensíveis ao estresse salino (KADER; LINDBERG, 2010) e quando submetidas a altas concentrações de sais indicam sinais de inibição do crescimento, descoloração foliar e perda de massa seca, sendo a inibição do crescimento o sintoma mais característico (MUNNS, 2002). Pois, a maioria das espécies glicófitas toleram substratos com condutividade elétrica (CE) igual ou superior a $4,0 \text{ dS m}^{-1}$ (o que corresponde, aproximadamente, a 40 mM NaCl ou 0,27% sal) (RIBEIRO et al., 2007; MUNNS; TESTER, 2008). Essas espécies são classificadas como moderadamente sensíveis, tolerando CE entre $4 \text{ a } 6 \text{ mS cm}^{-1}$ (40 a 60 mM), como por exemplo alfafa (*Medicago sativa* L.), trevo (*Trifolium repens* L.), milho (*Zea m.* L.), batata (*Solanum tuberosum* L.), arroz (*Oriza sativa* L.) e alface

(*Lactuca sativa* L.); e sensíveis, as quais toleram CE de zero a 4 mS cm⁻¹ (0 a 40 mM), como o feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.), macieira (*Malus* sp), limoeiro (*Citrus limon* L.), morangueiro (*Fragaria* sp.L.), laranjeira (*Citrus aurantium* L.) e cenoura (*Daucus carota* L.) (GIANELLO et al., 1995).

Apesar das plantas glicófitas partilharem da maioria dos mecanismos de tolerância detectados em plantas halófitas, a regulação de tais sistemas ainda não estão bem adaptados a níveis moderados e elevados de sal, resultando assim, em maior grau de sensibilidade. As espécies menos sensíveis, restringem a translocação do sal para os tecidos da parte aérea e são, portanto, classificadas como 'excludoras' de sal (MIAN et al., 2011).

1.2 Absorção de Na⁺ e Cl⁻ pelas raízes

A absorção de solutos através das membranas celulares das raízes pode ocorrer pelo transporte passivo que ocorre contra o gradiente de potencial químico e eletroquímico ou ativo, a favor desses. A difusão de moléculas através de membranas biológicas é bastante restrita, devido à baixa permeabilidade da bicamada lipídica para moléculas polares (com excessão da água) e iônicas. Para que ocorra a absorção dessas substâncias, as membranas plasmáticas possuem proteínas transportadoras (bombas, carreadores e canais) que facilitam a passagem de íons e outras moléculas (TAIZ; ZEIGER, 2009).

O sódio é um pequeno íon e por não existirem transportadores específicos para esse cátion, ele é absorvido por competição através de carregadores de K⁺ e Ca²⁺, que se localizam na membrana celular. O Na⁺ pode também ser absorvido por meio de canais de baixa afinidade, os chamados canais não seletivos de cátions (NSCCs - *Non selective cation channels*). Já foram descritas seis famílias de genes relacionadas ao transporte de K⁺ e, dentre essas, quatro são fortes candidatas a transportadores de Na⁺: transportadores de alta afinidade por potássio (HKT - *high affinity K⁺ transporter*); transportadores com permeabilidade na absorção de K⁺ (KUP/HAK/KT - *K⁺ uptake permease*), e os canais: nucleotídeo cíclico de canal fechado (CNGCs - *cyclic nucleotide gated channels*) e canais de baixa afinidade por cátion (LCT1- *low affinity cation transporter*) (MÄSER et al., 2002).

O movimento do Cl⁻ através das membranas celulares também requer o transporte através de proteínas de membranas. O mecanismo pelo qual o cloreto passa através da membrana é determinado por critérios termodinâmicos. A principal

força motriz para o movimento ocorrer é o potencial elétrico e o gradiente de concentração através da membrana, sendo passivo quando o cloreto se move a favor do gradiente eletroquímico. Sob essas condições o transporte pode ser mediado tanto por canais como por carregadores de membrana, mecanismo conhecido como difusão facilitada. O transporte ativo ocorre quando o Cl^- se move contra o gradiente eletroquímico, o que exige energia metabólica proveniente da hidrólise do ATP pela ATPase, o qual está associado ao co-transporte de Cl^-/H^+ (WHITE; BROADLEY, 2001).

1.3 Principais efeitos fisiológicos e bioquímicos do estresse salino nos vegetais

Os efeitos da salinidade no metabolismo celular dos vegetais é consequência do estresse osmótico, resultante da elevada concentração de solutos na solução do solo, que provoca diminuição nos potenciais hídrico e osmótico, fazendo com que o solo retenha mais água disponibilizando-a em menor quantidade para planta (GHEYI, 2000); e do estresse iônico, decorrente dos elevados teores de Na^+ e Cl^- (WILLADINO; CAMARA, 2010) o que pode causar toxicidade iônica e desequilíbrio nutricional, devido a deficiência de íons como potássio, cálcio, magnésio, fósforo e nitrato (LAUCHLI; EPSTEIN, 1990).

A elevada concentração de sódio é prejudicial para as células, por competir com K^+ por sítios de ligação essenciais (TESTER; DAVENPORT, 2003) provocando alterações no metabolismo do Ca^{2+} , já que o Na^+ substitui o Ca^{2+} das membranas celulares afetando a permeabilidade das mesmas (RENGEL, 1992). É provável que nas paredes celulares ocorra este mesmo tipo de substituição (ORKUT; NIELSEN, 2000) reduzindo sua elasticidade (NEUMANN et al., 1994). Além disso, o Ca^{2+} também está envolvido no processo de transdução de sinais do local de percepção do estresse para a síntese de proteínas codificadoras de genes sinalizadores do estresse, os quais regulam o controle da homeostase celular do tecido vegetal (TURKAN; DEMIRAL, 2009).

Os efeitos do sal, na planta como um todo, incluem modificações morfológicas, mudanças nos processos fisiológicos, bioquímicos, anatômicos e ultraestruturais (TESTER; DAVENPORT, 2003). Essas mudanças geralmente resultam na redução da parte aérea (MISRA et al., 1995), enraizamento (LOPEZ; SATTI, 1996), taxa de transpiração (MASSAI et al., 2004), fotossíntese e conteúdo

de pigmentos fotossintéticos (RENAULT et al., 2001; STOEVA; KAYMAKANOVA, 2008).

A redução da fotossíntese está amplamente relatada na literatura (NETONDO et al., 2004a, 2004b; PRAXEDES et al., 2010; SILVA et al., 2011), e tem sido atribuída a limitações de origem estomática e não estomática (NETONDO et al., 2004b; MUNNS; TESTER, 2008; PRAXEDES et al., 2010). Altas concentrações de sódio, potássio ou cloreto acumulam-se nos tecidos das folhas, com consequente degradação e perda de clorofila e carotenoides. Tanto o cloreto de sódio (NaCl) como cloreto de potássio (KCl) aceleram o processo de senescência foliar e aumentam a síntese de endoproteínases responsáveis pela degradação de ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco). Outro fator responsável pela perda de clorofila e degradação da Rubisco é o rompimento da integridade das membranas. Nos cloroplastos isto acarretaria na liberação de seu conteúdo para o citosol, enquanto que no vacúolo, esse rompimento levaria a liberação de enzimas proteolíticas (KANG; TITUS, 1989; BETHKE; DREW, 1992; GARCIA et al., 1997).

A atividade fotoquímica também é afetada (SILVA et al., 2010), devido a diminuição da concentração de CO₂ e aumento na produção de radicais livres causado pelo fechamento estomático, o que causa redução na disponibilidade de NADP⁺, acceptor de elétrons do fotossistema I (FS I), neste processo, o O₂ torna-se o acceptor final de elétrons, resultando na produção de radicais livres (DIONISIO-SESE; TOBITA, 1998). Em nível ultraestrutural, foi observado desorganização e dilatação da membrana do tilacóide, bem como, o aumento do número de plastoglóbulos no estroma dos cloroplastos em plântulas de arroz crescidas na concentração de 170 mM de NaCl (MARCONDES; GARCIA, 2009).

Todos estes fatores contribuem para um estresse secundário ou estresse oxidativo, que corresponde ao aumento na formação de espécies reativas de oxigênio (EROs), como por exemplo, o peróxido de hidrogênio (H₂O₂), radicais hidroxila (OH[·]) e ânion superóxido (O₂⁻) (TUNC-OZDEMIR et al., 2009). Essas EROs são altamente citotóxicas e podem danificar o metabolismo normal causando dano oxidativo em lipídios, proteínas e ácidos nucléicos (MCKERSIE; LESHEM, 1994; PASTORI; FOYER, 2002; APEL; HIRT, 2004).

1.4 Mecanismo de tolerância das plantas à salinidade

A tolerância à salinidade é definida como a capacidade das plantas crescerem, desenvolverem-se e completarem seu ciclo de vida sobre um substrato que contém elevadas concentrações de sais solúveis (FLOWERS et al., 1977; GREENWA; MUNNS, 1980). É uma característica multigênica complexa, envolvendo muitos mecanismos fisiológicos e bioquímicos que variam entre as espécies com níveis de tolerância diferenciadas. Os principais mecanismos contribuintes para este fator incluem: controle adequado da absorção dos íons pela raiz, regulação do influxo no interior celular, controle no transporte a longa distância e compartimentalização em nível celular e tecidual (BLUMWALD, 2000; FLOWER; COLMER, 2008), processos mediados por transportadores de membrana de cátions e ânions (MAATHUIS, 2007). Além desses fatores, alguns estudos têm apontado que espécies de plantas tolerantes à salinidade incrementam a atividade de suas enzimas antioxidantes em resposta a elevadas concentrações de sal, enquanto espécies sensíveis ao sal não conseguem fazê-la (SHALATA et al., 2001; DEMIRAL; TURKAN, 2005).

No entanto, para que estes mecanismos de defesa possam ser ativados, as plantas primeiramente necessitam perceber o estresse a partir de sensores e então, ativar uma cascata de sinalização, começando pela elevação da concentração de cálcio citosólico ($[Ca^{+2}]_{cit}$) em coordenação com as mudanças no pH citosólico (pH_{cit}) sendo que esses mecanismos podem ocorrer concomitantemente ou individualmente (KADER; LINDBERG, 2010). Esse controle é realizado pelos canais e transportadores de membrana responsáveis pelo influxo e efluxo de Na^+ e Cl^- .

1.4.1 Função dos canais e transportadores no influxo de Na^+ e Cl^-

A principal estratégia para lidar com o estresse salino é um rigoroso controle do influxo de Na^+ e Cl^- do solo para as raízes, enquanto que as halófitas equilibram a obtenção de compostos inorgânicos para o crescimento e requerimento osmótico (FLOWERS et al., 1977), a maioria das glicófitas possuem influxo unidirecional de Na^+ , o qual, na maioria das vezes, excede a capacidade celular (KRONZUCKER et al., 2006). Assim, o limite na captação de Na^+ nessa última categoria de planta seria potencialmente aliviar o estresse, no entanto, requer conhecimentos detalhados sobre os mecanismos moleculares subjacentes da absorção de Na^+ e Cl^- pelas raízes (MIAN et al., 2011).

Os canais não seletivos de cátions (NSCCs) possuem papel significativo na absorção de Na^+ pela raiz (AMTMANN; SANDERS, 1999; TESTER; DAVENPORT; 2003; MAATHUIS, 2007). Esses canais foram identificados por mediar a absorção de Na^+ em elevada proporção em células de cultivares de arroz sensíveis ao sal (KADER; LINDBERG, 2005). Existem duas famílias gênicas principais de NSCCs em plantas: o receptor tipo glutamato (GLRs - *glutamate like receptors*) e o nucleotídeo cíclico de canal fechado (CNGCs - *cyclic nucleotide gated channels*), ambos codificados por uma larga família de genes. A expressão do *CNGC3*, pertencente à segunda família, foi verificada em *Arabidopsis*, o qual contribui para a captação a curto prazo de Na^+ pelas raízes, sendo que a sua presença tem efeito moderado sobre a tolerância das plantas à salinidade (GOBERT et al., 2006). Assim como o *AtCNGC10* que também foi relatado por estar envolvido na absorção e transporte de sódio à longa distância (GUO et al., 2008).

Além dos CNGCs, as plantas possuem duas classes de canais seletivos de íons K^+ , canais tipo Shaker e o canal de K^+ dois poros (TPKs – *two-pore K⁺ channel*). Os Shakers possuem as formas KAT1 e AKT1, que são predominantes na condutância de K^+ no interior da membrana plasmática das células vegetais. Esses canais geralmente têm seletividade na relação $\text{K}^+:\text{Na}^+$, desta forma, não desempenham papel significativo na absorção de Na^+ (SCHACHTMAN et al., 1991; AMTMANN; SANDERS, 1999). No entanto, WANG et al. (2007) estudando a absorção de Na^+ em *Sueda maritima* L., uma espécie halófito, concluíram que a baixa afinidade na captação de Na^+ nesta espécie ocorre devido à presença de uma proteína semelhante a um canal AKT1. Similarmente, KADER e LINDBERG (2005) forneceram evidências de que os canais de K^+ medeiam o influxo substancialmente em uma cultivar de arroz sensível ao sal. Assim, é sugerido que os processos básicos de captação de Na^+ para espécies halófitas são diferenciados e essa diversidade contribui para a tolerância ao sal (WANG et al. 2007).

Outro tipo de transportadores que medeiam o transporte de Na^+ e K^+ , são as proteínas HKTs (HARO et al., 2005). A expressão antisense de HKT1, mostrou menor captação de Na^+ e maior crescimento sob condições de alta salinidade em plantas transgênicas de trigo (LAURIE et al., 2002). Em *Arabidopsis*, somente uma isoforma foi relatada, ou seja, *AtHKT1*, que é expressa principalmente nas raízes, essa mesma proteína mostrou altos níveis de atividade na absorção de Na^+ em levedura e *Xenopus oocytes* (UOZUMI et al., 2000). Acredita-se que a *AtHKT1*

funcione como uma potente rota para absorção de Na^+ em *Arabidopsis* (RUS et al., 2001). Entretanto, trabalhos posteriores relataram que este transportador é, provavelmente, o maior responsável pela reabsorção de Na^+ da parte aérea desta espécie (BERHOMIEU et al., 2003; SUNARPI et al., 2005). Em contraste, o arroz contém nove isoformas de HKT (GARCIADABLÁS et al., 2003). O *OsHKT 2;1* (anteriormente classificados como *HKT1*) tem sido extensivamente estudado e mostrou ter alta afinidade no transporte de Na^+ , sendo de particular importância durante baixas concentrações de K^+ (GARCIADABLÁS et al., 2003; HORIE et al., 2007). Sendo expresso na epiderme da raiz, células corticais e tecidos vasculares de folhas e raízes (GOLLDACK et al., 2002; GARCIADABLÁS et al., 2003; HORIE et al., 2007).

Além dos HKTs, transportadores da família HAK/KUP/KT podem transportar Na^+ com baixa afinidade, na presença de altas concentrações de Na^+ e baixas de K^+ (PARDO; QUINTERO, 2002). Estudos da expressão desse gene em levedura, revelaram que a função normal de HAK/KUP/KTs é de alta afinidade na absorção de K^+ , sendo competitivamente inibida por Na^+ , apontando para uma via compartilhada dos dois cátions monovalentes (SANTA-MAÍIA et al., 1997; FU; LUAN, 1998). Alguns estudos tem mostrado substancial regulação transcricional das isoformas de HAK/KUP/KT sob estresse salino (CHAO et al., 2005; WALIA et al., 2005, 2007). SU et al. (2002) observaram que a expressão de HAKs em *Mesembryanthemum crystallinum* L. é autorregulada durante o estresse por salinidade em condições escassas de K^+ . No entanto, o papel das HAKs na obtenção de Na^+ , durante o estresse salino, ainda não está completamente elucidado (MIAN et al., 2011).

Os potenciais transportadores para Cl^- são formadas pelos cotransportadores do cátion cloreto (CCCs - *Cation chloride cotransporters*) codificadas por um gene identificado em *Arabidopsis* e dois genes em arroz. *AtCCC* é expressa em tecidos de raízes e parte aérea, provavelmente funciona como um cotransportador $2\text{Cl}^-:\text{K}^+:\text{Na}^+$. A perda da função do *AtCCC*, em *Arabidopsis*, promove maior acúmulo de Cl^- na raiz quando comparado com a parte aérea (COLMENERO-FLORES et al., 2007). No entanto, os mecanismos exatos de captação de Cl^- e as proteínas envolvidas ainda são desconhecidas (MIAN et al., 2011).

1.4.2 Efluxo de Na⁺

A extrusão de Na⁺ do citosol para o vacúolo ou para o apoplasto, ocorre através do sistema antiporte Na⁺/H⁺, que é um transporte ativo secundário que utiliza o gradiente eletroquímico estabelecido pelas bombas H⁺-ATPase ou H⁺-PPiase das membranas (BLUMWALD, 2000; SILVEIRA et al., 2010). As bombas H⁺-ATPase são as principais responsáveis pelo gradiente de pH e pelo gradiente eletroquímico encontrados na membrana plasmática, enquanto que uma H⁺-PPiase ou uma H⁺-ATPase da membrana vacuolar geram esses gradientes através do tonoplasto. A atividade dessas bombas é necessária para o sistema antiporte, Na⁺/H⁺, que conduz íons H⁺ e Na⁺ em direções opostas, acumulando o cátion Na⁺ no vacúolo ou excluindo o mesmo da célula (BLUMWALD, 2000).

O efluxo de Na⁺ na membrana plasmática é mediado pelo gene da família extremamente sensível ao sal (SOS1 - *Salt Overly Sensitive 1*), o qual tem sua expressão aumentada pelo estresse salino. Ensaios com transportadores demonstraram que é capaz de trocar H⁺ de forma antiporte ao Na⁺ e ao K⁺ (SHI et al., 2002). Esses genes medeiam a extrusão de Na⁺ proveniente do citosol e do vacúolo pelo sistema antiporte entre Na⁺/H⁺ no sequestro de Na⁺ para o vacúolo (SHI et al., 2000; QIU et al., 2003).

A hipersensibilidade apresentada pela perda da função do SOS1 em mutantes de *Arabidopsis* mostra claramente que este transportador é fundamental para proporcionar as plantas tolerância ao sal (SHI et al., 2003). O SOS1 é primariamente encontrado nas extremidades das raízes e ao redor dos vasos condutores, mas em grande parte, ausente em outros tecidos da raiz. Desta forma, é improvável que SOS1 seja responsável pela grande parte do efluxo de Na⁺ no interior do apoplasto e dos sistemas de efluxo adicionais da epiderme e células corticais (MIAN et al., 2011). Da mesma forma que alguns membros da família de genes trocador de cátion/H⁺ (CHX- *Cation/H⁺ Exchanger*), também podem ser importantes no efluxo de Na⁺ (PARDO et al., 2002).

