

O PROBLEMA DA SALINIDADE NA AGRICULTURA E AS ADAPTAÇÕES DAS PLANTAS AO ESTRESSE SALINO

Alexandre Bosco de Oliveira¹, Enéas Gomes-Filho², Joaquim Enéas-Filho²

1. Professor Adjunto do Centro de Ciências Agrárias da Universidade Estadual do Piauí, Núcleo de Uruçuí. Brasil. (aleufc@gmail.com)
 2. Professor Associado da Universidade Federal do Ceará, Deptº. de Bioquímica e Biologia Molecular e Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia em Salinidade. Brasil (INCTSal)
-

RESUMO

A agricultura irrigada é uma alternativa promissora para o Nordeste, porém deve-se levar em conta que em algumas situações as fontes de água são salobras. Além disso, a irrigação realizada de maneira inadequada pode provocar salinização dos solos e acarretar prejuízos para o rendimento das culturas. Os efeitos deletérios da salinidade no crescimento das plantas estão associados com a redução do potencial osmótico da solução do solo (estresse hídrico), distúrbios nutricionais, efeitos específicos de alguns íons (estresse iônico) ou uma combinação desses fatores. Nesse contexto, para sobreviverem ao estresse salino, as plantas utilizam vários mecanismos bioquímicos e fisiológicos, nos quais incluem o acúmulo seletivo ou a exclusão de íons, o controle na absorção dos íons e seu transporte para as folhas, a compartimentalização dos íons nas células ou na planta como um todo, síntese de solutos compatíveis, mudanças na rota fotossintética, alteração na estrutura das membranas, indução de enzimas antioxidantes e hormônios vegetais. Portanto, o aprimoramento de técnicas de manejo do solo, da água ou das culturas que resultem em aumento da tolerância à salinidade é de extrema importância para a manutenção da produtividade agrícola em solos com excesso de sais. Ao lado de tais estratégias de manejo, os geneticistas têm desenvolvido pesquisas envolvendo a seleção e melhoramento de materiais que sejam mais tolerantes à salinidade.

PALAVRAS-CHAVE: Estresses abióticos, tolerância à salinidade, fisiologia vegetal

THE PROBLEM OF SALINITY IN AGRICULTURE AND ADAPTATIONS OF PLANTS TO SALT STRESS

ABSTRACT

Irrigated agriculture is a promising alternative to the Northeast, but in some situations the water sources have high salt concentrations. In addition, irrigation performed improperly can cause soil salinization and cause damage to crop yields. The deleterious effects of salinity on plant growth are associated with a reduction in osmotic potential of soil solution (water stress), nutritional disorders, specific effects of some ions (ionic stress) or a combination thereof. Thus, to survive the salinity stress, plants

use several biochemical and physiological mechanisms, which include the selective accumulation or exclusion of ions, control the absorption of ions and their transport to the leaves, the compartmentalization of ions in cells or in the plant as a whole, synthesis of compatible solutes, changes in the photosynthetic pathway, changes in the structure of membranes, induction of antioxidant enzymes and hormones. Therefore, the improvement of techniques of soil management, water or crops that result in increased tolerance to salinity is of extreme importance for maintaining agricultural productivity in soils with excess salts. Along with such management strategies, geneticists have developed researches involving the selection and breeding of crops that are more tolerant to salinity.

KEYWORDS: Abiotic stresses, tolerant to salinity, plant physiology.

INTRODUÇÃO

A salinidade do solo é um dos fatores de maior preocupação na agricultura moderna, e o manejo inadequado da irrigação é um dos principais responsáveis pelo aumento da quantidade de solos degradados (EPSTEIN & BLOOM, 2006). De um modo geral um solo é considerado salino quando a quantidade de sais existentes é capaz de prejudicar o desenvolvimento das plantas. Para a maioria das culturas isso ocorre quando a condutividade elétrica do extrato de saturação é igual ou superior a 2 dS m^{-1} (HOLANDA et al., 2010). Já de acordo com a classificação do “U.S. Salinity Laboratory”, solos salinos são os que possuem pH inferior a 8,5, condutividade elétrica do extrato de saturação (CEes) superior a 4 dS m^{-1} e percentagem de sódio trocável (PST) inferior a 15%; os salinos-sódicos possuem pH próximo de 8,5, CEes superior 4 dS m^{-1} e PST superior a 15% e os solos sódicos possuem pH em geral de 8,5 a 10, CEes inferior a 4 dS m^{-1} e PST superior a 15% (DAKER, 1988).