1.4.3 Compartimentalização de Na⁺ e Cl⁻

Um dos principais mecanismos desenvolvidos pelas plantas tolerantes ao sal inclui a redução na absorção de íons tóxicos no citosol, tais como Na⁺ e Cl⁻ e o sequestro destes íons para o interior do vacúolo, apoplasto (TESTER; DAVENPORT, 2003; KADER; LINDBERG, 2005), ou em outras organelas como o

retículo endoplásmico e o complexo de golgi (RODRÍGUEZ-NAVARRO et al., 2006). Quando compartimentado no vacúolo, o Na^+ não é mais tóxico para as células (ZHU, 2003; RODRÍGUEZ-NAVARRO et al., 2006) o que se torna vantajoso para o crescimento devido ao ajuste osmótico estabelecido pela compartimentalização (FLOWERS; LÄUCHLI, 1983; SUBBARAO et al., 2003). O vacúolo pode ocupar mais de 95% do volume de uma célula madura e a compartimentalização do Na^+ nesta organela ocorre em todos os tecidos. Paralelamente, ocorre o ajustamento osmótico do compartimento citoplasmático, via produção de osmoprotetores, tais como prolina, manitol, sorbitol e glicina-betaína. Além disso, este último também atua como antioxidante e, assim, desintoxica células afetadas pelas EROs (MAATHUIS; AMTMANN, 1999; ZHU, 2001). Em folhas de pinhão-manso (*Jatropha curcas* L.) sob estresse salino, a glicina-betaína é o soluto orgânico mais importante quantitativamente, superando a prolina, tanto na ausência quanto na presença de salinidade (SILVA et al., 2009).

No entanto, para que haja sequestro dos íons, a atividade de proteínas com sistema antiporte H^+/Na^+ é essencial, pois o funcionamento deste sistema no tonoplasto tem sido relatado em muitas espécies, tais como beterrada açucareira (*Beta vulgaris* L.) (BLUMWALD; POOLE, 1987), *Atriplex nummularia* (HASSIM et al., 1990), *Plantago maritima* L. (STALL et al., 1991) e *Mesembryanthemum crystallinum* (BARKLA et al., 1995). O primeiro sistema antiporte relatado foi o permutador de Na^+/H^+ (NHX1 - Na^+/H^+ Exchanger), o qual tem sido caracterizado em múltiplas espécies incluindo *Arabidopsis* (APSE et al., 1999), trigo (*Triticum aestivum* L.) (XUE et al., 2004), tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) (ZHANG; BLUMWALD, 2001), soja (*Glycine max* L. Merr.) (LI et al., 2006) e arroz (*Oriza sativa* L.) (FUKUDA et al., 1999).

A superexpressão desta proteína antiporte em várias espécies tornou-as mais tolerantes ao sal, a ponto de que em tomateiro transgênico, a superexpressão de *NHX1* permitiu a formação e produção de frutos na presença de elevadas concentrações salinas, onde plantas selvagens não poderiam sobreviver (ZANG; BLUMWALD, 2001). Similarmente, foi observada melhora na tolerância à salinidade em arroz após a superexpressão de *OsNHX1* (FUKUDA, et al., 2004; CHEN et al., 2007). Por outro lado, essas plantas transgênicas de arroz, mostraram crescimento menos vigoroso quando cultivadas no tratamento controle, ou seja, sem adição de sal (CHEN et al., 2007). Outros membros da família NHX, como os *AtNHX2* e

AtNHX5, também possuem importância na remoção do Na^+ , sendo que nestes casos foi observado que primeiro ocorre o sequestro de Na^+ vacuolar, o que é considerado um fator importante na determinação de tolerância à salinidade (YOKOI et al., 2002b).

A compartimentalização de Cl^- também é necessária para a tolerância à salinidade, e foi relatado que parte do Cl^- sequestrado no vacúolo é proveniente de canais iônicos e de alguns canais de ânions voltagem dependente de Cl^- pertencente à família (*CLC- Voltage Gated Cl Channel*). Em cultivares de arroz sensíveis, a transcrição de *OsCLCa* foi significativamente auto-regulada em resposta à presença de sal (DIÉDHIU, 2006).

1.4.4 Transporte de Na^+ a longa distância

A retranslocação de Na^+ da parte aérea para as raízes é descrita como uma estratégia que contribui para diminuir a quantidade de Na^+ na parte aérea de espécies glicófitas (PITMAN, 1977), a fim de evitar acúmulo de sal nos tecidos fotossintéticos (WEICHT; MACDONALD, 1992). A proteína antiporte da membrana plasmática, *SOS1* quando expressa no parênquima da raiz têm impacto sobre a translocação do Na^+ no interior das células do xilema de *Arabidopsis*, durante estresse salino moderado (SHI et al., 2002).

Em *Arabidopsis*, a perda de função por mutação do gene *HKT1* gerou a superacumulação de Na^+ na parte aérea, tornando-a hipersensível ao sal (MÄSER et al., 2002; BERTHOMIEU et al., 2003). O *HKT1* é expresso principalmente em folhas e tecidos do floema e medeia o carregamento de Na^+ no interior dos vasos do floema, podendo estar envolvido no descarregamento do Na^+ proveniente da seiva do floema para as raízes (BERTHOMIEU et al., 2003).

Em trigo, os transportadores *NAX1* e *NAX2*, estão envolvidos na exclusão de Na^+ (MUNNS, et al., 2003), estes genes têm sido identificados como transportadores de Na^+ pertencentes à família de genes *HKT* (HUANG et al., 2006; BYRT et al., 2007), eles parecem remover o Na^+ do xilema, além disso, o *NHX1* também é responsável pela restrição de Na^+ na base das folhas (MIAN et al., 2011).

Membros do cátion monovalente H^+ da família *CHX* também contribuem para translocação do Na^+ . O *AtCHX21* é expresso principalmente na endoderme da raiz e a perda da função reduz os níveis de Na^+ na seiva do xilema sem afetar a concentração de Na^+ no floema (HALL et al., 2006).

1.4.5 Sistemas de defesa antioxidantes

O estresse osmótico ou iônico induz aumento na formação de EROs, o que conseqüentemente, leva ao estresse secundário ou oxidativo (HERNÁNDEZ et al., 2001). Para minimizar os efeitos do estresse oxidativo, as células vegetais desenvolveram um complexo sistema antioxidante não enzimático composto de moléculas de baixo peso molecular (glutathiona, ascorbato e carotenoides), bem como enzimas desintoxicantes de EROs, como a superóxido dismutase (SOD), catalase (CAT), ascorbato peroxidase (APX), guaiacol peroxidase (GPX) e glutathiona redutase (GR) (APEL; HIRT, 2004). Vários estudos têm apontado que plantas tolerantes apresentam aumento na atividade destas enzimas em resposta ao estresse salino, enquanto que espécies sensíveis ao sal não conseguem fazê-lo (SHALATA et al, 2001; DEMIRAL; TURKAN, 2005). A eliminação de EROs a partir do aumento na atividade de enzimas antioxidantes melhora a tolerância ao sal (ALSCHER et al., 2002), sendo esta relação demonstrada em várias espécies como plantago (*Plantago maritima* L.) (SEKMEN et al., 2007), ervilha (*Pisum sativum* L.) (HERNANDEZ et al., 2000), tomate (*Lycopersicon e.* Mill.), milho (*Zea mays* L.) (AZEVEDO-NETO et al., 2006), sorgo (*Sorghum bicolor* L. Moench) (COSTA et al, 2005;. HEIDARI, 2009), soja (*Glycine m.* L. Merr.) (CICEK; CAKYRLAR, 2008) e amoreira (*Morus* sp) (HARINASUT et al, 2003).

No entanto, o mecanismo antioxidante não é suficiente para proteger as plantas em condições de estresse demasiadamente elevado. Para manter a produtividade das plantas sob a condição de estresse salino, é importante fortificar o mecanismo antioxidante dos cloroplastos através da manipulação de enzimas antioxidantes e pequenas moléculas antioxidantes no cloroplasto. Plantas transgênicas superexpressando um único transgene da SOD, APX e GR, separadamente, no cloroplasto ou em outros compartimentos da célula vegetal exibem maior tolerância ao estresse oxidativo. A regulação da expressão utilizando um promotor fortemente induzido pelo estresse, para a expressão de genes múltiplos de tolerância organela-específicas seriam ideais para transformação genética, melhorando a tolerância à estresses ambientais (JOSEPH; JINI, 2011).

ZHAO et al. (2009) introduziram o fator de transcrição *YAP1*, oriundo de levedura (*Saccharomyces cerevisiae* M.), em *A. thaliana* (ecótipo Columbia), verificando que quando tratados com várias concentrações de NaCl, as plantas transgênicas mostraram aumento na atividade de enzimas antioxidantes (catalase,

superóxido dismutase, ascorbato peroxidase, peroxidase, glutathione S-transferase e glutathione reductase) em comparação com a *Arabidopsis* do tipo selvagem. As plantas de *Arabidopsis* transgênica mantêm níveis elevados da fotossíntese, menores quantidades de H₂O₂, reduzindo a produção de EROs.

Para que todos os mecanismos de defesa supracitados em resposta ao estresse salino possam ser ativados, as plantas primeiramente necessitam perceber o estresse, através de sensores que vão, ativar uma cascata de sinalização, começando pela elevação da concentração de cálcio citosólico ($[Ca^{2+}]_{cit}$), de forma conjunta com as mudanças no pH citosólico (pH_{cit}) ou individualmente (KADER; LINDBERG, 2010).

Em células vegetais, a $[Ca^{2+}]_{cit}$ sob condições normais é mantida em nível de nanomolar, principalmente na gama de 10-200 nM, enquanto que a $[Ca^{2+}]$ na parede celular, vacúolo, retículo endoplasmático (RE) e mitocôndrias é de 1-10 mM (REDDY, 2001; RUDD; FRANKLIN-TONG, 2001; REDDY; REDDY, 2004). No entanto, sinais específicos, como o estresse pode desencadear aumento súbito da $[Ca^{2+}]_{cit}$ até atingir o nível micromolar que é tóxico se persistir durante longo período de tempo no citosol. Para isso, as plantas desenvolveram um sistema de absorção e armazenamento de Ca²⁺ em excesso no apoplasto ou no interior do lúmen de organelas intracelulares, tais como o vacúolo ou retículo endoplasmático. Neste último, juntamente com as paredes celulares, o estoque pode ser usado para elevar o nível da $[Ca^{2+}]_{cit}$ sob condições de estresse e gerar a transdução de sinal para subsequentes respostas de defesa (KADER; LINDBERG, 2010).

O estresse por salinidade em plantas é detectado devido ao estresse osmótico e toxicidade iônica (Na⁺ e/ou Cl⁻) percebidos pela membrana plasmática, ou mesmo dentro do citosol por enzimas, através de sensores (ZHU, 2003) que ainda não estão bem identificados (KNIGHT et al., 1997; TRACY et al., 2008). Isto é importante para manter o funcionamento correto das raízes e da parte aérea, em resposta à deficiência hídrica e elevadas concentrações de Na⁺ (KNIGHT, 1997).

No que diz respeito à toxicidade do Na⁺ às células, o progresso substancial para compreender a transdução de sinais em condições de estresse salino ocorre através de investigações a partir da rota SOS1 em *Arabidopsis* (ZHU, 2002). Esta rota de tolerância é crucial para manutenção da homeostase iônica sob condições salinas, sendo conservada em diversas espécies de plantas incluindo o arroz (ZHU, 2002; MARTINEZ-ATIENZA, et al. 2007). A proteína cinase serina/threonina (SOS2)

regula a proteína antiporte Na^+/H^+ (SOS1), a qual medeia a extrusão de Na^+ do citosol e o sequestro deste no interior vacuolar (SHI, 2000; QIU, et al., 2003).

O aumento de $[\text{Ca}^{2+}]_{\text{cit}}$ pode ser percebido por meio de sensores de Ca^{+2} , tais como a proteína calcineurina tipo-B (CBL4 – *Calcineurin B like 4*), primeiramente identificada como SOS3. Embora a afinidade dessa proteína com o Ca^{+2} não seja conhecida, o aumento da $[\text{Ca}^{2+}]_{\text{cit}}$ geralmente facilita a sua dimerização e subsequente interação com a proteína cinase (CIPK24 – *Protein Kinase*), originalmente identificada como SOS2 (HALFTER et al., 2000). Desta forma, o complexo CBL4/CIPK24 (ou SOS3/SOS2) é alvo da membrana plasmática sofrendo fosforilação e ativação da proteína antiporte Na^+/H^+ , SOS1 (ZHU et al., 2002).

O aumento de Ca^{2+} no citosol modula outros mensageiros como inositol fosfato, que induz ainda mais a elevação da $[\text{Ca}^{2+}]_{\text{cit}}$ através da abertura dos canais inositol 1,4,5- trifosfato (IP3) regulados por Ca^{2+} (TRACY et al., 2008; SANDERS et al., 2002). KADER e LINDBERG (2010) sugerem um modelo dos mecanismos de tolerância e sinalização de estresse salino, conforme ilustrado na Figura 1.

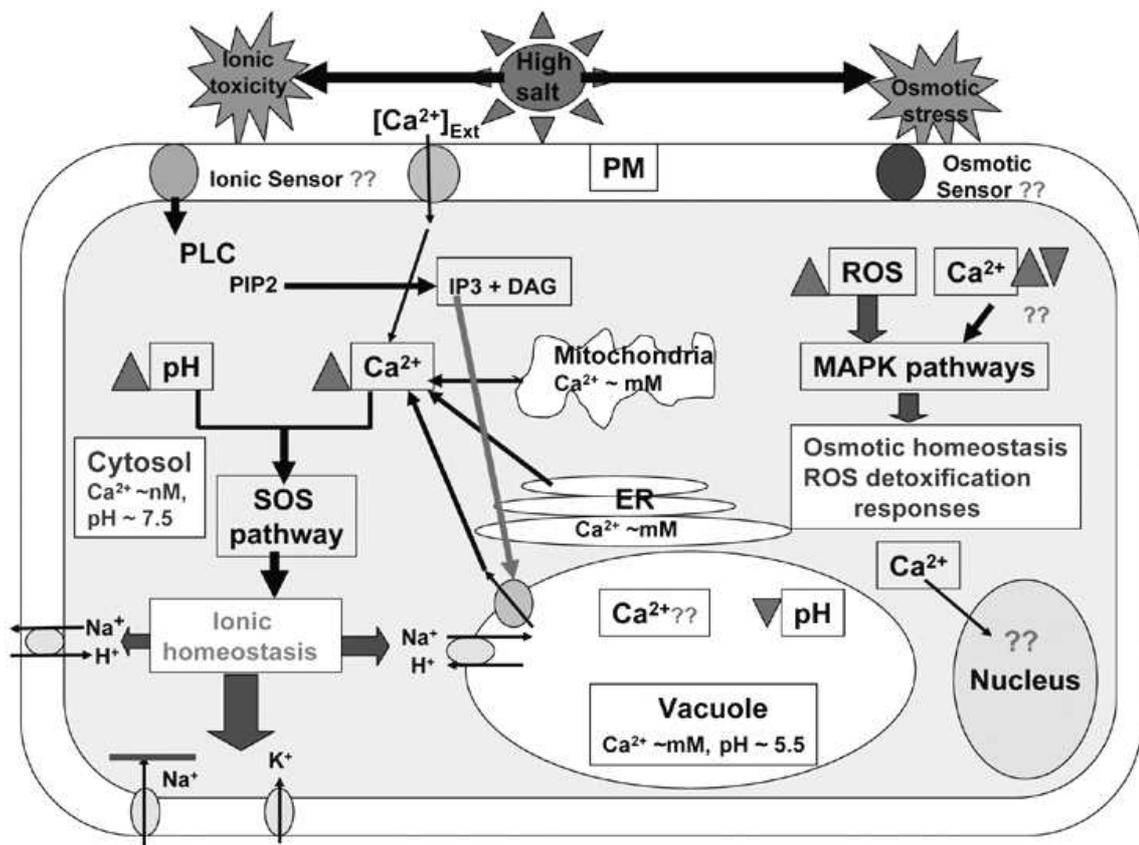


Figura 1. Modelo proposto de plantas tolerantes ao estresse em nível celular. A detecção de estresse iônico induz a elevação transitória da $[Ca^{2+}]_{cit}$ e pH. A elevação da $[Ca^{2+}]_{cit}$ é atribuída ao influxo de Ca^{2+} a partir da parede celular, bem como do vacúolo, RE e mitocôndria. O aumento do pH citosólico parece estar ligado com decréscimo do pH vacuolar. A elevação da $[Ca^{2+}]_{cit}$ e incremento do pH atuam independentemente ou em conjunto, induzindo a rota SOS para homeostase iônica, através da inibição da entrada de Na^+ , aumentando a absorção do K^+ para dentro da célula, e fixação do Na^+ citosólico, no apoplasto ou vacúolo. Organelas celulares, como núcleo, mitocôndrias, RE, etc, também podem ter sua própria elevação de Ca^{2+} e subsequente cascata de sinalização para respostas posteriores. Estresse osmótico, em contraste com a toxicidade iônica, pode diminuir ou aumentar o nível da $[Ca^{2+}]_{cit}$, o que pode estar relacionado com a produção de EROs, as quais ativam a rota da proteína cinase ativada por mitógeno (MAPK- *Mitogen-Activated Protein Kinase*) para a homeostase osmótica e respostas de desintoxicação (KADER; LINDBERG, 2010).

2. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Tendo em vista que a salinidade é um sério problema agrícola no mundo, principalmente em regiões áridas e semiáridas que fazem uso de sistemas de irrigação com água de má qualidade, acarretando em significativo aumento no número de hectares com áreas agriculturáveis salinizadas, o que gera entraves para a produção agrícola. Os efeitos fisiológicos e bioquímicos da salinidade nas plantas

são consequência do estresse osmótico e do estresse iônico, os quais variam em função da espécie, cultivar, intensidade e tempo de duração do estresse.

Os dados acumulados revelam a importância de duas classes específicas de transportadores: HKTS que funcionam tanto na absorção e translocação de Na^+ a longa distância, e os NHXs na sua qualidade de antiporte, $\text{H}^+:\text{Na}^+$ ou pela manutenção da homeostase K^+ . Em vista disso, pesquisas envolvendo diversas abordagens, através de estudos em transcriptômica, bioquímica e biotecnologia têm se empenhado a entender as diferentes estratégias de tolerância utilizadas em plantas halófitas bem como os mecanismos utilizados por genótipos tolerantes de plantas glicófitas. Assim, clones de gene de plantas tolerantes e plantas transgênicas se tornaram uma ferramenta padrão para a biologia do estresse salino em plantas.

3. CONCLUSÃO

A tolerância à salinidade é uma característica multigênica complexa, que envolve vários mecanismos fisiológicos e bioquímicos, diferindo entre espécies e cultivares dentro da mesma espécie. Apesar de diversos estudos relacionados a tolerância à salinidade estarem sendo desenvolvidos, os mecanismos de tolerância ao sal em plantas ainda não estão completamente compreendidos.

CAPÍTULO 2

Aspectos fisiológicos e bioquímicos de genótipos de aveia branca em resposta à salinidade

Biochemical and physiological aspects of oat genotypes in response to salinity

RESUMO – O objetivo deste trabalho foi avaliar a germinação de sementes, o crescimento inicial de nove genótipos de aveia branca e identificar genótipos contrastantes para o caráter tolerância à salinidade. Portanto, foram feitas análises fisiológicas dos genótipos de aveia branca, os quais foram submetidos a diferentes concentrações salinas (0,0; 25; 50; 75 e 100 mM de NaCl), sendo analisadas as seguintes variáveis: porcentagem de germinação, primeira contagem de germinação, índice de velocidade de germinação, comprimento e massa seca da parte aérea e raízes das plântulas. Com base nestes resultados foram selecionados genótipos contrastantes nos quais foi determinada a atividade de enzimas antioxidantes (superóxido dismutase, catalase e ascorbato peroxidase) e o teor de pigmentos fotossintéticos (clorofila *a*, *b*, *total* e carotenoides). A germinação das sementes foi menos afetada que o crescimento das plântulas com o aumento das concentrações de NaCl, sendo que o comprimento de raiz foi mais prejudicado. Assim, essa variável juntamente com o comprimento da parte aérea, pelo teste correlação, foram as que melhor discriminaram os genótipos contrastantes, possibilitando a identificação de um genótipo tolerante (URS 22) e um sensível (UPF 16), comprovado pela atividade das enzimas antioxidantes. Os teores de clorofila e carotenoides reduziram de acordo com incremento do sal em ambos os genótipos, sendo menores no genótipo UPF 16. Com base nos resultados de crescimento inicial foi possível discriminar um genótipo sensível (UPF 16) e um tolerante (URS 22) às concentrações salinas utilizadas, os quais apresentaram maior e menor atividade das enzimas antioxidantes bem como, menor e maior conteúdo de pigmentos fotossintéticos, respectivamente.

Palavras chave: *Avena sativa* L., NaCl, estresse oxidativo, semente.

ABSTRACT- The objective of this work was to evaluate the seed germination, initial growth of nine genotypes of white oat and to identify contrasting genotypes for salt tolerance character. Therefore, physiological analyzes were made of white oat; genotypes, which were submitted to different salt concentrations (0; 25; 50; 75 and 100 mM NaCl), and analyzed the following variables: percentage of germination, first

counting germination, index germination speed, length, shoots and roots dry mass of seedlings. Based on these results were selected contrasting genotypes, determining the activity of antioxidant enzymes (superoxide dismutase, catalase and ascorbate peroxidase) and the content of photosynthetic pigments (chlorophyll *a*, *b*, *total* and carotenoids). Seed germination was less affected than the growth of seedlings with increasing concentrations of NaCl, and the root length was most affected. Thus, this variable along with the length of the shoot, the correlation test were those that best discriminate contrasting genotypes, enabling the identification of a tolerant genotype (URS 22) and sensitive (UPF 16), evidenced by the activity of antioxidant enzymes. The content of chlorophyll and carotenoids reduced according to increase of salt in both genotypes, being smaller in the genotype UPF 16. Based on the date of initial growth was possible to discriminate a sensitive genotype (UPF 16) and a tolerant (URS 22) for salt concentrations used, which showed higher and lower activity of antioxidant enzymes as well as lower and higher pigment contents, respectively.

Key words: *Avena sativa* L., NaCl, oxidative stress, seed.

1. INTRODUÇÃO

A germinação é influenciada por fatores externos que interferem na embebição da semente, já que a maioria dos processos bioquímicos e fisiológicos depende da disponibilidade da água, resultando na protrusão da raiz primária (BRAY, 1995). No entanto, a absorção de água pode ser prejudicada pelo excesso de sais solúveis, reduzindo o potencial hídrico do solo ou do substrato. Estas diminuições associadas aos efeitos tóxicos dos sais no protoplasma da semente prejudicam a germinação (BARROSO et al., 2010), a velocidade da germinação, resultando na formação de plântulas com crescimento reduzido, caracterizado pela diminuição no comprimento da plântula e menor acúmulo de matéria seca (SILVA et al., 2007; YOKOI et al., 2002a).

As raízes são os órgãos mais vulneráveis por estarem em contato direto com o substrato (MUNNS; TESTER, 2008), sendo que a inibição de seu crescimento é uma resposta primária em plantas submetidas ao estresse salino. O crescimento das raízes pode ser afetado pelo sal em termos de massa fresca (LIN; KAO, 2002; JEBARA et al, 2005;. KHAN; PANDA, 2008), massa seca (ASHRAF; HAMAD, 2000; LIN; KAO, 2002;. CHAPARZADEH et al, 2004, FERREIRA-SILVA et al., 2008) e comprimento (WAHID et al, 1998; KOPYRA; GWOZDZ, 2003), podendo provocar

alterações na morfologia da raiz e inibição do alongamento de raízes laterais (RUBBINIGG et al., 2004).

Em algumas espécies a concentração de sais não atinge níveis osmóticos ou tóxicos capazes de prejudicar a absorção de água, no entanto, o acúmulo de íons pode provocar interferências indiretas ao desempenho normal do metabolismo (ZANANDREA et al., 2006).

Existe pouca informação referente ao efeito da salinidade sobre a germinação de sementes e crescimento de plântulas de aveia branca que, apesar de ser uma cultura de inverno, ela é utilizada em sucessão ao cultivo do arroz irrigado (KOPP et al., 2009), estando sujeita ao estresse salino, devido ao seu acúmulo no solo, uma vez que a salinidade da água de irrigação afeta as lavouras das Planícies Costeiras à Laguna dos Patos, na região sul do Rio Grande do Sul (MARCOLIN et al., 2005).

Assim, este trabalho objetivou avaliar a germinação de sementes, o crescimento inicial de nove genótipos de aveia branca e identificar genótipos contrastantes para o caráter tolerância à salinidade, confirmando a distinção desses genótipos através da atividade de enzimas antioxidantes e conteúdo de pigmentos fotossintéticos.

2. MATERIAL E MÉTODOS

A pesquisa foi desenvolvida no Laboratório de Sementes do Departamento de Botânica da Universidade Federal de Pelotas (UFPe), *Campus* Capão do Leão/RS durante os anos de 2009/2010. Foram utilizadas sementes da safra 2008 de nove genótipos de aveia branca (BARBARASUL, FAPA 4, UFRGS 14, UFRGS 19, UPF 15, UPF 16, UPF 18, URS 21 e URS 22), provenientes da coleção de trabalho do Banco de Germoplasma de Aveia do Centro de Genômica e Fitomelhoramento da UFPe. Para as avaliações fisiológicas e bioquímicas das sementes e plântulas dos genótipos de aveia submetidas a diferentes concentrações salinas (0,0; 25; 50; 75 e 100 mM de NaCl) foram realizados por meio dos seguintes testes:

Teste de germinação (TG%): realizado com 400 sementes (quatro subamostras de 100 sementes), semeadas em papel especial para germinação umedecido com diferentes concentrações salinas (0,0; 25; 50; 75 e 100 mM de NaCl), com volume igual a 2,5 vezes a massa do substrato, mantidas em germinador a 20°C. A

avaliação da germinação foi efetuada aos 10 dias após a semeadura (DAS) e os resultados expressos em porcentagem de germinação, conforme as Regras de Análise de Sementes (BRASIL, 2009).

Primeira contagem da germinação (PCG%): conduzida juntamente com o teste de germinação, sendo realizada aos cinco dias (BRASIL, 2009), os resultados foram expressos em porcentagem de sementes germinadas.

Índice de velocidade de germinação (IVG): realizado em conjunto com o teste de germinação computando-se as plântulas germinadas a cada dia até estabilização do estande. O IVG, para cada repetição foi calculado segundo a expressão de MAGUIRE (1962) utilizando a seguinte fórmula: $IVG = G1/N1 + G2/N2 + \dots + Gn/Nn$, onde G1, G2 e Gn representam o número de sementes que emitiram raiz primária, computadas na primeira, segunda e última contagem; N1, N2 e Nn representam o dia de avaliação após a semeadura.

Comprimento da parte aérea e da raiz (CPA e CR): determinados ao final do teste de germinação, em 40 plântulas de cada tratamento, selecionadas ao acaso, medidos com régua milimetrada. Os resultados foram expressos em mm plântula⁻¹.

Massas secas da parte aérea e raízes (MSPA e MSR) – As plântulas utilizadas nos testes de CPA e CR foram levadas à estufa a 70±2°C, determinada gravimetricamente, até atingirem massa constante e os resultados expressos em mg plântula⁻¹.

Determinação da atividade de enzimas antioxidantes- foram selecionados dois genótipos contrastantes (URS 22 e UPF 16) pelos testes de germinação e de crescimento inicial, frente ao estresse. Foi coletado aproximadamente 250 mg de tecidos da parte aérea ao quinto e décimo DAS, os quais foram armazenados em ultra-freezer a -80°C, para posteriores análises. O material vegetal foi macerado com polivinilpolipirrolidona (PVPP) 20%, acrescido tampão de extração composto de fosfato de potássio (100 mM, pH 7,8), EDTA (0,1 mM) e ácido ascórbico (1 mM). Os homogeneizados foram centrifugados a 13.000 g, por 20 minutos a 4°C e o

sobrenadante coletado para realizar a determinação da atividade das enzimas e para a quantificação das proteínas pelo método de BRADFORD (1976).

A atividade da superóxido dismutase (SOD, EC 1.15.1.1) foi avaliada pela capacidade da enzima em inibir a fotoredução do azul de nitrotetrazólio (NBT) (GIANNOPOLITIS; RIES, 1977) em meio de reação composto por fosfato de potássio (100 mM, pH 7,8), metionina (14 mM), EDTA (0,1 μ M), NBT (75 μ M) e riboflavina (2 μ M). Os tubos com o meio de reação e a amostra foram expostos a iluminação com lâmpada fluorescente de 20 W por sete minutos, como controle foi utilizado o mesmo meio de reação, submetido as mesmas condições, porém sem a amostra e para calibração do espectro, foi utilizado um tubo com meio de reação mantido no escuro. As leituras de absorbância foram realizadas a 560 nm, tomando como base para os cálculos que uma unidade da SOD corresponde à quantidade de enzima capaz de inibir em 50% a fotoredução do NBT, nas condições de ensaio.

A atividade da catalase (CAT, EC 1.11.1.11) foi determinada conforme descrito por AZEVEDO et al. (1998) com algumas modificações, onde a atividade foi monitorada pelo decréscimo na absorbância a 240 nm, durante 2 minutos, em meio de reação incubado a 28°C, contendo tampão fosfato de potássio (100 mM, pH 7,0) e H₂O₂ (12,5 mM).

A atividade da ascorbato peroxidase (APX, EC 1.11.1.6) foi realizada segundo NAKANO e ASADA (1981), monitorando-se a taxa de oxidação do ascorbato a 290 nm, durante 2 minutos em meio de reação incubado a 28°C, contendo de tampão fosfato de potássio (100 mM, pH 7,0), ácido ascórbico (0,5 mM) e H₂O₂ (0,1 mM).

Teores de clorofila a, b, total e carotenoides: A extração de pigmentos foi realizada de acordo com a metodologia descrita por ARNON (1949). Foram coletadas 500 mg de folhas, maceradas com 10 mL de acetona 80%, no escuro e centrifugadas a 3000 g por 10min. Após, o volume foi completado para 25 mL. A quantificação foi realizada conforme LICHTENTHALER (1987), sendo os resultados expressos em mg de clorofila g⁻¹ MF e mg de carotenoides g⁻¹ MF.

Delineamento experimental: Para a germinação de sementes e o crescimento inicial foi inteiramente casualizado, em esquema fatorial 9 x 5 (genótipos x concentrações salinas), utilizando quatro repetições. Os resultados obtidos no experimento supracitado foram submetidos à análise de variância (ANOVA), teste de

média por Tukey e correlação de Pearson, baseado no teste F com 5% de probabilidade de erro. Para determinação da atividade de enzimas antioxidantes e teores de pigmentos fotossintéticos o experimento também foi inteiramente casualizado, no entanto, em esquema fatorial 2 x 5 (genótipos x concentrações salinas), com quatro repetições estatísticas. A partir destes dados foram efetuadas a análise de variância (ANOVA), teste de média por Tukey, baseado no teste F com 5% de probabilidade de erro. Para execução das análises estatísticas foi utilizado o programa estatístico GENES (CRUZ, 2001) e para plotagem das figuras o programa Microsoft Excel 2007.

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

Houve interação significativa entre os fatores (genótipos e concentrações de NaCl), para as variáveis de crescimento inicial e bioquímicas exceto para a atividade das enzimas superóxido dismutase (SOD) aos cinco e 10 dias, catalase (CAT) aos 5 dias os quais apresentaram efeito significativo somente para o fator genótipo, enquanto que para o teor de clorofila *b* (Cl *b*), apresentou efeito estatisticamente significativo para os fatores (concentração e genótipo) isoladamente (Apêndices 1A, 1B e 1C).

Analisando a porcentagem de sementes germinadas dos nove genótipos de aveia branca (Tab. 1), as melhores respostas de porcentagem de germinação foram obtidas para os genótipos BARBARASUL (95%), FAPA 4 (93%); URS 22 (93%), UPF 16 (90%), UFRGS 14 (90%) e UPF 15 (89%) no tratamento controle, enquanto que na maior concentração salina (100 mM de NaCl) a germinação foi de 87; 93; 92; 94, 85 e 90%, respectivamente. Os genótipos UFRGS 19 e UPF 18 apresentaram as menores porcentagens, com 84 e 82% no tratamento controle mantendo-se com 84 e 79% de germinação na maior concentração (100 mM de NaCl), respectivamente. Entretanto, não mostraram diferença significativa com o incremento das concentrações salinas, assim como os genótipos FAPA 4, UPF 15, UPF 16 e URS 22. Já os genótipos BARBARASUL, UFRGS 14 e URS 21 tiveram reduções estatisticamente significativas de acordo com o incremento das diferentes concentrações de NaCl, com porcentagem de germinação de 95; 90 e 86% no tratamento controle, passando para 87, 85 e 81% no tratamento com 100 mM de

NaCl, respectivamente, entretanto, não apresentaram equação da reta significativa pela análise de regressão.

Tabela 1- Porcentagem de germinação de sementes de nove genótipos de aveia branca expostas às concentrações de 0,0; 25; 50; 75 e 100 mM de NaCl

Genótipo	Porcentagem de Germinação (TG%)				
	Concentrações de NaCl (mM)				
	0,0	25	50	75	100
BARBARASUL	95 Aa*	92 Aab	89 ABCab	92 Aab	87 ABCDb
FAPA 4	93 ABa	91 Aba	93 Aa	95 Aa	93 Aa
UFRGS 14	90 ABCa	87 ABab	82 CDb	89 Aa	85 BCDEab
UFRGS 19	84 CDa	84 Ba	81 Da	81 Ba	84 CDEa
UPF 15	89 ABCDa	89 Aba	88 ABCDa	89 Aa	90 ABCa
UPF 16	90 ABCa	89 Aba	90 ABa	94 Aa	94 Aa
UPF 18	82 Da	84 Ba	83 BCDA	79 Ba	79 Ea
URS 21	86 BCDab	84 Bab	88 ABCDa	81 Bb	81 DEb
URS 22	93 Aba	91 Aba	91Aa	92 Aa	92 ABa

*Médias seguidas pelas mesmas letras maiúsculas, na coluna (genótipo), e minúsculas, na linha (concentração), não diferem estatisticamente entre si a 5% de probabilidade de erro, pelo teste de Tukey.

A presença do sal também afetou a primeira contagem de germinação (Tab. 2), sendo que os genótipos UFRGS 14 e FAPA 4, foram os que exibiram os maiores decréscimos na primeira contagem de germinação de 88- 76% e 90- 93% nas concentrações de zero e 100 mM de NaCl, havendo uma redução de 12 e 7%, respectivamente, não apresentando equação da reta significativa. Os genótipos URS 22, UPF 16, BARBARASUL, UFRGS 19, UPF 15, UPF 18 e URS 21 não sofreram redução significativa com o aumento das concentrações salinas de (zero a 100 mM de NaCl). Por outro lado, os genótipos UFRGS 19, UPF 15, UPF 18, URS 21, UFRGS 14 e FAPA 4 apresentaram as menores porcentagens de sementes germinadas: 81; 81; 81; 80; 76 e 83% na concentração de 100 mM de NaCl, respectivamente.

Comparando os resultados dos genótipos de aveia branca em ambos os testes (germinação e primeira contagem de germinação), verifica-se que os dados de primeira contagem foram os mais prejudicados com o aumento das concentrações salinas. Este efeito é esperado devido a velocidade de germinação ser o primeiro parâmetro afetado pela redução da disponibilidade de água, como consequência da salinidade, sendo que os maiores prejuízos foram observados na maior concentração salina (Tab. 2).

Tabela 2- Primeira contagem de germinação de sementes de nove genótipos de aveia branca expostas às concentrações de 0,0; 25; 50; 75 e 100 mM de NaCl

Genótipo	Primeira contagem de germinação (PCG%)				
	Concentrações de NaCl (mM)				
	0,0	25	50	75	100
BARBARASUL	91 ABa*	86 ABCa	87 ABCa	90 Aa	85 ABa
FAPA 4	90 ABCa	89 ABa	88 ABab	88 ABab	83 BCb
UFRGS 14	88 ABCa	81 Cbc	77 Dc	85 ABCab	76 Cc
UFRGS 19	84 CDa	84 Ca	80 CDa	82 BCa	81 BCa
UPF 15	85 BCDa	83 BCa	83 BCDa	82 BCa	81 BCDa
UPF 16	88 ABCa	89 ABa	89 ABa	88 ABCa	92 Aa
UPF 18	80 Da	81 Ca	83 BCDa	79 Ca	81 BCa
URS 21	84 BCDa	84 ABCa	84 BCDa	81 Ca	80 BCa
URS 22	92 Aa	91 Aa	91Aa	91 Aa	91 Aa

*Médias seguidas pelas mesmas letras maiúsculas, na coluna (genótipo), e minúsculas, na linha (concentração), não diferem estatisticamente entre si a 5% de probabilidade de erro, pelo teste de Tukey.

Comparando os resultados dos genótipos de aveia branca em ambos os testes (germinação e primeira contagem de germinação), verifica-se que os dados de primeira contagem foram os mais prejudicados com o aumento das concentrações salinas. Este efeito é esperado devido a velocidade de germinação ser o primeiro parâmetro afetado pela redução da disponibilidade de água, como consequência da salinidade, sendo que os maiores prejuízos foram observados na maior concentração salina (Tab. 2). É possível verificar ainda que o genótipo FAPA 4 recuperou-se dos efeitos negativos provocados pelo incremento das concentrações de NaCl na primeira contagem de germinação, apresentando elevada porcentagem de germinação no tratamento com 100 mM de NaCl (Tab.1). Resultado oposto ao do genótipo BARBARASUL, que não se recuperou totalmente dos efeitos do excesso de NaCl. Logo, é possível inferir que as sementes deste genótipo foram mais sensíveis ao incremento das concentrações salinas.