Salinidade é um termo que qualifica uma situação de excesso de sais solúveis no solo ou no ambiente radicular onde as plantas estão crescendo. No entanto, o efeito da salinidade nas propriedades físicas do solo tem caráter positivo dependendo da concentração e da composição dos sais, pois em altas concentrações promovem a floculação das partículas, o que resulta em uma boa estrutura em todo o perfil (RIBEIRO et al., 2009). Contudo, a predominância de cátions monovalentes, especialmente o sódio, promove um aumento na espessura da dupla camada iônica difusa, aumentando consideravelmente a expansão das partículas de argila (FASSBENDER & BORNEMISZA, 1987), acarretando a dispersão das mesmas, formando camadas impermeáveis dificultando o movimento de ar e de água no solo. Estas alterações ocorrem quando a percentagem de sódio trocável é superior a 15%. Este valor, no entanto, pode variar em função da qualidade da irrigação, do tipo de mineral de argila predominante, e do grau de salinidade do solo (RIBEIRO, 2010).

1. O problema da salinidade na agricultura

No mundo, estima-se que 19,5% das terras irrigadas (45 milhões de hectares) e 2,1% das não irrigadas (32 milhões de hectares) estejam afetadas pelos sais. A salinização dos solos é particularmente evidente nas regiões áridas e semi-

áridas, atingindo cerca de 25% das áreas irrigadas. Atualmente, estima-se que ocorra uma perda de cerca de 1,5 milhões de hectares de terras aráveis a cada ano devido ao acúmulo de sais. Dessa forma, a salinização tem sido identificada como o principal processo de degradação dos solos (FAO, 2006).

No Brasil, embora a informação sobre as áreas salinas não esteja bem definida, estima-se que 20 a 25% das áreas irrigadas enfrentem problemas de salinização (FAO, 2006). Este problema é mais conspícuo na região Nordeste, a qual possui uma área de 155 milhões de hectares, sendo que 52% dessa superfície é semi-árida. Considerando que a prática da irrigação constitui a única maneira de garantir a produção agrícola com segurança no semi-árido e que a implantação dos projetos de irrigação tem sido incrementada nas últimas décadas, configura-se como de grande importância para a produção agrícola nessa região o desenvolvimento de pesquisas que venham a possibilitar um melhor manejo do solo e da água, face às projeções futuras de aumento da população e da demanda por alimentos (HOLANDA et al., 2010).

A prática da irrigação nas regiões áridas e semi-áridas é indispensável devido à ocorrência do déficit hídrico para culturas na época seca (OLIVEIRA, 1997). Entretanto, nestas regiões é comum a ocorrência de fontes de água com elevados teores de sais que, antes de serem utilizadas na irrigação, devem ser avaliadas, principalmente sob os aspectos de salinidade, sodicidade e toxicidade de íons. A qualidade da água de irrigação pode variar significativamente de acordo com o tipo e a quantidade de sais nela dissolvidos. Para se prever problema futuro referente à qualidade da água para a irrigação, é importante considerar o potencial da água em criar condições no solo de modo a restringir sua utilização e avaliar a necessidade em ampliar técnicas especiais de manejo para manter bons rendimentos (AYERS & WESTCOT, 1991).

Esforços têm sido feitos com o objetivo de controlar a salinidade através de meios técnicos, porém a recuperação de um solo inutilizado pelo excesso de sais ou em vias de inutilização, em geral, envolve grandes investimentos e somente em determinadas circunstâncias poderá ser economicamente viável (PRISCO, 1987).

A seleção das práticas de manejo para recuperação de solos afetados por sais depende do diagnóstico correto da natureza e extensão dos problemas de salinidade, e também de condições ambientais favoráveis, que permitam a sua aplicação. Em solos salinos e solos com altos teores de boro, a prática comum é o cultivo de plantas tolerantes, juntamente com gradagens e aplicações de altas lâminas de irrigação para lavagem de sais solúveis em excesso. Em solos sódicos, quando a infiltração é inadequada, opções de manejo são dirigidas para melhorar a condutividade hidráulica do solo. Assim, para melhorar as propriedades físicas do solo, podem ser utilizadas várias combinações de práticas de lavra, uso de corretivos e práticas culturais (GHEYI, 2000). Entretanto essas práticas são muito caras e o uso de espécies ou cultivares adaptáveis a tais condições adversas de solo pode ser uma estratégia promissora para melhorar a produção de alimentos. Nesse sentido, grande ênfase tem sido dada às pesquisas que tratam de aspectos fitotécnicos, tais como modificação das condições de cultivo e melhor manejo do ambiente em que as plantas são cultivadas e aumento da tolerância das culturas à salinidade, através da seleção e melhoramento genético e de domesticação de espécies selvagens (LACERDA et al., 2003). As práticas de manejo de solos salinos devem incluir combinações de manejo de solo, da água e da planta integralmente. No entanto, embora as diferenças

entre as espécies com relação à tolerância à salinidade sejam bem relatadas, há necessidade de trabalhos básicos e aplicados nas áreas de fisiologia, genética e melhoramento de plantas, para melhor entendimento dos processos envolvidos (LACERDA, 2000).

2. Origem dos sais no solo

Os sais são originados da intemperização dos minerais primários encontrados nos solos e nas rochas. Estes sais são transportados pelas águas e armazenados nos solos acumulando-se à medida que a água é evaporada ou consumida pelas culturas, originando o processo de salinização (DAKER, 1988). Os sais liberados durante o processo de intemperização das rochas, dependendo da geomorfologia da região, podem ser carregados para horizontes inferiores, mediante percolação, ou levados a lugares distantes por escoamento superficial. Conforme as condições de relevo, fluxo de água, etc., no caso da percolação os sais são depositados nas águas sub-superficiais, podendo, por capilaridade, acumular-se na superfície do solo na medida em que a água for evaporada ou consumida pela planta; o segundo fenômeno, isto é, o escoamento superficial, é responsável pela deposição e acumulação de sais em rios, mares, açudes e lagoas (AYERS & WESTCOT, 1991).

Em regiões de clima árido e semi-árido, por apresentarem déficit hídrico na maior parte do ano, e na maioria das vezes, os solos serem rasos ou apresentarem camadas impermeáveis, a água que contém sais fica sujeita aos processos de evaporação ou evapotranspiração, podendo com o tempo, os sais atingirem níveis comprometedores para o crescimento e desenvolvimento das plantas (GHEYI, 2000).

Embora a fonte principal e direta de todos os sais presentes no solo seja a intemperização das rochas são raros os exemplos em que esta fonte de sais tenha provocado diretamente problemas relacionados com a salinidade do solo. Comumente a salinização dos solos ocorre pelo acúmulo de sais transportados pelas águas de outros locais assim como invasão das águas de marés nas regiões costeiras e concentração por evaporação em regiões de baixa precipitação quando o lençol freático encontra-se próximo à superfície. A salinização do solo por este fenômeno é denominada salinização primária (RIBEIRO et al., 2009)

Os problemas de salinidade têm sido também associados à água utilizada na irrigação, à drenagem deficiente e à presença de águas sub-superficiais ricas em sais solúveis à pouca profundidade. Nesses casos, ou seja, quando a salinização resultante é devida à ação antrópica, a mesma é conhecida como salinização secundária. Além disso, a salinização pode ser causada pela aplicação de fertilizantes, de forma excessiva e pouco parcelada ao longo do ciclo cultural, induzindo o sistema radicular ao estresse osmótico (AYERS & WESTCOT, 1991).

Em alguns casos a salinização secundária é responsável por perdas irreparáveis na capacidade produtiva dos solos, tornando estéreis grandes extensões de terras cultivadas. Assim, águas de qualidade duvidosa (com riscos de salinidade e sodicidade), adubos com elevado índice salino (cloreto de potássio, nitrato de sódio e nitrato de amônio), drenagem ineficiente, dentre outros fatores, podem acelerar o processo de salinização secundária (OLIVEIRA, 1997).