De modo geral, é possível verificar que o aumento das concentrações do NaCl não reduziu a porcentagem de germinação da maioria dos genótipos de aveia branca. Resultado semelhante foi obtido por SHEREEN et al. (2011), testando o potencial germinativo de sete linhagens de arroz, onde constataram que as reduções da germinação final na maioria das linhagens ocorreram a partir da concentração de 100 mM de NaCl. Ainda, EL-HENDAWY et al. (2011), em estudos com genótipos de trigo expostos a diferentes concentrações de NaCl (0,0; 40; 80 e 160 mM de NaCl), verificaram que a porcentagem de germinação foi levemente afetada pelo incremento das concentrações salinas quando comparada ao tratamento controle,

onde oito genótipos atingiram 90% de germinação na maior concentração de sal (160 mM NaCl), com exceção de dois genótipos (Sahel e Triso), que atingiram 80% de germinação. GHALOO et al. (2011), também em estudos de estresse salino em trigo, verificaram que as reduções na germinação aconteceram a partir da concentração de 150 mM de NaCl.

O índice de velocidade de germinação revelou diferenças significativas entre os nove genótipos de aveia nas crescentes concentrações salinas (Tab. 3), exceto para os genótipos URS 22 e UPF 16 que apresentaram médias de 45,43 e 41,85 no tratamento controle e de 42,41 e 41,83 no tratamento de 100 mM de NaCl, respectivamente, não apresentaram diferença significativa entre os tratamentos. Os demais genótipos mostraram redução significativa do IVG com o incremento das concentrações salinas.

Tabela 3- Índice de velocidade de germinação de sementes de nove genótipos de aveia branca expostas às concentrações de 0,0; 25; 50; 75 e 100 mM de NaCl

Genótipo	Índice de velocidade de germinação (IVG)				
	Concentrações de NaCl (mM)				
	0,0	25	50	75	100
BARBARASUL	47,00 Aa*	41,25 ABCb	41,66 ABb	41,91 ABb	34,36 BCDC
FAPA 4	43,69 ABCa	42,50 ABa	40,42 ABCab	38,08 BCbc	35,44 Bc
UFRGS 14	40,40 CDa	37,33 Cab	33,34 Db	35,54 CDb	28,90 Ec
UFRGS 19	39,68 CDa	38,06 BCab	34,59 Dbc	31,63 Dcd	30,18 CDEd
UPF 15	40,02 CDa	39,54 ABCa	36,71 CDab	36,33 CDab	34,86 BCb
UPF 16	41,85 BCDA	42,61 ABa	42,88 Aa	41,48 ABa	41,83 Aa
UPF 18	27,57 Ea	27,68 Da	25,39 Eab	22,60 Eb	22,66 Fb
URS 21	38,55 Da	38,12 BCa	37,75 BCDA	32,46 Db	29,60 DEb
URS 22	45,43 ABa	43,87 Aa	43,47 Aa	43,53 Aa	42,41 Aa

*Médias seguidas pelas mesmas letras maiúsculas, na coluna (genótipo), e minúsculas, na linha (concentração), não diferem estatisticamente entre si a 5% de probabilidade de erro, pelo teste de Tukey.

Estes resultados demonstram que ocorreu atraso na velocidade de germinação dos genótipos, em consequência do incremento das concentrações salinas. Resultados semelhantes foram obtidos por KLAFKE (2008) em sementes nuas de azevém anual e em genótipos de trigo (EL-HENDAWY et al., 2011). Esses autores sugerem que o excesso de sal causou redução na absorção de água pelas sementes e conseqüentemente pode ter ocorrido a entrada de íons em concentração tóxica no protoplasma, devido à redução na eficiência seletiva da membrana durante o processo de germinação, ocasionando atraso no processo de

embebição e demais processos envolvidos na germinação de sementes (KAWANO et al., 2009; LODHI et al., 2009).

O comprimento e massa seca da parte aérea e raízes dos genótipos testados mostraram maior sensibilidade em função do incremento das concentrações de NaCl (Tabs. 4, 5, 6 e 7). As reduções de crescimento dessas características, para a maioria dos genótipos, ocorreram a partir da concentração de 50 mM, sendo estas mais drásticas na concentração de 100 mM de NaCl. Apesar disso, é verificado que em alguns genótipos ocorreu aumento no crescimento da parte aérea na concentração de 25 mM de NaCl. Acredita-se, que este fato tenha ocorrido devido à presença do Na⁺, já que em pequenas concentrações, torna-se um micronutriente requerido no crescimento de diversas culturas como cevada, aspargo, cenoura, trigo, ervilha, aveia e alface (SUBBARAO et al., 2003).

Tabela 4- Comprimento da parte aérea (mm plântula⁻¹) de plântulas de nove genótipos de aveia branca expostas às concentrações de 0,0; 25; 50; 75 e 100 mM de NaCl

Genótipo	Comprimento da parte aérea (CPA)				
	Concentrações de NaCl (mM)				
	0,0	25	50	75	100
BARBARASUL	158,72* CDab	167,05 BCa	151,90 BCbc	145,12 ABc	92,10 CDd
FAPA 4	178,72 Aba	177,02 Ba	162,82 ABb	138,75 BCc	110,20 Bd
UFRGS 14	157,57 CDa	155,25 CDab	143,35 CDb	112,35 Dc	95,77 CDd
UFRGS 19	165,17 BCDA	158,27 Ca	132,95 Db	115,20 Dc	82,72 Dd
UPF 15	168,47 BCab	175,92 Ba	163,25 ABb	126,12 CDc	114,05 Bc
UPF 16	156,75 CDa	141,47 Db	117,65 Ec	82,75 Ed	66,96 Ee
UPF 18	151,82 Dab	158,15 Ca	140,90 CDbc	132,35 BCc	104,55 BCd
URS 21	160,50 CDa	159,92 Ca	135,20 Db	116,55 Dc	91,92 CDd
URS 22	192,45 Aa	197,80 Aa	176,06 Ab	158,00 Ac	143,25 Ad

*Médias seguidas pelas mesmas letras maiúsculas, na coluna (genótipo), e minúsculas, na linha (concentração), não diferem estatisticamente entre si a 5% de probabilidade de erro, pelo teste de Tukey.

O melhor desempenho entre os genótipos para o comprimento da parte aérea foi observado no URS 22, o qual atingiu 192,45 mm de comprimento no tratamento de menor concentração de NaCl, não diferindo estatisticamente do FAPA 4 (178, 72 mm), os quais atingiram 143,25 e 110,20 mm no tratamento de maior concentração de NaCl (100 mM), apresentando redução de 25,57 e 38,34%, respectivamente, em relação ao tratamento controle.

Tabela 5- Comprimento de raiz (mm plântula⁻¹) de plântulas de nove genótipos de aveia branca expostas às concentrações de 0,0; 25; 50; 75 e 100 mM de NaCl

Genótipo	Comprimento de raiz (CR mm)				
	Concentrações de NaCl (mM)				
	0,0	25	50	75	100
BARBARASUL	189,10 Aa*	186,85 Aa	175,80 Aba	144,47 Bb	86,30 Cc
FAPA 4	193,35 Aa	175,90 Ab	162,40 BCb	111,62 CDc	91,97 BCd
UFRGS 14	188,65 Aa	182,65 Aa	158,82 BCb	108,45 CDc	62,20 Dd
UFRGS 19	191,10 Aa	172,10 Ab	107,32 Dc	98,25 Dcd	86,07 Cd
UPF 15	193,85 Aa	184,22 Aa	180,22 Aa	117,42 Cb	106,00 Bb
UPF 16	138,25 Ba	91,26 Bb	64,22 Ec	30,92 Fd	24,72 Ed
UPF 18	191,35 Aa	183,12 Aa	155,65 Cb	151,85 ABb	89,20 BCc
URS 21	185,65 Aa	171,20 Aa	80,42 Eb	56,25 Ec	32,60 Ed
URS 22	178,10 Aa	174,00 Aa	170,92 ABCa	165,50 Aa	147,20 Ab

*Médias seguidas pelas mesmas letras maiúsculas, na coluna (genótipo), e minúsculas, na linha (concentração), não diferem estatisticamente entre si a 5% de probabilidade de erro, pelo teste de Tukey.

Tabela 6- Massa seca da parte aérea (mg plântula⁻¹) de plântulas de nove genótipos de aveia branca expostas às concentrações de 0,0; 25; 50; 75 e 100 mM de (NaCl)

Genótipo	Massa seca da parte aérea (MSPA)				
	Concentrações de NaCl (mM)				
	0,0	25	50	75	100
BARBARASUL	64,00 Ba*	72,00 CDa	72,00 BCa	71,75 Aa	46,75 CDEb
FAPA 4	79,25 Aa	85,25 ABa	76,00 ABa	64,75 ABb	52,75 BCDC
UFRGS 14	83,00 Aa	88,00 ABa	85,25 Aa	56,75 BCb	49,50 BCDEb
UFRGS 19	83,50 Aa	77,25 BCa	75,25 ABab	66,50 ABb	44,75 DEc
UPF 15	85,75 Aa	83,50 ABa	78,75 ABa	65,25 ABb	58,00 Bb
UPF 16	78,25 Aa	68,00 CDb	57,75 Dc	50,25 Cc	40,00 EFd
UPF 18	61,00 Ba	65,75 Da	62,50 CDa	65,75 ABa	56,25 BCa
URS 21	57,50 Ba	50,00 Ea	39,25 Eb	34,75 Db	31,75 Fb
URS 22	81,00 Ab	93,00 Aa	84,25 Aab	74,75 Ab	79,00 Ab

*Médias seguidas pelas mesmas letras maiúsculas, na coluna (genótipo), e minúsculas, na linha (concentração), não diferem estatisticamente entre si a 5% de probabilidade de erro, pelo teste de Tukey.

Tabela 7- Massa seca da raiz (mg plântula⁻¹) de plântulas de nove genótipos de aveia branca expostas às concentrações de 0,0; 25; 50; 75 e 100 mM de (NaCl)

Genótipo	Massa seca da raiz (MSR)				
	Concentrações de NaCl (mM)				
	0,0	25	50	75	100
BARBARASUL	46,50 Ba	47,25 Ba	47,25 Ba	44,00 Ba	44,25 Ba
FAPA 4	42,00 Ba	39,00 BCDA	37,25 CDab	29,75 CDbc	26,75 Cc
UFRGS 14	43,75 Ba	40,75 BCDA	38,75 BCa	29,50 CDb	24,75 Cb
UFRGS 19	44,25 Ba	38,00 CDab	32,25 CDbc	26,00 CDcd	23,50 Cd
UPF 15	41,50 Ba	37,00 CDa	34,00 CDab	26,25 CDbc	26,00 Cc
UPF 16	42,50 Ba	33,00 Db	29,75 DEbc	26,75 CDbc	25,00 Cc
UPF 18	26,75 Ca	23,75 Ea	21,00 Ea	22,25 Da	23,00 Ca
URS 21	80,25 Aa	79,75 Aa	79,25 Aa	67,25 Ab	55,00 Ac
URS 22	44,00 Ba	44,25 BCa	37,25 CDab	34,25 Cb	38,00 Bab

*Médias seguidas pelas mesmas letras maiúsculas, na coluna (genótipo), e minúsculas, na linha (concentração), não diferem estatisticamente entre si a 5% de probabilidade de erro, pelo teste de Tukey.

No entanto, a redução mais drástica da parte aérea entre os genótipos ocorreu no UPF 16, com 156,75 mm de altura no tratamento controle e 66,96 mm no tratamento com 100 mM de NaCl, tendo redução de 57,28%. O estresse salino provocou efeito prejudicial na morfologia das plântulas dos genótipos UPF 16 e URS 22, apresentando folhas de tamanho pequeno, túrgidas e envolvidas pelo coleótilo ao final do teste de germinação (Fig. 1).

O comprimento da raiz foi a variável mais afetada negativamente pelo estresse salino, apresentando diferenças mais expressivas acima de 50 mM de NaCl (Tab.5). O genótipo URS 22 foi o que apresentou melhor performance, atingindo 178,10 mm de comprimento da raiz principal no tratamento de menor concentração salina e de 147,20 mm no tratamento de maior concentração, com redução de apenas 17,35%, apresentando diferença significativa somente na última concentração, ou seja, em 100 mM de NaCl. Em contrapartida, o genótipo UPF 16 teve maior inibição do crescimento radicular, apresentando 138,25 mm na concentração de 0,0 mM de NaCl e 24,72 mm na concentração de 100 mM de NaCl, reduzindo 82,12% diferindo estatisticamente do controle a partir da concentração de 25 mM de NaCl, sendo observado que as raízes desse genótipo apresentaram tamanho reduzido e um pouco mais espessas no tratamento de 100 mM (Fig. 1).

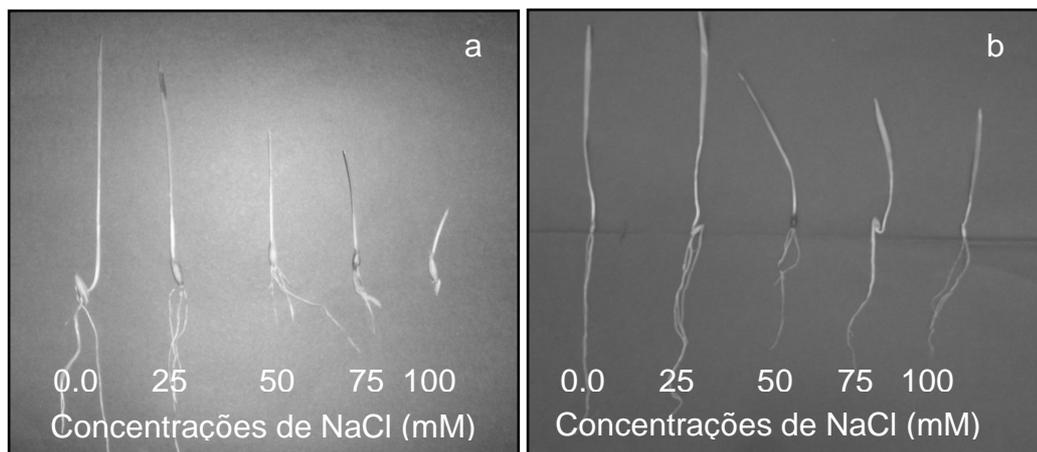


Figura 1 – Plântulas de dois genótipos de aveia branca UPF 16 (a) e URS 22 (b) crescidas em diferentes concentrações de cloreto de sódio (0,0; 25; 50; 75 e 100 mM de NaCl), após dez dias.

Reduções no comprimento de raiz foram observadas por AKBARIMOGHADDAM et al. (2011) em cultivares de trigo em resposta ao incremento dos níveis de salinidade. A inibição do crescimento da raiz é a principal

resposta em plantas submetidas ao estresse salino (MAIA et al., 2010), pois são os órgãos mais vulneráveis já que estão diretamente expostos às concentrações salinas (MUNNS; TESTER, 2008). O aumento das concentrações causa redução no potencial hídrico dos tecidos, provocando restrição no crescimento uma vez que as taxas de alongamento e divisão celular dependem diretamente do processo de extensibilidade da parede celular (ASHRAF; HARRIS, 2004), resultando em mudanças na morfologia, inibição do alongamento e no crescimento de raízes laterais (RUBBINIGG et al., 2004).

O acúmulo de massa seca da parte aérea apresentou redução estatisticamente significativa conforme o incremento das concentrações salinas para todos os genótipos, exceto para o UPF 18 (Tab. 6). O maior acúmulo foi obtido no genótipo URS 22, que produziu 81 mg de massa seca no tratamento controle e 79 mg no tratamento de 100 mM de NaCl. A maior redução foi de 48,88% no genótipo UPF 16, que teve massa seca de 78,25 mg no tratamento testemunha e 40,00 mg no tratamento de maior concentração de NaCl. Em relação a massa seca da raiz o genótipo URS 21, seguido de BARBARASUL e URS 22 foram os que apresentaram os maiores acúmulos na produção dessa variável na maior concentração salina (Tab. 7). Por outro lado, os menores acúmulos de biomassa da raiz, foram obtidos pelos genótipos FAPA 4, UFRGS 14, UFRGS 19, UPF 15, UPF 16, UPF 18 na maior concentração salina, sendo que o genótipo UFRGS 19 apresentou maior redução deste parâmetro (46,89%).

Confrontando a resposta dos nove genótipos de aveia para as variáveis massas seca de parte aérea e de raízes, verifica-se que o genótipo URS 22 mostrou maior incremento de massa seca na parte aérea enquanto que no genótipo URS 21, este acúmulo foi nas raízes. Esses resultados sugerem que o genótipo URS 22 alocou a maior parte dos assimilados na parte aérea e o genótipo URS 21 enviou para a raiz, sendo possível inferir que possuem diferenças nos mecanismos de defesa, de modo a assegurar seu crescimento. O restante dos genótipos reduziram sua produção de massa seca em ambas as partes, podendo caracterizá-los com maior sensibilidade à salinidade. Resultados semelhantes foram verificados por LIMA et al. (2005) onde a cultivar de arroz tolerante (BRS Bojurú) alocou maior quantidade de assimilados na raiz enquanto que o cultivar sensível (BRS Agrisul) reduziu a matéria seca em ambas as partes. Estas reduções, provavelmente tenham ocorrido devido ao aumento das concentrações salinas que reduzem o crescimento

de raiz devido à menor absorção de água, causando redução na velocidade dos processos fisiológicos e bioquímicos da germinação, resultando na formação de plântulas com crescimento reduzido e, conseqüentemente, com menor acúmulo de matéria seca da parte aérea e raízes (SILVA et al., 2007).

Analisando os resultados de crescimento dos nove genótipos de aveia branca submetidas às diferentes concentrações salinas através da correlação de Pearson entre as variáveis testadas (TG, PCG, IVG, CR, CPA, MSPA e MSR) (Tab. 8) é possível notar que o CR apresentou os maiores valores de correlação com o CPA (R=0,87) e a MSPA (R=0,75). A PCG foi mais correlacionada com o IVG (R=0,74) e o TG (R=0,71). Já o CPA teve maior correlação com a MSPA (R=0,77). Estes resultados demonstram que as variáveis CPA e MSPA podem ser usadas como variáveis auxiliares ao CR na seleção de genótipos quanto o grau de tolerância ou sensibilidade à salinidade.

Tabela 8- Coeficientes de correlação de Pearson entre as variáveis primeira contagem de germinação (PCG-%), teste de germinação (TG-%), comprimento de raiz e de parte aérea (CR, CPA-mm plântula⁻¹), massa seca de raiz e da parte aérea (MSR, MSPA-mg plântula⁻¹), de nove genótipos de aveia crescidos na presença de diferentes concentrações de cloreto de sódio (0,0; 25; 50; 75 e 100 mM de NaCl)

Variáveis	Coeficiente de Correlação de Pearson						
	PCG	IVG	TG	CR	CPA	MSR	MSPA
PCG	-	0,74**	0,71**	0,13 ^{ns}	0,29**	0,09 ^{ns}	0,22**
IVG		-	0,73**	0,25**	0,45**	0,31**	0,40**
TG			-	0,08 ^{ns}	0,19**	0,00 ^{ns}	0,16*
CR				-	0,87**	0,17*	0,75**
CPA					-	0,31**	0,77**
MSRP						-	0,10 ^{ns}
MSPA							-

**Significativo a 1% de probabilidade pelo teste t; *Significativo a 5% de probabilidade pelo teste t; ^{ns} = não significativo.