3. Respostas gerais das plantas ao excesso de sais

O estresse salino afeta virtualmente todos os aspectos da fisiologia e metabolismo das plantas (ZHU, 2002). Os efeitos deletérios da salinidade no crescimento das plantas estão associados com a redução do potencial osmótico da solução do solo (estresse hídrico), distúrbios nutricionais, efeitos específicos de alguns íons (estresse iônico) ou uma combinação desses fatores (ASHRAF, 1994). A salinidade afeta o crescimento das plantas, inibindo tanto o processo de divisão como o de expansão celular (ZIDAN et al., 1990). Geralmente, o primeiro efeito da salinidade no desenvolvimento das plantas é a redução no crescimento, provocado pelo decréscimo no potencial hídrico da solução do solo a nível abaixo do necessário para que ocorra a absorção de água pelas células das raízes, impedindo, por conseguinte, a expansão celular, visto que o potencial de pressão da célula tende a se igualar com o do solo (BOHNERT et al., 1995; TAIZ & ZEIGER, 2004). A redução no potencial hídrico do meio pode induzir o estresse hídrico na planta inteira (PARIDA & DAS, 2005). Além disso, a salinidade reduz a condutividade hidráulica das raízes (SOHAN et al., 1999), limitando o fluxo de água e sais para a parte aérea. Posteriormente, o acúmulo excessivo de sais pode levar à morte dos tecidos, órgãos e mesmo da planta inteira. Isso ocorre, em grande parte, devido aos distúrbios provocados pelos efeitos dos íons Na^+ e Cl^- acumulados nas células, os quais afetam vários processos metabólicos (MUNNS, 2002).

Para sobreviverem ao estresse salino, as plantas utilizam vários mecanismos bioquímicos e fisiológicos. As rotas bioquímicas que aumentam a tolerância à salinidade, provavelmente agem aditivamente e sinergisticamente (IYENGAR & REDDY, 1996). Tais estratégias incluem o acúmulo seletivo ou a exclusão de íons, o controle na absorção dos íons e seu transporte para as folhas, a compartimentalização dos íons nas células ou na planta como um todo, síntese de solutos compatíveis, mudanças na rota fotossintética, alteração na estrutura das membranas, indução de enzimas antioxidantes e hormônios vegetais (PARIDA & DAS, 2005).

3.1. Aclimação e adaptação das plantas ao estresse salino

No estudo das respostas das plantas a condições de estresse salino, é importante diferenciar as mudanças que ocorrem durante a vida do indivíduo e aquelas que são resultado de vários ciclos de seleção natural ou artificial de genes e que, portanto, fazem parte da estrutura genética da espécie. No primeiro caso, as mudanças ocorrem em decorrência de modificações fisiológicas temporárias, envolvendo uma série de processos metabólicos em resposta à presença do estresse, dando origem a um processo conhecido como aclimação. No segundo, há uma série de alterações morfo-fisiológicas definitivas que conduzem à evolução da espécie num processo denominado de adaptação. Embora os processos de aclimação e de adaptação envolvam alterações na expressão gênica, somente os mecanismos de adaptação são transmitidos de uma geração para outra (ABREU, 2004).

As respostas das plantas à salinidade ocorrem tanto a nível celular quanto da planta como um todo (YEO, 1998; MANSOUR & SALAMA, 2004). Tais respostas incluem o acúmulo seletivo ou a exclusão de íons, o controle na absorção dos íons pelas raízes, a síntese de solutos compatíveis, mudanças na rota fotossintética, alteração na estrutura das membranas, indução de enzimas antioxidantes e de hormônios vegetais (PARIDA & DAS, 2005).

Um dos mecanismos de tolerância à salinidade que tem recebido bastante atenção é a compartimentalização intracelular dos sais. Como sugerido por CHEESEMAN (1988), a quantidade de íons que atinge as folhas deve ser limitada para não ultrapassar a capacidade de compartimentalização dos mesmos no vacúolo. As halófitas e glicófitas diferem com relação à eficiência desse controle. Enquanto que nas glicófitas esse controle não é tão eficiente, nas halófitas a compartimentalização dos sais que alcançam as folhas via xilema permite que eles sejam utilizados no ajustamento osmótico sem causar efeitos tóxicos no citosol (GREENWAY & MUNNS, 1980). De acordo com Munns (2002), um modo de aumentar a tolerância das plantas à salinidade seria através de um controle mais eficiente no transporte de íons tóxicos para os órgãos aéreos transpirantes, acumulando-os nas raízes. Por sua vez, o grau de acúmulo de sais nas raízes é função dos processos de exclusão, compartimentalização, velocidade de carregamento e reabsorção de sais no xilema, e depende da seletividade na absorção de íons nas células das raízes (TESTER & DAVENPORT, 2003). Em adição, o fechamento dos estômatos reduz o fluxo transpiratório no xilema e, conseqüentemente, o transporte de íons para a parte aérea (ROBINSON et al., 1997). A redistribuição dos sais a partir das folhas para outros órgãos também pode contribuir para a manutenção do conteúdo de sais nas folhas, embora ela seja menor do que a quantidade de sais que chega pelo fluxo transpiratório (MUNNS, 2002). Muitas halófitas possuem glândulas especializadas que removem os sais que alcançam as folhas e os lançam para o meio externo, mantendo a concentração iônica em níveis baixos (FLOWERS et al., 1977).

As respostas das plantas à salinidade são muitas vezes acompanhadas por alterações morfológicas e anatômicas (KOZLOWSKI, 1997). Por exemplo, em algumas plantas sob condições de estresse salino, a espessura do mesófilo foliar aumenta devido ao aumento no número e comprimento das células paliçádicas e no número de camadas de células paliçádicas e esponjosas (PARIDA et al., 2004). Além disso, conforme esses autores, observa-se também aumentos na quantidade de água por área foliar, ou suculência foliar, à medida que as plantas são expostas a doses crescentes de sais no meio de cultivo. Adicionalmente, ocorre um aumento da suberização das células endodérmicas radiculares e da formação das estrias de Caspary em plantas salinizadas, reduzindo o transporte de Na^+ pela via apoplástica (REINHARDT & ROST, 1995).

3.2. Controle do excesso de íons

As plantas não toleram grandes quantidades de sais no citoplasma e, dessa forma, sob condições de estresse salino, elas tanto restringem o excesso de sais nos vacúolos como compartimentalizam os íons em diferentes tecidos, para facilitar suas funções metabólicas (NIU et al., 1995; IYENGAR & REDDY, 1996). Uma vez que o NaCl é o principal sal encontrado nos solos salinos, várias pesquisas têm focado os sistemas de transporte que utilizam o Na^+ como soluto osmótico (BLUMWALD et al., 2000; HASEGAWA et al., 2000). Do ponto de vista energético, os íons Na^+ são mais econômicos para a redução do potencial hídrico das células que os solutos compatíveis que são sintetizados em resposta aos sais (TAIZ & ZEIGER, 2004). Entretanto, vários processos metabólicos podem ser afetados negativamente pela presença em excesso de Na^+ no citosol (BLUMWALD et al., 2000). Quando os íons Na^+ se acumulam em excesso, nas folhas, podem ocorrer o

surgimento de manchas necróticas e a queima de suas pontas (LACERDA et al., 2003; BOSCO et al., 2009).

A homeostase intracelular do Na^+ e a tolerância à salinidade são modulados pelo Ca^{2+} , sendo que altas concentrações externas de Na^+ afetam negativamente a absorção de K^+ (NIU et al., 1995). O Na^+ compete com o K^+ por um sistema de transporte comum, sendo que o Ca^{2+} aumenta a seletividade de acúmulo intracelular nesse sistema de transporte em favor do K^+ (MAATHUIS et al., 2006), reduzindo assim os efeitos deletérios da salinidade. Devido ao efeito benéfico do Ca^{2+} , sua adição ao ambiente radicular tem sido sugerida como um meio de aumentar a tolerância das plantas ao estresse salino (EPSTEIN & BLOOM, 2006). A absorção em excesso de Cl^- também provoca alteração no metabolismo como, por exemplo, inibição da fotossíntese provocada por seu acúmulo nos cloroplastos e o surgimento de injúrias nas folhas (TAIZ & ZEIGER, 2004). O Cl^- é acumulado rapidamente nas folhas mais jovens nos estágios iniciais de crescimento (COSTA et al., 2003), se tornando um sério problema para seu desenvolvimento.

O controle do balanço iônico é um dos processos mais importantes na determinação da tolerância das plantas a ambientes salinos. Dessa forma, vários grupos de pesquisa têm trabalhado na obtenção de plantas transgênicas que superexpressam elementos responsáveis pelo controle da homeostase iônica sob salinidade. A expressão de proteínas reguladoras de leveduras, as quais controlam os níveis intracelulares de K^+ e Na^+ , e a superexpressão dos antiportes Na^+/H^+ vacuolar (APSE & BLUMWALD, 2002) e de membrana plasmática (SHI et al., 2003), bem como da H^+ -pirofosfatase vacuolar (GAXIOLA et al., 2001), em plantas de *Arabidopsis thaliana*, conferiram aumento na tolerância das plantas à salinidade. Esses resultados indicam que quando se deseja selecionar um genótipo com maior tolerância ao estresse salino, uma importante característica a ser observada é a capacidade de manutenção da homeostase iônica.