A partir da análise de correlação de Pearson foi identificado que as variáveis CR e CPA foram as que apresentaram maior correlação, permitindo selecionar dois genótipos contrastantes, URS 22 e UPF 16, caracterizados como tolerante e sensível, respectivamente, frente ao estresse salino, os quais foram analisados quanto a atividade das enzimas antioxidantes e teor de pigmentos fotossintéticos.

A atividade das enzimas antioxidantes (SOD, APX e CAT) foi analisada nos genótipos mais contrastantes, obtidos a partir dos experimentos anteriores, sendo utilizado o UPF 16 que foi caracterizado como o mais sensível e URS 22, classificado como tolerante às concentrações de NaCl testadas.

A atividade da enzima superóxido dismutase (SOD) aumentou em ambos os genótipos, de acordo com o incremento das concentrações de NaCl nos dois períodos de coleta (5 e 10 dias) (Fig. 2A), não apresentando diferença significativa entre as concentrações, sendo que o genótipo UPF 16 teve atividade desta enzima mais expressiva em relação ao URS 22, diferindo estatisticamente. Logo, estes resultados demonstram que o genótipo UPF 16 foi mais responsivo ao estresse oxidativo, por ter sido capaz de ter maior ativação da SOD devido ao acúmulo de superóxido ($O_2^{\bullet-}$) provocado pelo excesso de sais, principalmente nas fases iniciais de seu crescimento, aos cinco dias de tratamento. Entretanto, em resultados obtidos por COSTA et al. (2005) com genótipos de sorgo contrastantes, sensível (CSF18) e tolerante (CSF20), crescidos na concentração de 75 mM de cloreto de sódio, apresentaram aumento na atividade desta enzima, porém não houve diferença significativa desta enzima entre os genótipos.

A SOD é considerada uma enzima chave no metabolismo antioxidante, é a primeira linha de defesa contra o estresse oxidativo (POMPEU et al., 2008), sendo responsável pela dismutação do superóxido ($O_2^{\bullet-}$) para H_2O_2 (FOYER; NOCTOR, 2000; XIONG; ZHU, 2001), podendo suas isoformas atuarem nos cloroplastos, mitocôndrias, citoplasma, apoplasto e peroxissomos (BOWLER et al., 1992). Alguns autores relatam que a modulação positiva na atividade da SOD, é resultante da exposição ao estresse salino, sendo que esta resposta poderia estar relacionada à tolerância em situações de estresse (VAIDYANATHAN et al., 2003; DEMIRAL; TURKAN, 2005; KOCA et al., 2006; HU et al., 2008; RYANG et al., 2009). Entretanto, nos resultados encontrados no presente trabalho, o genótipo UPF 16 apresentou elevada atividade da SOD, menores taxas de crescimento e produção de biomassa e foi um dos genótipos mais afetados pelo estresse salino.

A atividade da enzima APX também aumentou nos dois genótipos, em ambos os períodos de avaliação (5 e 10 dias), conforme o incremento das concentrações salinas (Fig. 2B). No entanto, no genótipo UPF 16 houve maior atividade da enzima aos cinco dias em relação aos 10 dias. Acredita-se que a maior atividade da APX para o genótipo UPF 16 aos cinco dias deva-se a alta produção de H_2O_2 ,

proveniente da dismutação dos radicais superóxidos, exercida pela elevada atividade da SOD, para este mesmo genótipo, no mesmo período de avaliação.

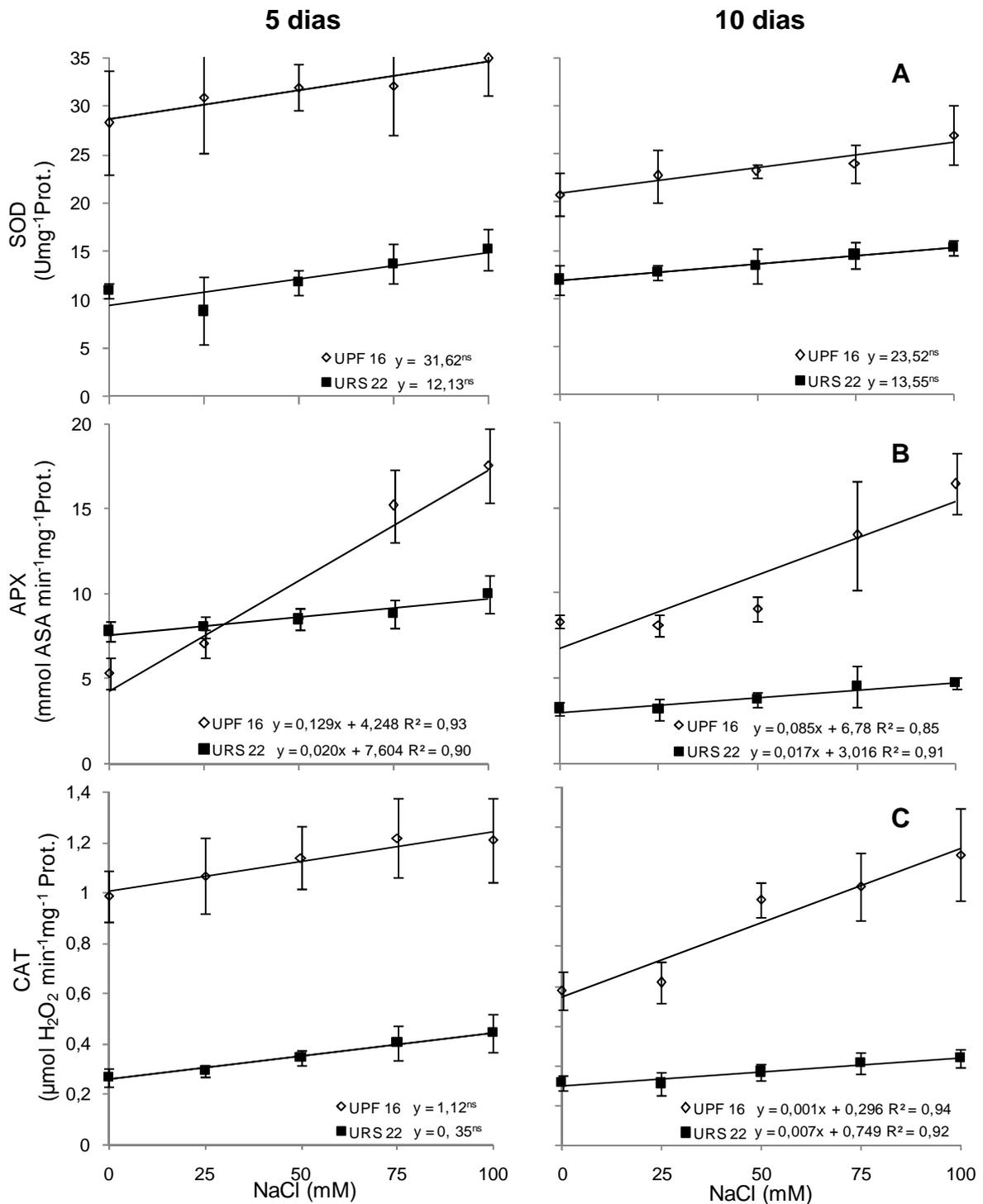


Figura 2. Atividade das enzimas SOD (A), APX (B) e CAT (C) na parte aérea de dois genótipos de aveia (URS 22 e UPF 16) aos 5 e 10 DAS sob diferentes concentrações de cloreto de sódio (0,0; 25; 50; 75 e 100 mM de NaCl). As barras representam o desvio padrão da média. ns* equação de regressão polinomial não significativa.

O aumento da atividade da APX minimiza os efeitos prejudiciais do estresse salino ademais, responde pela fina regulação da concentração do H_2O_2 em função da grande afinidade da APX com o peróxido de hidrogênio (MITTLER, 2002; ABOGADALLAH et al., 2010).

Houve incremento da atividade da enzima CAT da mesma forma que ocorreu para a atividade da SOD e APX, para os dois genótipos estudados, em ambas períodos de avaliação (Fig. 2C). A CAT também catalisa a dismutação do H_2O_2 em água e oxigênio (ZÁMOCKY; KOLLER, 1999), atuando nos peroxissomos e glioxissomos (VAN BREUSEGEM et al., 2001). Por possuir menor afinidade pelo peróxido em relação a APX, não é a principal enzima de atuação na remoção do H_2O_2 nas plantas (INZÉ; VAN MONTAGU, 1995; ASAI et al., 2004), atuando somente quando há excesso do mesmo, no interior das células. Em diferentes espécies como *Sesamum indicum* (KOCA et al., 2007), *Cassia angustifolia* (AGARWAL; PANDEI, 2004), *Echinochloa crusgalli* L. (ABOGADALLAH et al, 2010) e *Chenopodium álbum* (YAO et al., 2010) foi observado incremento da atividade da CAT, caracterizando habilidade adaptativa frente às espécies reativas de oxigênio.

Os resultados da atividade das enzimas antioxidantes obtidos para os genótipos UPF 16 e URS 22, caracterizados como sensível e tolerante, respectivamente, estão de acordo com os resultados obtidos no crescimento da parte aérea e raízes. Tendo em vista que a tolerância à salinidade geralmente é um fator correlacionado com maior eficiência de ativação do sistema antioxidante (JUAN et al., 2004), neste caso o sistema enzimático antioxidante mais eficiente foi aquele que sofreu menores abalos, ou seja, do genótipo URS 22. É provável que o genótipo URS 22 tenha outros mecanismos de tolerância à salinidade, diferentes do aumento da atividade de enzimas antioxidantes. Desta forma, estudos complementares com estes genótipos se fazem necessários para determinar o mecanismo de tolerância à salinidade.

Para o genótipo URS 22 o decréscimo do teor de clorofila *a* e *total* ocorreu a partir das concentrações de 30 e 25 mM de NaCl, enquanto que para o genótipo UPF 16 essa redução ocorreu de acordo com o acréscimo de NaCl (Figs. 3A e 3C).

Apesar de não haver equação da reta significativa para o teor de clorofila *b*, pode se verificar decréscimo deste pigmento a partir da concentração de 100 e 75 mM de NaCl para os genótipos URS 22 e UPF 16, respectivamente (Fig. 3B).

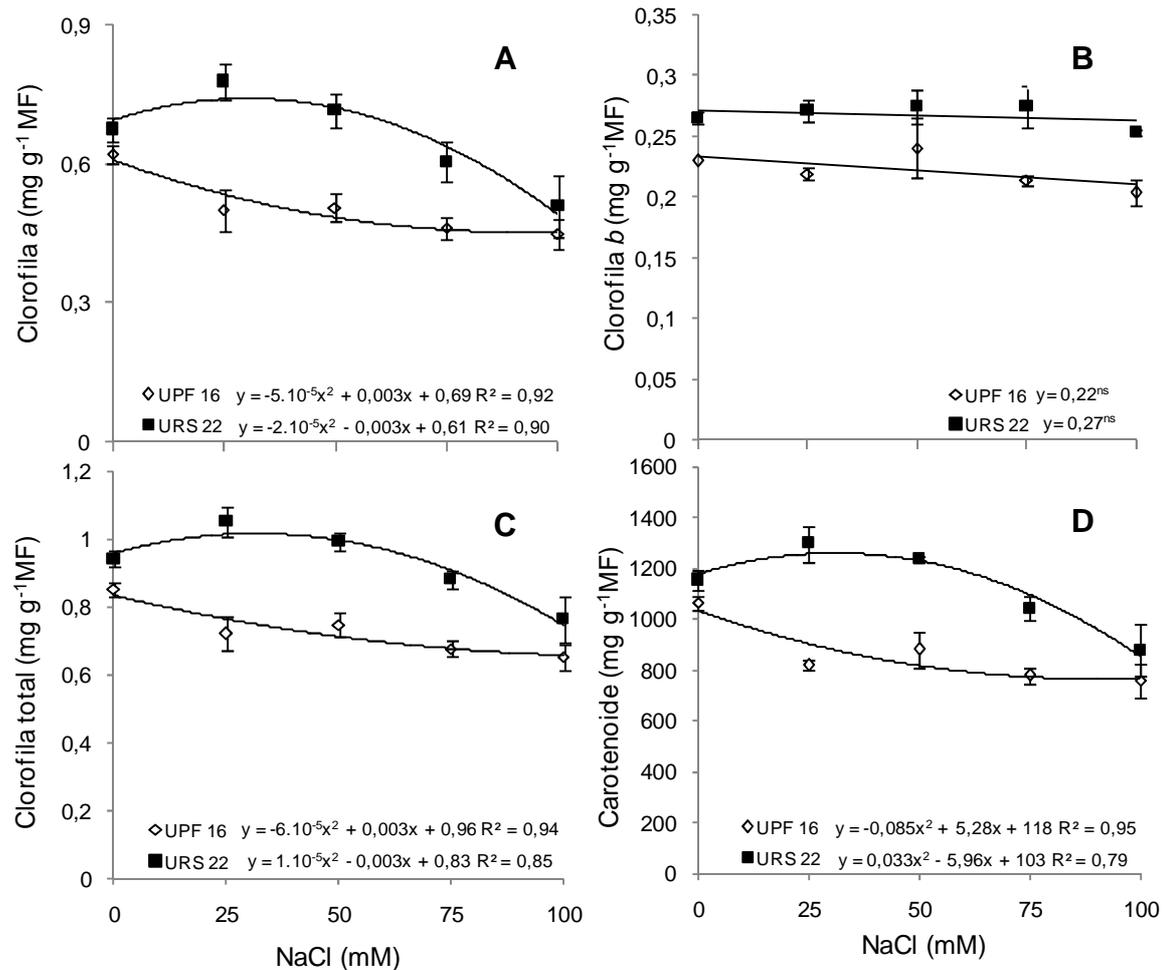


Figura 3– Teor de clorofila a (A), b (B), total (C) e de carotenoides (D) em plântulas de dois genótipos de aveia branca (UPF 16 e URS 22) crescidas aos 10 DAS na presença de diferentes concentrações de cloreto de sódio (0,0; 25; 50; 75 e 100 mM de NaCl). As barras representam o desvio padrão da média. ns, equação de regressão polinomial não significativa.

Reduções no conteúdo de pigmentos também foram obtidas por CAMARGO et al. (2008) em plantas de sorgo em resposta ao aumento de estresse salino. Esta redução, segundo SANTOS (2004) e MUNNS; TESTER (2008) é resultado do desequilíbrio nas atividades fisiológicas e bioquímicas promovidas pelo teor de sais, além do tolerado pelas culturas, que quando em excesso, estimulam a atividade enzimática da clorofilase que degrada as moléculas dos pigmentos fotossintetizantes e induz a destruição estrutural dos cloroplastos, provocando também o desbalanceamento e perda de atividade das proteínas de pigmentação. O que confirma maior tolerância do genótipo URS 22 em relação às concentrações salinas estudadas.

O teor de carotenoides apresentou resposta semelhante aos teores de clorofila, sendo possível verificar decréscimo deste pigmento em concentrações

superiores a 31,08 mM de NaCl para o genótipo URS 22 enquanto que para o genótipo UPF 16 o decréscimo do teor de carotenoides ocorre de acordo com a adição de NaCl (Fig. 4D), demonstrando maior sensibilidade. Uma vez que os teores de clorofila e carotenoides nos tecidos vegetais são utilizados para estimar o potencial fotossintético das plantas, devido a sua ligação direta com a absorção e transferência de energia luminosa, no crescimento e na adaptação a diversos ambientes (REGO; POSSAMI, 2006). Desta forma, pode-se dizer que o genótipo URS 22 é mais tolerante ao estresse salino, do que o genótipo UPF 16, por apresentar decréscimo desses pigmentos a partir de concentrações superiores de NaCl. Resposta semelhante foi verificada por LIMA et al. (2004) em cultivar de arroz sensível BRS Agrisul, o estresse salino induz a degradação de β -caroteno e a redução na formação de zeaxantina, acarretando na diminuição do teor de carotenoides (SHARMA; HALL, 1991), pigmentos envolvidos diretamente na proteção contra a fotoinibição (LIMA et al., 2004).

4. CONSIDERAÇÕES FINAIS

O aumento nas concentrações de cloreto de sódio não causou redução significativa para variável germinação e primeira contagem de germinação para maioria dos genótipos de aveia branca estudados, com exceção dos genótipos BARBARASUL, UFRGS 14 e URS 21, que tiveram redução branda na porcentagem final da germinação em função do incremento das concentrações salinas. Apesar disso, causou atrasos significativos no índice de velocidade de germinação da maioria dos genótipos, onde apenas os genótipos URS 22 e UPF 16 não foram influenciados negativamente pelo incremento das concentrações salinas.

No entanto, os efeitos do estresse salino foram mais prejudiciais e visíveis nas variáveis comprimento da parte aérea e raiz dos genótipos, bem como no acúmulo de massa seca. O comprimento de raiz e da parte aérea foram os parâmetros que permitiram a distinção entre os genótipos, possibilitando, a selecionar dois genótipos contrastantes: URS 22 (tolerante) e UPF 16 (sensível). Os parâmetros de massa seca da parte aérea e da raiz podem ser utilizados como auxiliares na caracterização de genótipos de aveia quanto à tolerância à salinidade em condições semelhantes as utilizadas nesta pesquisa.

A maior atividade das enzimas antioxidantes SOD, APX e CAT foi evidenciada no genótipo considerado sensível (UPF 16) comprovando ter sofrido maior estresse oxidativo, devido ao efeito osmótico e iônico do incremento das concentrações de NaCl.

Esse estresse também acarretou diminuições no teor de pigmentos fotossintéticos nos genótipos URS 22 e UPF 16, sendo que o genótipo UPF 16 teve maior decréscimo dos pigmentos fotossintéticos (clorofila e carotenoides), de acordo com o aumento das concentrações de NaCl.

5. CONCLUSÕES

- O aumento das concentrações de cloreto de sódio exerce redução nas variáveis CPA e CR, bem como, na produção de massa seca (MSPA e MSR);
- as variáveis CR e CPA permitem caracterizar os genótipos frente ao estresse salino;
- o genótipo URS 22 é considerado tolerante e o UPF 16, sensível nas condições em que foi realizado o experimento;
- a atividade das enzimas antioxidantes (SOD, APX e CAT) é maior no genótipo sensível (UPF 16) e o teor de pigmentos fotossintéticos (clorofila *a*, *b*, *total* e carotenoides) é menor no mesmo, confirmando ter sofrido maiores danos oxidativos em função do incremento das concentrações de cloreto de sódio.