3.3. Ajustamento osmótico

As plantas reduzem o potencial osmótico de suas células ao acumular íons do meio externo, ou pela mobilização de seus próprios constituintes orgânicos, sendo tal processo denominado de ajustamento osmótico ou osmorregulação (YAMAGUCHI & BLUMWALD, 2005). Muitas das plantas que toleram o efeito do estresse salino o fazem por sintetizar compostos orgânicos, conhecidos como solutos compatíveis. Eles são em número bastante limitado, pois somente poucos compostos podem existir em concentrações relativamente altas no citoplasma sem causar danos às enzimas (LACERDA et al., 2003).

Convém lembrar que, ao contribuir para a realização do ajustamento osmótico, os íons podem exercer efeitos tóxicos sobre as plantas. A interferência dos sais ocorre diretamente na atividade enzimática e, em consequência, processos fisiológicos e bioquímicos, tais como: respiração, fotossíntese e metabolismo de proteínas e ácidos nucleicos são afetados (TAIZ & ZEIGER, 2004).

Desse modo, as plantas tolerantes à salinidade devem ser capazes de ajustar o seu potencial osmótico, o que envolve tanto a absorção e a acumulação de íons como a síntese de solutos orgânicos. Embora estes dois mecanismos tenham sido usados como base de classificação das plantas halofíticas, eles geralmente operam juntos. O mecanismo dominante varia entre espécies de planta e, em alguns casos, entre partes da planta.

Quando expostas a vários tipos de estresses, as plantas acumulam solutos osmóticos não tóxicos, por isso chamados de solutos compatíveis. Os solutos que se acumulam variam muito entre as espécies de plantas. Podem ser açúcares simples (principalmente glucose e frutose), açúcares álcoois (glicerol e inosítois metilados), açúcares complexos (trealose, rafinose e frutanas) (BOHNERT & JENSEN, 1996), polióis cíclicos (MERCHANT & ADAMS, 2005), compostos quaternários de amônio derivados de aminoácidos (glicina betaína, alanina betaína, prolina betaína), aminoácidos, aminas terciárias e compostos sulfonados (ASHRAF & HARRIS, 2004). Geralmente, é aceito que o aumento na osmolaridade celular, devido ao acúmulo de solutos compatíveis, é acompanhado pelo aumento no influxo de água ou, pelo menos, redução no seu efluxo, proporcionando, assim, a turgescência necessária para a expansão celular (HARE et al., 1998).

Os solutos compatíveis, apesar de se acumularem em elevadas concentrações no citosol, auxiliando na manutenção do equilíbrio osmótico com os vacúolos, quando estes compartimentalizam íons em excesso, não interferem com as reações bioquímicas normais (BRAY et al., 2000; HASEGAWA et al., 2000), pois têm efeito mínimo no pH e no balanço de cargas do citosol e compartimentos lumenais das organelas (PARIDA & DAS, 2005). É importante destacar, que a tolerância à desidratação depende, também, da habilidade das células de manterem a integridade de suas membranas e prevenir a desnaturação das proteínas. Os solutos compatíveis também atuam na proteção das proteínas, membranas e lipossomos sob condições ambientais adversas (CROWE et al., 1992; ASHRAF & HARRIS, 2004).

A síntese de solutos compatíveis é realizada, frequentemente, através do desvio de intermediários metabólicos básicos para outras reações bioquímicas (PARIDA & DAS, 2005). A alteração das rotas metabólicas normais, pela superexpressão de enzimas envolvidas na síntese de solutos compatíveis, tem sido uma técnica utilizada para obtenção de plantas mais tolerantes aos estresses hídrico e salino (BOHNERT & JENSEN, 1996). A utilização de técnicas de transformação deve ser vista com cautela, porém. Apesar de ser muito importante para o estudo das funções fisiológicas e bioquímicas dos solutos compatíveis, quando se pensa no cultivo agrícola dessas plantas deve-se observar se o desvio de uma determinada rota bioquímica para a síntese de solutos compatíveis não interfere na produção da cultura sob condições normais de cultivo.

3.4. Proteção contra danos oxidativos

3.4.1. Sistemas antioxidativos de defesa

Outro aspecto comum aos estresses ambientais é o aumento na produção de espécies reativas de oxigênio (ERO), tais como o peróxido de hidrogênio (H_2O_2), o radical superóxido ($O_2^{\bullet}$) e o radical hidroxil ($HO^{\bullet}$), os quais são altamente reativos e podem alterar o metabolismo celular normal (ALSCHER et al., 1997).

As plantas têm sistemas antioxidativos de defesa (não enzimáticos e enzimáticos) presentes em diversos compartimentos subcelulares que, usualmente, são suficientes para evitar o dano oxidativo durante períodos de crescimento sob condições normais e de estresse moderado (BRAY et al., 2000). Entretanto, quando estressadas severamente, a produção de ROS pode exceder a capacidade de

neutralização dos sistemas antioxidativos e o dano oxidativo pode ocorrer (KANG & SALTVEIT, 2001). Os sistemas não enzimáticos incluem antioxidantes de baixa massa molecular, hidrofílicos, como o ácido ascórbico e a glutathione reduzida, ou lipofílicos, como o α -tocoferol e os carotenóides (McKERSIE & LESHEM, 1994). Os enzimáticos incluem as enzimas dismutase do superóxido (SOD), catalase (CAT), peroxidases não específicas (POX) e as enzimas do ciclo ascorbato-glutathione (ou via enzimática Halliwell-Asada): peroxidase do ascorbato (APX), redutase do monodesidroascorbato (MDHAR), redutase do desidroascorbato (DHAR) e redutase da glutathione (GR) (SHALATA et al., 2001).

O radical superóxido é produzido regularmente nos cloroplastos e mitocôndrias, embora pequenas quantidades também sejam produzidas nos peroxissomos, glioxissomos e retículo endoplasmático (McKERSIE & LESHEM, 1994). A SOD, enzima presente em cloroplastos, mitocôndrias, citosol e peroxissomos, converte o $O_2^{\bullet}$ a H_2O_2 , o qual é metabolizado a H_2O pela CAT e diferentes classes de peroxidases. A CAT, que é encontrada em peroxissomos, citosol e mitocôndrias, dismuta H_2O_2 em H_2O e O_2 . As peroxidases (POX e APX) são distribuídas por toda a célula e catalisam a redução do H_2O_2 a H_2O . A POX, que é encontrada no citosol, vacúolo e parede celular, é pouco específica quanto ao substrato doador de elétrons e decompõe H_2O_2 pela oxidação de co-substratos tais como compostos fenólicos (ex. guaiacol ou pirogalol) ou ascorbato. Já a APX, que como as demais enzimas do ciclo ascorbato-glutathione é encontrada em cloroplastos, mitocôndrias, citosol e peroxissomos e catalisa o primeiro passo do ciclo ascorbato-glutathione, reduzindo o H_2O_2 a H_2O às custas da oxidação de ascorbato a monodesidroascorbato, o qual é reduzido novamente a ascorbato pela ação da MDHAR. Alternativamente, duas moléculas de monodesidroascorbato podem dismutar-se não enzimaticamente em uma de ascorbato e uma de desidroascorbato. Este último é reduzido a ascorbato através da rota DHAR e GR. Nesta rota, a glutathione é oxidada pela ação da DHAR e, em seguida, é novamente reduzida pela ação da GR. Independentemente da rota utilizada (via MDHAR ou DHAR e GR), a regeneração do ascorbato tem como doador final de elétrons o NADPH (BRAY et al., 2000; KANG & SALTVEIT, 2001).

Como pode ser observado, os sistemas enzimáticos são destinados a minimizar as concentrações de superóxido e peróxido de hidrogênio, muito embora estas espécies químicas sejam menos tóxicas que o radical hidroxil. Entretanto, este radical pode ser produzido não enzimaticamente pela reação entre $O_2^{\bullet}$ e H_2O_2 , na presença ou não de íons Fe^{2+} , através das reações de Fenton e de Haber-Weiss, respectivamente. Os radicais hidroxil podem causar danos oxidativos a lipídios, proteínas, ácidos nucleicos e outras macromoléculas importantes, afetando severamente o metabolismo vegetal e, conseqüentemente, o crescimento e a produção (McKERSIE & LESHEM, 1994; ALSCHER et al., 1997; IMLAY, 2003; SAIRAM & TYAGI, 2004).

Acredita-se que as enzimas do sistema antioxidativo estejam envolvidas com os principais mecanismos de tolerância das plantas a estresses ambientais. Dessa forma, estudos recentes têm mostrado uma correlação entre a tolerância à salinidade e a presença de um eficiente sistema antioxidativo nos genótipos tolerantes. Dentre estes, pode-se relatar as pesquisas de SAIRAM et al. (2002), em *Triticum aestivum* L., VAIDYANATHAN et al. (2003) e DEMIRAL & TÜRKAN (2005), em *Oriza sativa* L., BOR et al. (2003), em *Beta vulgaris* e AZEVEDO NETO et al.,

2006, em *Zea mays*.