REFERÊNCIAS

- ABOGADALLAH, G. M.; SERAG, M. M.; QUICK, P. W. Fine and coarse regulation of reactive oxygen species in the salt tolerant mutants of barnyard grass and their wild-type parents under salt stress. **Physiologia Plantarum**, v. 138, p. 60-73, 2010.
- ADAM, P. **Salt marsh ecology**. Cambridge university press, New York, 1990, 461p.
- AGARWAL, S.; PANDEY, V. Antioxidant enzyme responses to NaCl stress in *Cassia angustifoli*. **Biologia Plantarum**, v. 48, p. 555-560, 2004.
- AKBARIMOGHADDAM, H.; GALAVI, M.; GHANBARI, A.; PANJEHKEH, N. Salinity effects on seed germination and seedling growth of bread wheat cultivars. **Trakia Journal of Sciences**, v. 9, p. 43-50, 2011.
- AKINCI, I. E.; AKINCI, S. YILMAZ, K.; DIKICI, H. Response of eggplant varieties (*Solanum melongena*) to salinity in germination and seedling stages. New Zealan, **Journal of Crop and Horticultural Science**, v. 32, p. 193-200, 2004.
- ALSCHER, R. G.; DONAHUE, J. L.; CRAMER, C. L. Reactive oxygen species and antioxidants: Relationships in green cells. **Plant Physiology**, v. 100, p. 224-233, 2002.
- AMTMANN, A.; SANDERS, D. Mechanism of Na⁺ uptake by plant cells. **Advances in Botanical Research**, v. 29, p. 76-112, 1999.
- APEL, K.; HIRT, H. Reactive oxygen species: Metabolism, oxidative stress, and signal transduction. **Annual Review Plant Biotechnology**, v. 55, p. 373-399, 2004.
- APSE, M. P.; AHARON, G. S.; SNEDDEN, W. A.; BLUMWALD, E. Salt tolerance conferred by overexpression of a vacuolar Na⁺/H⁺ antiport in *Arabidopsis*. **Science**, v. 285, p. 1656-1658, 1999.

ARNON, D. I.; Copper enzymes in isolated chloroplast. Polyphenol oxidases in *Beta vulgaris*. **Plant Physiology**, v. 24, p. 1-14, 1949.

ASAI, N.; MATSUYAMA, T.; TAMAOKI, M.; NAKAJIMA, N.; KUBO, A.; AONO, M.; KATO, T.; TABATA, S.; SHIRANO, Y.; SHIBATA, D.; HAYASHI, H.; MULLINEAUS, P.M.; SAJI, H. Compensation for lack of a cytosolic ascorbate peroxidase in an *Arabidopsis* mutant by activation of multiple antioxidative systems. **Plant Science**, v. 166, p. 1547-1554, 2004.

ASHRAF, M.; AHMAD, S. Influence of sodium chloride on ion accumulation, yield components and fibre characteristics in salt-tolerant and salt-sensitive lines of cotton (*Gossypium hirsutum* L.) **Field Crops Research**, v. 66, p. 115-127, 2000.

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

ASHRAF, M.; HARRIS, P. J. C. Potential biochemical indicators of salinity tolerance in plants. **Plant Science**, London, v. 166, p.3-16, 2004.

AZEVEDO-NETO, A. D.; PITSCO, J. T.; ENEAS-FILHO, J.; DE ABREU, C. E. B.; GOMES-FILHO, E. Effect of salt stress on antioxidative enzymes and lipid peroxidation in leaves and roots of salt-tolerant and salt-sensitive maize genotypes. **Environmental Experimental Botany**, v. 56, p. 87-94, 2006.

AZEVEDO, R. A. et al. Response of antioxidant enzymes to transfer from elevated carbon dioxide to air and ozone fumigation, in the leaves and roots of wild-type and a catalase-deficient mutant of barley. **Physiologia Plantarum**, v. 104, p.280-292, 1998.

BARKLA, B. J.; ZINGARELLI, L.; BLUMWALD, E.; SMITH, J. A. C. Tonoplast Na⁺/H⁺ antiport activity and its energization by the vacuolar H⁺-ATPase in the halophytic plant *Mesembryanthemum crystallinum* L. **Plant Physiology**, v. 109, p. 549-556, 1995.

BARROSO, C. M.; FRANKE, L. B.; BARROSO, I. B. Substrato e luz na germinação das sementes de rainha-do-abismo. **Horticultura Brasileira**, v. 28, p.236-240, 2010.

BARTELS, D.; SUNKAR, R. Drought and salt tolerance in plants. **Plant Science**, v.24: p.23-58, 2005.

BAYUELO–JIMENEZ, J. S.; CRAIG, R.; LYNCH, J.P. Salinity tolerance of *Phaseolus* species during germination and early seedling growth. **Crop Science**, 42, p. 2184-2192, 2002.

BERTHOMIEU, P.; CONÉJÉRO, G.; NUBLAT, A.; BRACKENBURY, W. J.; LAMBERT, C.; SAVIO C.; UOZUMI, N.; OIKI, S.; YAMADA, K.; CELLIER, F.; GOSTI, F.; SIMONNEAU, T.; ESSAH, P. A.; TESTER, M.; VÉRY, A. A.; SENTENAC, H.; CASSE, F. Functional analysis of AtHKT1 in *Arabidopsis* shows that Na⁺ recirculation by the phloem is crucial for salt tolerance. **The EMBO Journal**, v. 22, p. 2004-2014, 2003.

BETHKE, P. C.; DREW, M. C. Stomatal and nonstomatal components to inhibition of photosynthesis in leaves of *Capsicum annum* during progressive exposure to NaCl salinity. **Plant Physiology**, v. 99, p. 219-226, 1992.

BISCHOFF J.; WARNER, H. Salt salinity tolerance. **College of Agriculture and Biological Science**, South Dakota State University, 1999.

BLUMWALD, E.; AHARON, G. S.; APSE, M. P. Sodium transport in plant cells. **Biochimica et Biophysica Acta - Biomembranes**, Amsterdam, v.1465, p.140-151, 2000.

BLUMWALD, E.; POOLE, R. J. Salt tolerance in suspension cultures of sugar beet. Induction of Na⁺/H⁺ antiport activity at the tonoplast by growth in salt. **Plant Physiology**, v. 83, p. 884-887, 1987.

BOWLER, C; VAN MONTAGUM, M.; INZÉ, D. Superoxide dismutase and stress tolerance. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v.43, p. 83-116, 1992.

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

BRASIL. Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. **Regras para análise de sementes**. Brasília, 2009. 398 p.

BRAY, C. F. Biochemical processes during the osmopriming of seeds. In: KIGEL, J.; GALILI, G. **Seed development and germination**. New York: Marcel Dekker, 1995. p.767-789.

BRAY, E. A.; BAILEY-SERRES, J.; WERETILNYK, E. Responses to abiotic stresses. In: BUCHANAN, B.B.; GRUISSEM, W. JONES, R.L. (eds). **Biochemistry & Molecular Biology of Plants**. Rockville. **American Society of Plant Physiologists**, v.22, p. 1158-1203, 2000.

BYRT, C. S.; PLATTEN, J. D.; SPIELMEYER, W.; JAMES, R. A.; LAGUDAH, E. S.; DENNIS, E. S.; TESTER, M.; MUNNS, R. HKT1; 5-like cation transporters linked to Na⁺ exclusion loci in wheat, Nax2 and Kna1. **Plant Physiology**, v. 143, p. 1918-1928, 2007.

CAMARGO, P. M. P.; COSTA, R. C.; BARRETO, A. G. T.; NETO, C. F. O.; CRUZ, F. J. R. 2008. Mecanismos de tolerância ao estresse salino relacionados com o metabolismo de nitrogênio e ajustamentadores osmótico em plantas de sorgo (*Sorghum bicolor* (L.) Moench). VI Seminário de Iniciação Científica/UFRA e XII Seminário de Iniciação Científica da EMBRAPA.

CAMP, R. G. L.; PRZYBYLA, D.; OCHSENBEIN, C.; LALOI, C.; KIM, C.; CHEN, H. X.; GAO, H. Y.; AN, S. Z.; LI, J. Dissipation of excess energy in Mehler-peroxidase reaction in Rumex leaves during salt shock. **Photosynthetica**, v. 42, p. 117-122, 2004.

CARNEIRO, P. T.; FERNANDES, P. D.; GHEYI, H. R.; SOARES, F. A. L. Germination and initial growth of precocious dwarf cashew genotypes under saline conditions. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola**, Campina Grande, v.6, p.199-206, 2002.

CATALAN, L.; BALZARINI, Z.; ALESNIK, E.; SERENO, R.; KARLIN, U. Effects of salinity on germination and seedling growth of *Prosopis flexuosa* (D.C.). **Forest Ecology and Management**, v.63, p.347-357, 1994.

CHAO, D. Y.; LUO, Y. H.; SHI, M.; LUO, D.; LIN, H. X. Salt responsive genes in Rice revealed by cDNA microarray analysis. **Cell Research**, v. 15, p. 796-810, 2005.

CHAPARZADEH, N.; AMICO, M. L, NEJAD, R. K.; IZZO, R.; IZZO, F. N.; Antioxidative responses of *Calendula officinalis* under salinity conditions. **Plant Physiology Biochemistry**, v. 42, p. 695-701, 2004.

CHA-UM, S.; VEJCHASARN, P.; KIRDMANEE, C. An effective defensive response in Thai aromatic rice varieties (*Oryza sativa* L. spp. *indica*) to salinity. **Journal of Crop Science Biotechnology**, v. 10, p. 257-264, 2007.

CHEN, Z. H.; POTTOSIN, I. I.; CUIN, T. A.; FUGLSANG, A.T.; TESTER, M.; JHA, D.; ZEPEDA-JAZO, I.; ZHOU, M.; PALMGREN, G.; NEWMAN, A.; SHABALA, S. Root plasma membrane transporters controlling K^+/Na^+ homeostasis in salt-stressed barley. **Plant Physiology**, v. 145, p. 1714-1725, 2007.

CICEK, N.; CAKIRLAR, H. Changes in some antioxidant enzyme activities in six soybean cultivars in response to long-term salinity at two different temperatures. **General and Applied Plant Physiology**, v. 34, p. 267-280, 2008.

COLMENERO-FLORES, J. M.; MARTÍNEZ, G.; GAMBA, G.; VÁZQUEZ, N.; IGLESIAS, D. J.; BRUMÓS, J.; TALÓN, M. Identification and functional characterization of cation-chloride cotransporters in plants. **The Plant Journal**, v. 50, p. 278-292, 2007.

COSTA, P. H. A.; NETO, A.; BEZERRA, M.; PRISCO, J.; FILHO, E. Antioxidant-enzymatic system of two sorghum genotypes differing in salt tolerance. **Brazilian Journal Plant Physiology**, v. 17, p. 353-361, 2005.

CRUZ, C. D. **Programa Genes**: Aplicativo computacional em genética e estatística, Viçosa: UFV, 2001. 648p.

DEMIRAL, T.; TURKAN, I. Comparative lipid peroxidation, antioxidant defense systems and proline content in roots of two rice cultivars differing in salt tolerance. **Environmental Experimental Botany**, v. 53, p. 247-257, 2005.

DIÉDHIOU, C. J. Mechanisms of salt tolerance: sodium, chloride and potassium homeostasis in two rice lines with different tolerance to salinity stress. Phd thesis, University of Bielefeld, Germany, 2006.

DIONISIO-SESE, M. L.; TOBITA, S. Antioxidant responses of rice seedlings to salinity stress. **Plant Science**, v. 135, p.1-9, 1998.

EL-HENDAWY, S. E.; HU, Y.; SAKAGAMI, J. I.; SCHMIDHALTER, U. Screening Egyptian Wheat Genotypes for Salt Tolerance at Early Growth Stages. **International Journal of Plant Production**. v. 5, p. 283-298, 2011.

FARIAS, S. G. G.; FREIRE, A. L. O.; SANTOS, D. R. S.; BAKKE, I. A.; SILVA, R. B. Efeitos dos estresses hídrico e salino na germinação de sementes de gliricídia [*Gliricidia sepium* (Jacq.) Steud.]. **Revista Caatinga**, v. 22, p.152- 157, 2009.

FERNANDES, P. D.; GHEYI, H. R.; ANDRADE, E. P.; MEDEIROS, S. S. Biossalinidade e produção agrícola. In: GHEYI, H. R.; DIAS, N. S.; LACERDA, C. F. **Manejo da salinidade na agricultura**. Fortaleza, INCT Sal, 2010. 472p.

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 Plant Physiology**, v. 20, p. 51-59, 2008.

FERREIRA-SILVA, S. L.; VOIGT, E. L.; VIÉGAS, R. A.; PAIVA, J. R.; SILVEIRA, J. A. G. Influence of rootstocks on the resistance of cashew plantlets to salt stress. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 44, p.361-367, 2009.

FLOWERS, T. J; COLMER, T. D. Salinity tolerance in halophytes. **New Phytologist**, Brighton, v. 179, p. 945-963, 2008.

FLOWERS, T. J., LÄUCHLI, A. Sodium versus potassium: substitution and compartmentalization. In: Läuchli A, Bielecki RL, eds. Inorganic plant nutrition, Berlin Springer-Verlag, 1983, v. 15, p. 651-681.

FLOWERS, T. J.; TROKE, P. F.; YEO, A. R. The mechanism of salt tolerance in halophytes. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 28, p. 89-121, 1977.

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

FRANCO, O. L.; ENÉAS-FILHO, J.; PRISCO, J. T.; GOMES-FILHO, E. Effects of CaCl_2 on the growth and osmoregulator accumulation in NaCl stressed cowpea seedlings. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v.11, p.145-151, 1999.

FU, H. H.; LUAN, S. AtKUP1: a dual-affinity K^+ transporter from Arabidopsis. **Plant Cell**, v. 10, p. 63-74, 1998.

FUKUDA, A.; NAKAMURA, A.; TANAKARA, Y. Molecular cloning and expression of the Na^+/H^+ exchanger gene in *Oryza sativa*. **Biochimica et Biophysica Acta**, v. 1446, p. 149-155, 1999.

FUKUDA, A.; NAKAMURA, A.; TAGIRI, A.; TANAKA, H.; MIYAO, A.; HIROCHIKA, H.; TANAKA, Y. Function, intracellular localization and the importance of salt tolerance of a vacuolar Na^+/H^+ antiporter from rice. **Plant and Cell Physiology**, v. 45, p. 146-159, 2004.

GARCIA, A. B.; ENGLER, J. A.; IYER, S.; GERATS, T.; VAN MONTAGU, M.; CAPLAN, A. B. Effects of osmoprotectants upon NaCl stress in rice. **Plant Physiology**, v.115, p.159-169, 1997.

GARCIADEBLÁS, B.; SENN, M. E.; BAÑUELOS, M. A.; RODRÍGUEZ-NAVARRO, A. Sodium transport and HKT transporters: the Rice model. **The Plant Journal**, v. 34, p. 788-801, 2003.

GHALOO, S. H.; SOOMRO, Z. A.; KHAN, N. U.; BIBI, Z.; KHAN, I. U.; KAKAR, M. S.; TARAN, S. A.; RAJPER, A. A. Response of wheat genotypes to salinity at early growth stages. **Pakistan Journal of Botany**, v. 43, p. 617-623, 2011.

GHEYI, H. R. Problemas de salinidade na agricultura irrigada. In: OLIVEIRA, T. S.; ASSIS JR., R. N.; ROMERO, R. E.; SILVA, J. R. C. (eds). Agricultura, sustentabilidade e o semi-árido. Fortaleza: Sociedade Brasileira de Ciências do Solo, 2000, p. 329-346.

GIANELLO, C.; TEDESCO, M. J.; BISSANI, C. A. **Princípios de Fertilidade de Solo**. Departamento de Solos, UFRGS. Porto Alegre (RS), 1995. 277 p.

GIANNOPOLITIS, C. N.; RIES, S. K. Superoxide dismutases. **Plant Physiology**, v. 59, p.309-314, 1977.

GOBERT, A.; PARK, G.; AMTMANN, A.; SANDERS, D.; MAATHUIS, F. J. M. *Arabidopsis thaliana* cyclic nucleotide gated channel 3 forms a non-selective ion transporter involved in germination and cation transport. **Journal of Experimental Botany**, v. 57, p. 791-800, 2006.

GOLLDACK, D.; SU, H.; QUIGLEY, F., KAMASANI, U. R.; OZ-GARAY, C. M.; BALDERAS, E.; POPOVA, O. V.; BENNETT, J.; BOHNERT, H. J.; PANTOJA, O. Characterization of a HKT-type transporter in rice as a general alkali cation transporter. **The Plant Journal**, v. 31, p. 529-542, 2002.

GREENWAY, H.; R. MUNNS. Mechanisms of salt tolerance in nonhalophytes. **Annual Review Plant Physiology**, v. 31, p. 149-190, 1980.

GUO, K. M.; BABOURINA, O.; CHRISTOPHER, D. A.; BORSICS, T.; RENGEL, Z. The cyclic nucleotide-gated channel, AtCNGC10, influences salt tolerance in *Arabidopsis*. **Physiologia Plantarum**, v. 134, p. 499-507, 2008.

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

HALFTER, U.; ISHITANI, M.; ZHU, J. K. The *Arabidopsis* SOS2 protein kinase physically interacts with and is activated by the calcium-binding protein SOS3. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 97, p. 3730-3734, 2000.

HALL, D.; EVANS, A. R.; NEWBURY, H. J.; PRITCHARD, J. Functional analysis of *CHX21*: a putative sodium transporter in *Arabidopsis*. **Journal of Experimental Botany**, v. 57, p. 1201-1210, 2006.

HAMEED, A.; NASEER, S.; IQBAL, T.; SYED, H.; HAQ, M.A. Effects of NaCl salinity on seedling growth, senescence, catalase and protease activities in two wheat genotypes differing in salt tolerance. **Pakistan Journal of Botany**, 40, p. 1043-1051, 2008.

HARINASUT, P.; POONSOPA, D.; ROENGMONGKOL, K.; CHAROENSATAPORN, R. Salinity effects on antioxidant enzymes in mulberry cultivar. **Science Asia**, v. 29, p. 109-113, 2003.

HARO, R.; BANUELOS, M. A.; SENN, M. E.; BERRERO-GIL, J.; RODRÍGUEZ-NAVARRO, A. *HKT1* mediates sodium uniport in roots: Pitfalls in the expression of *HKT1* in yeast. **Plant Physiology**, v. 139, p. 1495-1506, 2005.

HARTWIG, I. **Tolerância ao alumínio e eficiência da seleção indireta pelo caráter massa de panícula em populações segregantes de aveia (*Avena sativa* L.)**. 2007. 123p. Tese (Doutorado) – Programa de Pós-Graduação em Agronomia. Universidade Federal de Pelotas, Pelotas.

HASEGAWA, P. M.; BAESSAN, R. A.; ZHU J. K.; BOHNERT, H. J. Plant cultivar and molecular responses to high salinity, **Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology**, v. 51, p. 463-499, 2000.

HASSIDIM, M.; BRAUN, Y.; LERNER, H. R.; REINHOLD, L. Na⁺/H⁺ and K⁺/H⁺ antiport in root membrane vesicles isolated from the halophyte *Atriplex* and the glycophyte cotton. **Plant Physiology**, v. 94, p. 1795-1801, 1990.

HEIDARI, M. Antioxidant activity and osmolyte concentration of sorghum (*Sorghum bicolor*) and wheat (*Triticum aestivum*) genotypes under salinity stress. **Asian Journal Plant Science**, v. 8, p. 240-244, 2009.

HERNÁNDEZ, J. A.; FERRER, M. A.; JIMÉNEZ, A.; BARCELÓ, A. R.; SEVILLA, F. Antioxidant systems and O₂-/H₂O₂ production in the apoplast of pea leaves. Its relations with salt-induced necrotic lesions in minor veins. **Plant Physiology**, v. 127, p. 817-831, 2001.

HERNANDEZ, J. A., JIMENEZ, A. MULLINEAUX, P.; SEVILLA, F. Tolerance of pea (*Pisum sativum* L.) to long term salt stress is associated with induction of antioxidant defences. **Plant Cell Environment**, v. 23, p. 853-862, 2000.

HOLANDA, A. C.; SANTOS, R. V.; SOUTO, J. S.; ALVES, A. R. Desenvolvimento inicial de espécies arbóreas em ambientes degradados por sais. **Revista de Biologia e Ciências da Terra**, Campina Grande, v. 7, p. 39-50, 2007.

HORIE, T.; COSTA, A.; KIM, T. H.; HAN, M. J.; HORIE, R.; LEUNG, H-Y; MIYAO, A.; HIROCHIKA, H.; SCHROEDER, J. I. Rice OSHKT2; 1 transporter mediates large Na⁺ influx component into K⁺-starved roots for growth. **EMBO Journal**, v. 26, p.3003-3014, 2007.

HUANG, S.; SPIELMEYER, W.; LAGUDAH, E. S.; JAMES, R. A.; PLATTEN, J. D.; DENNIS, E. S.; MUNNS, R. A sodium transporter (*HKT7*) is a candidate for *NAX1*, a gene for salt tolerance in durum wheat. **Plant Physiology**, v. 142, p. 1718-1727, 2006.

HU, W. H.; SONG, X. S.; SHI, K.; XIA, X. J.; ZHOU, Y. H.; YU, J. Q. Changes in electron transport, superoxide dismutase and ascorbate peroxidase isoenzymes in chloroplasts and mitochondria of cucumber leaves as influenced by chilling. **Photosynthetica**, v. 46, p.581-588, 2008.

INZÉ, D.; VAN MONTAGU, M. Oxidative stress in plants. **Curr. Opinion Biotechnology**, v. 6, p. 153-158, 1995.

JEBARA, M.; MOHAMED, E. A.; PAYRE, H.; JEAN-JACQUES, D. Nodule conductance varied among common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) genotypes under phosphorus deficiency. **Journal Plant Physiology**, v. 162, p. 309-315, 2005.

JOSEPH, B.; JINI, D. Development of Salt Stress-tolerant Plants by Gene Manipulation of Antioxidant Enzymes. **Asian Journal of Agricultural Research**, v. 5, p.17-27, 2011.

JUAN, M.; RIVERO, M. R.; ROMERO, L.; RUIZ, J. M. Evaluation of some nutritional and biochemical indicators in selecting salt-resistant tomato cultivars. **Environmental and Experimental Botany**, v. 54, p. 193-201, 2004.

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

KADER, M. A, LINDBERG, S. Uptake of sodium in protoplasts of salt-sensitive and salt-tolerant cultivars of rice, *Oryza sativa* L. determined by the fluorescent dye SBFI. **Journal of Experimental Botany**, v. 422, p. 3149-3158, 2005.

KANG, S.; TITUS, J. S. Increased proteolysis of senescing rice leaves in the presence of NaCl and KCl. **Plant Physiology**, v. 91; p.1232-1237, 1989.

KARTASHOV, A. V., N. L. RADYUKINA, Y. V. IVANOV, P. P. PASHKOVSKII, N. I. SHEVYAKOVA; KUZNETSOV, V. V. Role of antioxidant systems in wild plant adaptation to salt stress. **Journal Plant Physiology**, v. 55, p. 463-468, 2008.

KAWANO, N.; ITO, O.; SAKAGAMI, J. Morphological and physiological responses of rice seedlings to complete submergence (Flash flooding). **Annual Botany**, v. 103, p. 161-169, 2009.

KAYMAKANOVA, M.; STOEVA, N.; MINCHEVA, T. Salinity and its effect on the physiological response of bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **J. Central European Agriculture**, v. 9, p. 749-756, 2009.

KHAN, M. A.; GUL, B. Salt tolerant plants of coastal sabkhas of Pakistan. In: Sabkha Ecosystems. H. Barth and B. Boer (eds.). **Kluwer Academic Press**, Netherlands, 2002.

KHAN, M. A.; QAISER, M. Halophytes of Pakistan: Distribution, Ecology, and Economic Importance. In: Sabkha Ecosystems. M. A. Khan, H. Barth, G. C. Kust and B. Boer (eds.). Vol. II: Springer, Netherlands, p. 129-153, 2006.

KHAN, M. H.; PANDA, S. K. Alterations in root lipid peroxidation and antioxidative responses in two rice cultivars under NaCl-salinity stress. **Acta Physiology Plant**, v. 30, p. 91-89, 2008.

KLAFKE, A. V. **Desempenho de sementes nuas e revestidas de Azevém anual (*Lolium multiflorum* Lam.) em condições de estresse salino**. 2008. 191f. Dissertação (Doutorado) – Programa de Pós Graduação em Zootecnia. Faculdade de Agronomia. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre.

KNIGHT, H.; TREWAVAS, A.J.; KNIGHT, M. R. Calcium signaling in *Arabidopsis thaliana* responding to drought and salinity. **Plant Journal**, v. 12, p. 1067-1078, 1997.

KOCA, H. et al. The effect of salt stress on lipid peroxidation, antioxidative enzymes and proline content of sesame cultivars. **Environmental and Experimental Botany**, v. 60, p. 344-351, 2007.

KOPP, M. M; LUZ, V. K; MAIA, L. C; SOUZA, R. O; CARVALHO, F. I. F; OLIVEIRA, A. C Avaliação de genótipos de aveia branca sob estresse de ácidos orgânicos. **Bragantia**, v.68, p. 329-338, 2009.

KOPYRA, M.; GWÓŹDŹ E. A. Nitric oxide stimulates seed germination and counteracts the inhibitory effect of heavy metals and salinity on root growth of *Lupinus luteus*. **Plant Physiology Biochemistry**, v. 41, p. 1011-1017, 2003.

KRONZUCKER, H. J; SZCZERBA, M. W.; MOAZAMI-GOUDARZI, M.; BRITTO, D. V. The cytosolic Na⁺:K⁺ ratio does not explain salinity-induced growth impairment in

barley: a dual-tracer study using $^{42}\text{K}^+$ and $^{24}\text{Na}^+$. **Plant, Cell and Environment**, v. 29, p. 2228-2237, 2006.

LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos, Rima, 2000. 531 p.

LARCHER, W. **Physiological plant ecology: Ecophysiology and stress physiology of functional groups**. Springer-Verlag, Berlin. 1995, 506 p.

LÄUNCHLI, A.; EPSTEIN, E. Plant responses to saline and sodic conditions. In: Tanji, K. K. (ed), **Agricultural Salinity Assessment and Management**. **American Society of Civil Engineers**. 1990. p. 113-137.

LAURIE, S.; FEENEY, K. A.; MAATHUIS, F. J. M.; HEARD, P. J.; BROWN, S. J.; LEIGH, R. A. A role for *HKT1* in sodium uptake b wheat roots. **The Plant Journal**, v. 32, p. 139-149, 2002.

LICHTENTHALER, H. K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. **Methods in enzymology**, San Diego: Academic Press, 1987. v. 148, p.350-382.

LIMA, M. G. S.; LOPES, N. F.; BACARIN, M. A.; MENDES, C. R. Efeito do estresse salino sobre a concentração de pigmentos e prolina em folhas de arroz. **Bragantia**, v. 63, p. 335-340, 2004.

LIMA, M. G. S.; LOPES, N. F.; MORAES D. M.; ABREU, C. M. Qualidade fisiológica de sementes de arroz submetidas a estresse salino. **Revista Brasileira de Sementes**, v. 27, p. 54-61, 2005.

LIN, C. C.; KAO, C. H. Osmotic stress-induced changes in cell wall peroxidase activity and hydrogen peroxide level in roots of rice seedlings. **Plant Growth Regulation**. v. 37, p. 177-183, 2002.

LI, W. Y. F.; WONG, F. L.; TSAI, S. N.; PHANG, T. H.; SHAO, G.; LAM, H. M. Tonoplast-located GmCLC1 and GmNHX1 from soybean enhance NaCl tolerance in transgenic bright yellow (BY)-2 cells. **Plant, Cell and Environment**, v. 29, p. 1122-1136, 2006.

LODHI, A.; SAJJAD, H. M.; MAHMOOD, A.; TAHIR, S.; AZAM, F. Photosynthate partitioning in wheat (*Triticum aestivum* L.) as affected by root zone salinity and form of N. **Pakistan Journal of Botany**, v. 41, p. 1363-1372, 2009.

LOPEZ, M. V.; SATTI, S. M. E. Calcium and potassium-enhanced growth and yield of tomato under sodium-chloride stress. **Plant Science**, v. 114, p. 19-27, 1996.

MAATHUIS, F. J. M.; AMTMANN, A. Nutrition and Na⁺ toxicity, the basis of cellular K⁺/Na⁺ ratios. **Annals of Botany**, v. 84, p. 123-133, 1999.

MAATHUIS, F. J. M. Monovalent cation transporters; establishing a link between bioinformatics and physiology. **Plant and Soil**, v. 301, p. 1-15, 2007.

MAGUIRE, J. D. Speed of germination-aid in selection and evaluation for seedling emergence and vigor. **Crop Science**, v. 2, p. 176-177, 1962.

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

MARCOLIN, E.; ANGHINONI, I.; MACEDO, V.M.; GENRO JUNIOR, S.A. & VEZZANI, F.M. Salinidade da cultura do arroz no Rio Grande do Sul. **Revista Lavoura Arroz**, v. 53, p. 27-38, 2005.

MARCONDES, J.; GARCIA, A. B. Aspectos citomorfológicos do estresse salino em plantas de arroz (*Oryza sativa* L.). **Arquivo do Instituto Biológico de São Paulo**, v. 76, p.187-194, 2009.

MARSCHNER, H. **Mineral nutrition of higher plants**. 2^a ed. Academic Press Harcourt Brace and Company, Germany, 1995. 889 p.

MARTÍNEZ-ATIENZA, J.; JIANG, X.; GARCIADABLÁS, B.; MENDOZA, I.; ZHU, J. K.; PARDO, J. M.; QUINTERO, F. J. Conservation of the SOS salt tolerance pathway in rice. **Plant Physiology**, v. 143, p. 1001-1012, 2007.

- MÄSSER, P.; GIERTH, M.; SCHROEDER, J.I. Molecular mechanisms of potassium and sodium uptake in plants. **Plant and Soil**, v. 247, p. 43-54, 2002.
- MASSAI, R.; REMORINI, D.; TATTINI, M. Gas exchange, water relations and osmotic adjustment in two scion/root stock combinations of *Prunus* under various salinity concentrations. **Plant Soil**, v. 259, p. 153-162, 2004.
- MCKERSIE, B. D.; LESHEM, Y. Y. Stress and stress coping in cultivated plants. **Kluwer Academic Publishes**, London, 1994.
- MIAN, A. A.; SENADHEERA, P.; MAATHUIS, F. J. Improving Crop Salt Tolerance: Anion and Cation Transporters as Genetic Engineering Targets. **Plant Stress**, v.1, p. 64-72, 2011.
- MISRA, A. N.; LATOWSKI, D.; STRZALKA, K. The xanthophylls cycle activity in kidney bean and cabbage leaves under salinity stress. **Russian Journal of Plant Physiology**, v. 53, p.102-109, 2006.
- MISRA, M.; DAS, N.; MISRA, A. N. Sodium chloride salt stress induced changes in protein content and protease activity in callus culture of pearl millet (*Pennisetum glaucum* L. R. br.). **Acta Physiology Plant**, v. 17, p. 371-374, 1995.
- MITTLER, R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. **Trends Plant Science**, v. 7, p. 405-410, 2002.
- MUNNS, R. Comparative physiology of salt and water stress. **Plant, Cell and Environment**, v. 25, p. 239-250, 2002.
- MUNNS, R.; REBETZKE, G.; HUSAIN, S.; JAMES, R. A.; HARE, R. A. Genetic control of sodium exclusion in durum wheat. **Australian journal of Agricultural Research**, v. 54, p. 627-635, 2003.
- MUNNS, R.; TESTER M. Mechanisms of salinity tolerance. **Annual Review of Plant Biology**, v. 59, p. 651-681, 2008.

NAKANO, Y.; ASADA, K. hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidases in spinach chloroplast. **Plant Cell Physiology**, v. 22, p. 867-880, 1981.

NAWAZ, K.; HUSSAIN, K.; MAJEED, A.; KHAN, F.; AFGHAN, S.; ALI, K. Fatality of salt stress to plants: Morphological, physiological an biochemical aspects. **African Journal of Biotechnology**, v. 9, p. 5475-5480, 2010.

NETONDO, G. W.; ONYANGO, J. C.; BECK, E. Sorghum and salinity: II. Gas exchange and chlorophyll fluorescence of sorghum under salt stress. **Crop Science**, v.44, p.806-811, 2004b.

NETONDO, G. W.; ONYANGO, J. C.; BECK, E. Sorghum and salinity: I. Response of growth, water relations, and ion accumulation to NaCl salinity. **Crop Science**, v.44, p.797-805, 2004a.

NEUMANN, P. M.; AZAIZEH, H.; LEON, D. Hardening of root cell walls: A growth inhibitory response to salinity stress. **Plant, Cell and Environment**, v. 16, p. 15-24, 1994.

ORCUTT, D. M.; NILSEN, E. T. Physiology of plants under stress. **New York, John Willey & Sons**, 2000.

PARDO, J. M.; QUINTERO, F. J. Plants and sodium ions: keeping company with the enemy. **Genome Biology**, v. 3, 1017-1017, 2002.

PARIDA, A. K.; DAS, A. B. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. **Ecotoxicology and Environmental Saafey**, v. 60, p. 324-349, 2005.

PARVAIZ, A.; SATYAWATI, S. Salt stress and phytochemical responses of plants – a review. **Plant Soil Environmental**, v. 54, p. 89-99, 2008.

PASTORI, G. M.; FOYER, C. H. Common components, networks, and pathways of cross-tolerance to stress. The central role of 'redox' and abscisic acid-mediated controls. **Plant Physiol.** v. 129, p. 7460-7468, 2002.

PATEL, A. D.; PANDEY, A. N. Growth, water status and nutrient accumulation of seedlings of *Holoptelea integrifolia* (Roxb.) Planch in response to soil salinity. **Plant, Soil and Environment**, v. 54, p. 367-373, 2008.

PINTO, L. F. E.; LAUS, J. A.; PAULETTO, E. A. Solos de várzea no sul do Brasil no sul do Brasil. In: GOMES, A. S.; MAGALHÃES JUNIOR, A. M. **Arroz irrigado no sul do Brasil**. Brasília, DF: Embrapa Informação Tecnológica. 2004. p. 75-95.

PITMAN, M. G. Ion transport into the xylem. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 28, p. 71-88, 1977.

POMPEU, G. B.; GRATÃO, P. L.; VITORELLO, V. A.; AZEVEDO, R. A. Antioxidant isoenzyme responses to nickel-induced stress in tobacco cell suspension culture. **Scientia Agrícola**, v. 65, p.548-552, 2008.

PRAXEDES, S. C.; LACERDA, C. F. de; DAMATTA, F. M.; PRISCO, J. T.; GOMES-FILHO, E. Salt tolerance is associated with differences in ion accumulation, biomass allocation and photosynthesis in cowpea cultivars. **Journal of Agronomy and Crop Science**, v.196, p.193-204, 2010.

QIN J.; DONG W.Y.; HE K.N.; YU Y.; TAN G. D.; HAN, L.; DONG, M.; ZHANG Y. Y.; ZHANG, D.; LI, Z. A.; WANG, Z. L. NaCl salinity-induced changes in water status, ion contents and photosynthetic properties of *Shepherdia argentea* (Pursh) Nutt. seedlings. **Plant, Soil and Environment**, v. 56, p. 325-332, 2010.

QIU, Q. S.; BARKLA, B. J.; VERA-ESTRELLA, R.; ZHU, J. K.; SCHUMAKER, K. S. Na⁺/H⁺ exchange activity in the plasma membrane of *Arabidopsis*. **Plant Physiology**, v. 132, p. 1041-1052, 2003.

REDDY, A. S. N. Calcium: silver bullet in signaling. **Plant Science**, v. 160, p. 381-404, 2001.

REDDY, M. P.; VORA, A. B. Changes in pigment composition. Hill reaction activity and saccharides metabolism in bajra (*Penisetum typhoides* S & H) leaves under NaCl salinity. **Photosynthetica**, v. 20, p. 50-55, 1986.

REDDY, V. S.; REDDY, A. S. N. Proteomics of calcium-signaling components in plants. **Phytochemistry**, v. 65, p. 1745-1776, 2004.

REGO, G. M.; POSSAMAI, E. Efeito do sombreamento sobre o teor de clorofila e crescimento inicial do Jequitibá-rosa. **Boletim de Pesquisa Florestal**, Embrapa Florestas, p. 179-194, 2006.

RENAULT, S.; CROSER, C.; FRANKLIN, J. A.; ZWIAZEK, J. J. Effect of NaCl and Na₂SO₄ on redosier dogwood (*Cornus stolonifera* Michx). **Plant Soil**, v. 233, p. 261-268, 2001.

RENGASAMY, P. Transient salinity and subsoil constraints to dryland farming in Australian sodic soils: an overview. **Australian Journal of Experimental Agriculture**, v. 42, p. 351-61, 2002.

RENGEL, Z. The role of calcium in salt toxicity. **Plant Cell Environment**, v. 15, p. 625-632, 1992.

RIBEIRO, J. S.; LIMA, A. B.; CUNHA, P. C.; WILLADINO, L.; CAMARA, T. R. Estresse Abiótico em Regiões Semi-Áridas: Respostas Metabólicas das Plantas. In: MOURA, A. N.; ARAUJO, E. L.; ALBUQUERQUE, U. P. (orgs.) Biodiversidade, potencial econômico e processos eco-fisiológicos em ecossistemas nordestinos, **Recife, Comunigraf**, 2007, 361p.

RODRÍGUEZ-NAVARRO, A.; RUBIO, F. High-affinity potassium and sodium transport systems in plants. **Journal of Experimental Botany**, v. 57, p. 1149-1160, 2006.

RUBINIGG, M.; WENISCH, J.; ELZENGA, J. T. M.; STULEN, I. NaCl salinity affects lateral root development in *Plantago maritima*. **Functional Plant Biology**, v. 31, p. 775-780, 2004.

RUDD, J. J.; FRANKLIN-TONG, V. E. Unravelling responsespecificity in Ca²⁺ signalling pathways in plant cells. **New Phytologist**; v. 51, p. 7-33, 2001.

RUS, A.; YOKOI, S.; SHARKHUU, A.; REDDY, M.; LEE, B.; MATSUMOTO, T. K.; KOIWA, H.; ZHU, J-K.; BRESSAN, R. A.; HASEGAWA, P. M. AtHKT1 is a salt tolerance determinant that controls Na⁺ entry into plant roots. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 98, p. 14150-14155, 2001.

RYANG, S.; WOO, S.; KWON, S.; KIM, S.; LEE, S. H.; KIM, K.; LEE, D. Changes of net photosynthesis, antioxidant enzyme activities, and antioxidant contents of *Liriodendron tulipifera* under elevated ozone. **Photosynthetica**, v.47, p.19-25. 2009.

SAIRAM, R. K.; TYAGI, A. Physiology and molecular biology of salinity stress tolerance in plants. **Current Science**, v. 86, p. 407-421, 2004.

SANDERS, D.; PELLOUX, J.; BROWNLEE, C.; HARPER, J. F. Calcium at the crossroads of signaling. **Plant Cell**, v. 14, p. 401-417, 2002.

SANTA-MARÍA, G. E.; RUBIO, F., DUBCOVSKY, J.; RODRÍGUEZ-NAVARRO, A. The HAK1 gene of barley is a member of a large gene family and encodes a high-affinity potassium transporter. **The Plant Cell**, v. 9, p. 2281-2289, 1997.

SANTOS, C. V. Regulation of chlorophyll biosynthesis and degradation by salt stress in sunflower leaves. **Scientia Horticulturae**, Amsterdam, v.103, p. 93-99, 2004.

SCHACHTMAN, D. P.; TYEMAN, S. D.; TERRY, B. R. The K⁺/Na⁺ selectivity of a cation channel in the plasma membrane of root cells does not differ in salt-tolerant and salt-sensitive wheat species. **Plant Physiology**, v. 97, p. 598-605, 1991.

SEKMEN, A. H., TURKANA, I.; TAKIOB, S. Differential responses of antioxidative enzymes and lipid peroxidation to salt stress in salt-tolerant *Plantago maritime* and salt-sensitive *Plantago media*. **Plant Physiology**, v. 131, p. 399-411, 2007.

SHALATA, A., MITTOVA, V.; VOLOKITA, M.; GUY, M.; TAL, M. Response of the cultivated tomato and its wild salt-tolerant relative *Lycopersicon pennellii* to salt-dependent oxidative stress: The root antioxidative system. **Plant Physiology**, v. 112, p. 487-494, 2001.

SHARMA, P. K.; HALL, D. O. Interaction of salt stress and photoinhibition on photosynthesis in barley and sorghum. **Journal of Plant Physiology**, v.138, p.614-619, 1991.

SHEREEN, A.; ANSARI, R.; RAZA, S.; MUMTAZ, S. KHAN; M. A. ALI KHAN, M. Salinity induced metabolic changes in rice (*Oryza sativa* L.) seeds during germination. **Pakistan Journal of Botany**, v. 43, p. 1659-1661, 2011.

SHI, H.; ISHITANI, M.; KIM, C.; ZHU, J. K. The *Arabidopsis thaliana* salt tolerance gene SOS 1 encodes a putative Na⁺/H⁺ antiporter. **Proceeding of the National Academy of Science USA**, v. 97, p. 6896-6901, 2000.

SHI, H.; QUINTERO, F. J.; PARDO, J. M.; ZHU, J. K. Role of SOS 1 as a plasma membrane Na⁺/H⁺ antiporter that controls long distance Na⁺ transport in plant. **Plant Cell**, v. 14, p. 465-477, 2002.

SHI, H.; WU, S. J.; ZHU, J. K. Overexpression of a Plasma membrane Na⁺/H⁺ antiporter improves salt tolerance in *Arabidopsis*. **Nature Biotechnology**, v. 21, p. 81-85, 2003.

SILVA, E. N.; RIBEIRO, R. V.; FERREIRA-SILVA, S. L.; VIÉGAS, R. A.; SILVEIRA, J. A. G. Comparative effects of salinity and water stress on photosynthesis, water relations and growth of *Jatropha curcas* plants. **Journal of Arid Environments**, v. 74, p.1130-1137, 2010.

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

SILVA, E. N.; SILVEIRA, J. A. G.; RODRIGUES, C. R. F.; LIMA, C. S.; VIÉGAS, R. A. Contribuição de solutos orgânicos e inorgânicos no ajustamento osmótico de pinhão-mansão submetido à salinidade. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 44, p. 437-445, 2009.

SILVA, R. N.; LOPES, N. F.; MORAES, D. M.; PEREIRA, A. L.; DUARTE, G. L. Physiological quality of barley seeds submitted to saline stress. **Revista Brasileira de Sementes**, v. 29, p. 40-44, 2007.

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: SIRINGAM, K.; JUNTAWONG, N.; CHA-UM, S.; KIRDMANEE, C. Relationships between sodium ion accumulation and physiological characteristics in rice (*Oryza sativa* L. spp. *indica*) seedlings grown under iso-osmotic salinity stress. **Pakistan Journal of Botany**, v. 41, p. 1837-1850, 2009.

SOCIEDADE SUL-BRASILEIRA DE ARROZ IRRIGADO (SOSBAI) Arroz irrigado: **Recomendações técnicas da pesquisa para o sul do Brasil** / Sociedade Sul-Brasileira de Arroz Irrigado; V Congresso Brasileiro de Arroz Irrigado, XXVII Reunião da Cultura do Arroz Irrigado. – Pelotas: SOSBAI, 2007. 161 p.

STAAL, M.; MAATHUIS, F. J. M.; ELZENG, T.M.; OBERBEEK, J. H. M.; PRINS, H. B. A. Na^+/H^+ antiport activity of the salt-tolerant *Plantago maritima* and the salt-sensitive *Plantago media*. **Physiologia Plantarum**, v. 82, p. 179-184, 1991.

STEPIEN, P.; KLOBUS, G. Water relations and photosynthesis in *Cucumis sativus* L. leaves under salt stress. **Plant Biology**, v. 50, p. 610-616, 2006.

STOEVA, N.; KAYMAKANOVA, M. Effect of salt stress on the growth and photosynthesis rate of bean plants (*Phaseolus vulgaris* L.). **Journal Central European Agriculture**, v. 9, p. 385-391, 2008.

SUBBARAO, G. V.; ITO, O.; BERRY, W. L.; WHEELER, R. M. Sodium – A functional plant nutrient. **Critical reviews in plant science**, v. 22, p. 391-416, 2003.

SU, H.; GOLLDACK, D.; ZHAO, C.; BOHNERT, H. J. The expression of HAK-type K^+ transporters is regulated in response to salinity stress in common ice plant. **Plant Physiology**, v. 129, p. 1482-1493, 2002.

SUNARPI, H. T.; MOTODA, J.; KUBO, M.; YODA, K.; HORIE, R.; CHAN, W. Y.; LEUNG, H.Y.; HATTORI, K.; KONOMI, M.; OSUMI, M.; YAMAGAMI, M.;

SCHROEDER, J. I.; UOZUMI, N. Enhanced salt tolerance mediated by *AtHKT1* transporter-induced Na⁺ unloading from xylem vessels to xylem parenchyma cells. **The Plant Journal**, v. 44, p. 928-938, 2005.

SZABOLCS, I. **Salt-Affected Soils**. Boca Raton, FL: CRC Press, 1989.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 4.ed. Porto Alegre: Artmed, 2009. 819p.

TESTER, M.; DAVENPORT, R. Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in higher plants. **Annals of Botany**, v. 91, p. 503-527, 2003.

THOMAS, H. Cytogenetics of avena. In: MARSHALL, H.G.; SORRELLS, M.E. **Oat science and technology**. Madison: American Society of Agronomy, 1992. p. 473-507.

TOENISSEN, G. H. **The Rockefeller foundation's international program on rice biotechnology**. In: ALTMAN, D. W.; WATANABE, K. N. (Eds). Plant Biotechnology in Developing Countries, R. G. Lands Company, 1995. p.193-212.

TOPPA, E. V. B.; BRAMBILLA, W. P. Melhoramento de plantas e a salinidade dos solos. **Revista Verde**, Mossoró, v.6, p. 21-25, 2011.

TRACY, F. E, GILLIHAM, M.; DODD, A. N.; WEBB, A. A.; TESTER, M. NaCl-induced changes in cytosolic free Ca²⁺ in *Arabidopsis thaliana* are heterogeneous and modified by external ionic composition. **Plant Cell Environment**, v. 31, p. 1063-1073, 2008.

TUNC-OZDEMIR, M.; MILLER, G.; SONG, L.; KIM, J.; SODEK, A.; KOUSSEVITZKY, S.; MISRA, A. N.; MITTLER R.; SHINTANI, D. Thiamin confers enhanced tolerance to oxidative stress in *Arabidopsis*. **Plant Physiology**, v. 151, p. 421-432, 2009.

TURKAN, I.; DEMIRAL, T. Recent developments in understanding salinity tolerance. **Environmental and Experimental Botany**, v. 67, p. 2-9, 2009.

VAIDYANATHAN, H., SIVAKUMAR, P., CHAKRABARST, THOMAS, G., Scavenging of reactive oxygen species in NaCl-stressed rice (*Oryza sativa* L.)- differential response in salt-tolerant and sensitive varieties. **Plant Science**, v. 165, p. 1411-1418, 2003.

- VAN BREUSEGEM, F., VRANOVA, E., DAT, J.F., AND INZE, D. (2001). The role of active oxygen species in plant signal transduction. **Plant Science**, v. 131, p. 405–414.
- VIÉGAS, R. A.; SILVEIRA, J. A. G.; LIMA JÚNIOR, A. R.; 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**, Viçosa, v. 5, p. 216-222, 2001.
- WAHID, A.; JAVED, IUH, ALI I, BAIG, A.; RASUL, E. Short term incubation of sorghum caryopses in sodium chloride levels: changes in some pre-and post-germination physiological parameters. **Plant Science**, v. 139, p. 223-232, 1998.
- WALIA, H.; WILSON, C.; CONDAMINE, P.; LIU, X.; ISMAIL, A. M.; CLOSE, T. J. Large-scale expression profiling and physiological characterization of jasmonic acid-mediated adaptation of barley to salinity stress. **Plant Cell and Environment**, v. 30, p. 410-421, 2007.
- WALIA, H.; WILSON, C.; CONDAMINE, P.; LIU, X.; ISMAIL, A. M.; ZENG, L.; WANAMAKER, S. I.; MANDAL, J.; XU, J.; CUI, X.; CLOSE, T. J. Comparative transcriptional profiling of two contrasting rice genotypes under salinity stress during the vegetative growth stage. **Plant Physiology**, v. 139, p. 822-835, 2005.
- WANG, S. M.; ZHANG, J. L.; FLOWERS, T. J. Low-affinity Na⁺ uptake in the halophyte *Suaeda maritima*. **Plant Physiology**, v 145, p. 559-571, 2007.
- WEICHT, T. R.; MACDONALD, J. D. Effect of Phytophthora root-rot on Na⁺ uptake and accumulation by safflower. **Phytopathology**, v. 82, p. 520-526, 1992.
- WHITE, P. J.; BROADLEY, M. R. Chloride in Soils and its Uptake and Movement within the Plant: A Review. **Annals of Botany**, v. 88, p. 967-988, 2001.
- WILLADINO, L.; CAMARA, T. R. Tolerância das plantas à salinidade: aspectos fisiológicos e bioquímicos. **Enciclopédia Biosfera**, v. 6, p. 1-23, 2010.
- UNGAR, I. A. **Ecophysiology of Vascular Halophytes**. CRC Press, Boca Raton, F. L. 1991.

UOZUMI, N.; KIM, E. J.; RUBIO, F.; YAMAGUCHI, T.; MUTO, S.; TSUBOI, A.; BAKKER, E. P.; NAKAMURA, T.; SCHROEDER, J. L. The Arabidopsis HKT1 gene homolog mediates inward Na^+ uptake in *Saccharomyces cerevisiae*. **Plant Physiology**, v.122, p. 1249-1259, 2000.

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

XUE, Z. Y.; ZHI, D.Y.; XUE, G. P.; ZHANG, H.; ZHAO, Y. X.; XIA, G. M. Enhanced salt tolerance of transgenic wheat (*Triticum aestivum* L.) expressing a vacuolar Na^+/H^+ antiporter gene with improved yields in saline soils in the field and a reduced level of leaf Na^+ . **Plant Science**, v. 167, p. 849-859, 2004.

YAO, S. et al. Plant growth and responses of antioxidants of *Chenopodium album* to long-term NaCl and KCl stress. **Plant Growth Regulation**, v. 60, p. 115-125, 2010.

YILDIRIM, E., KARLIDAG, H., TURAN, M. Mitigation of salt stress in strawberry by foliar K, Ca and Mg nutrient supply. **Plant, Soil and Environment**, v. 55, p. 213-221, 2009.

YOKOI, S.; BRESSAN, R. A.; HASEGAWA, P. M. Salt stress tolerance of plants. **JIRCAS Working Report**, v. 23, p. 25-33, 2002a.

YOKOI, S.; QUINTERO, F. J.; CUBERO, B.; RUIZ, M. T.; BRESSAN, R. A.; HASEGAWA, P. M.; PARDO, J. M. Differential expression and function of *Arabidopsis thaliana* NHX Na^+/H^+ antiporters in the salt stress response. **The Plant Journal**, v. 30, p. 529-539, 2002b.

ZADEH, H. M.; NAEINI, M. B. Effects of salinity stress on the morphology and yields of two cultivars of canola (*Brassica napus* L.). **Journal Agronomy**, v. 6, p. 409-414, 2007.

ZAFAR, S.; ASHRAF, M. Y.; ASHRAF, M. Protease activity and associated changes during germination and early seedling stages of cotton grown under saline conditions. **International Journal Botany**, v. 1, p. 103-107, 2005.

ZÁMOCKY, M.; KOLLER, F. Understanding the structure and function of catalases: clues from molecular evolution and in vitro mutagenesis. **Progress in Biophysics and Molecular Biology**, v. 72, p. 19-66, 1999.

ZANANDREA, I.; NASSI, F. L.; TURCHETTO, A. C.; BRAGA, E. J. B.; PETERS, J. A.; BACARIN, M. A. Efeito da salinidade sob parâmetros de fluorescência em *Phaseolus vulgaris* **Revista Brasileira de Agrociência**, v.12, p.157-161, 2006.

ZHANG, H. X.; BLUMWALD, E. Transgenic salt tolerant tomato plants accumulate salt in foliage but not in fruit. **Nature Biotechnology**, v. 19, p 765-768, 2001.

ZHANG, H.; IRVING, L. J.; MCGILL, C.; MATTHEW, C.; ZHOU, D.; KEMP, P. The effects of salinity and osmotic stress on barley germination rate: sodium as an osmotic regulator. **Annals of Botany**, v. 106, p. 1027-1035, 2010.

ZHAO, J.; GUO, S.; CHEN, S.; ZHANG, H.; ZHAO, Y. Expression of yeast YAP1 in transgenic arabidopsis results in increased salt tolerance. **Journal Plant Biology**, v. 52, p. 56-64, 2009.

ZHU, J. K. Plant salt tolerance. **Trends Plant Science**, v. 6, p. 66-71, 2001.

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

ZHU, J. K. Salt and drought stress signal transduction in plants. **Annual Review Plant Biology**, v. 53, p. 247-273, 2002.

Apêndice A - Resumo da análise de variância, médias e coeficiente de variação (CV) para as variáveis teste de germinação (TG), primeira contagem de germinação (PCG), índice de velocidade (IVG), comprimento de parte aérea (CPA), comprimento de raiz (CR), massa seca da parte aérea (MSPA) e massa seca de raiz (MSR) de nove genótipos de aveia branca sob diferentes concentrações de cloreto de sódio (0,0; 25; 50; 75 e 100 mM de NaCl)

Fonte de variação	Quadrados médios							
	GL	TG	PCG	IVG	CPA	CR	MSPA	MSR
Concentração (C)	4	18,48 ^{ns}	61,85*	272,03*	28478,00*	63920,20*	3952,57*	1210,15*
Genótipo (G)	8	380,19*	310,91*	623,97*	5788,33*	19048,55*	2575,92*	3904,70*
G x C	32	20,57*	19,62*	13,75*	255,86*	1651,67*	197,85*	59,71*
Erro	135	11,59	10,43	4,59	38,43	60,14	24,05	16,01
Média		88	85	37,22	140,75	136,39	66,58	39,74
CV (%)		3,87	3,79	5,75	4,40	5,68	7,36	10,33

*Significativo a 5% de probabilidade pelo teste F; ^{ns} = não significativo.

Apêndice B - Resumo da análise de variância, médias e coeficiente de variação (CV) para as variáveis superóxido dismutase (SOD), ascorbato peroxidase (APX), catalase (CAT) da parte aérea de plântulas de dois genótipos de aveia branca (UPF 16 e URS 22) aos 5 e 10 DAS sob diferentes concentrações de cloreto de sódio (0,0; 25; 50; 75 e 100 mM de NaCl)

Fonte de variação	GL	Quadrados médios					
		SOD 5 dias	APX 5 dias	CAT 5 dias	SOD 10 dias	APX 10 dias	CAT 10 dias
Concentração (C)	4	40,76 ^{ns}	75,02*	0,057 ^{ns}	25,15 ^{ns}	37,9*	0,26*
Genótipo (G)	1	3796,65*	44,48*	5,96*	994,21*	515,45*	5,64*
G x C	4	6,41 ^{ns}	41,05*	0,002 ^{ns}	2,11 ^{ns}	17,9*	0,12*
Erro	30	43,07	1,43	0,043	3,46	2,36	0,18
Média		21,87	9,69	0,74	18,54	7,47	0,74
CV (%)		30	12,35	28,29	10,04	20,59	17,94

*Significativo a 5% de probabilidade pelo teste F; ^{ns} = não significativo.

Apêndice C - Resumo da análise de variância, médias e coeficiente de variação (CV) para as variáveis clorofila *a* (CI *a*), clorofila *b* (CI *b*), clorofila total (CI *total*) e carotenoides de folhas de plântulas de dois genótipos de aveia branca (UPF 16 e URS 22) aos 10 DAS sob diferentes concentrações de cloreto de sódio (0,0; 25; 50; 75 e 100 mM de NaCl)

Fonte de variação	GL	Quadrados médios			
		CI <i>a</i>	CI <i>b</i>	CI <i>total</i>	Carotenoides
Concentração (C)	4	0,043*	0,0009*	0,053*	118060,513*
Genótipo (G)	1	0,222*	0,0218*	0,383*	682374,557*
G x C	4	0,019*	0,0024 ^{ns}	0,019*	53320,72103*
Erro	30	0,001	0,0014	0,001	3110,04495
Média		0,583	0,245	0,828	991,665
CV (%)		6,59	4,88	4,638	5,62

*Significativo a 5% de probabilidade pelo teste F; ^{ns}= não significativo.