3.4.2. As espécies reativas de oxigênio e a peroxidação de lipídios

De modo geral, as ROS geradas sob condições de estresses hiperosmótico e hiperiônico são altamente reativas e provocam sérias alterações no metabolismo celular, causando peroxidação dos lipídios de membrana, oxidação de proteínas e ácidos nucleicos e danos físicos na estrutura do fotossistema II, podendo ocasionar morte celular (McKERSIE & LESHEM, 1994; MELONI et al., 2003).

A peroxidação dos lipídios da membrana tem início com a remoção de um átomo de hidrogênio do grupo metileno dos ácidos graxos poliinsaturados, resultando na formação de um radical livre lipídico. Esse radical sofre rearranjo em suas duplas ligações produzindo dienos conjugados, que podem reagir com o oxigênio molecular, originando um radical peroxilipídico o qual pode promover a remoção de um átomo de hidrogênio de um lipídio adjacente para formar um hidroperoxilipídio ou um endoperoxilipídio. A formação de um endoperoxilipídio a partir de ácidos graxos poliinsaturados, contendo pelo menos três grupos metilenos alternados por duplas ligações, pode conduzir à formação de malondialdeído (MDA) (BUEGE & AUST, 1978).

A quantidade de lipídios peroxidados aumenta gradualmente com o aumento da salinidade (GOSSETT et al. 1994). Em plantas lenhosas e frutíferas, o teor de MDA é frequentemente utilizado como marcador do grau de dano oxidativo, observando-se maior acúmulo em genótipos que mostram menor tolerância a altos níveis de sais (SUDHAKAR et al., 2001; ARBONA et al., 2003; MELONI et al., 2003). SHALATA & TAL (1998) observaram que espécies silvestres de tomateiro (*Lycopersicum pennellii*) têm níveis baixos de MDA, que não aumentam significativamente com o incremento da salinidade, como acontece com as espécies cultivadas. A melhor proteção dessa espécie vegetal contra o dano oxidativo deve-se à expressão constitutiva das enzimas dismutase do superóxido (SOD) e peroxidase do ascorbato (APX) e à indução da catalase (CAT) e da redutase do monodesidroascorbato (MDHAR).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Em virtude do grande número de efeitos prejudiciais provocados pela salinidade sobre a agricultura, o aprimoramento de técnicas de manejo do solo, da água ou das culturas que resultem em aumento da tolerância à salinidade é de grande relevância para a manutenção da produtividade agrícola em solos com excesso de sais. Ao lado de tais estratégias de manejo, os geneticistas têm desenvolvido pesquisas envolvendo a seleção e melhoramento de materiais que sejam mais tolerantes à salinidade.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABREU, C. E. B. **Alterações fisiológicas e bioquímicas em plântulas de cajueiro anão-precoce submetidas à salinidade em duas condições de cultivo**. 2004. 126f. Dissertação (Mestrado em Bioquímica) – Centro de Ciências, Universidade Federal do Ceará, Fortaleza.

ALSCHER, R. G.; DONAHUE, J. L.; CRAMER, C. L. Reactive oxygen species and antioxidants: relationship in green cells. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v.100, p.224-233, 1997.

APSE, M. P.; BLUMWALD, E. Engineering salt tolerance in plants. **Current Opinion in Biotechnology**, Amsterdam, v.13, p.146-150, 2002.

ARBONA, V.; FLORS, V.; JACAS, J.; GARCÍA-AGUSTÍN, P.; GÓMES-CARDENAS, A. Enzymatic and non-enzymatic antioxidant responses of carrizo citrange, a salt-sensitive citrus rootstock, to different levels of salinity. **Plant and Cell Physiology**, Hamikyoku, v.44, p.388-394, 2003.

ASHRAF, M. Organic substances responsible for salt tolerance in *Eruca sativa*. **Biologia Plantarum**, Praga, v.36, p.255-259, 1994.

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

AYERS, R. S.; WESTCOT, D. W. **A qualidade da água na agricultura**. Tradução de GHEYI, H. R.; MEDEIROS, J. F.; DAMASCENO, F. A. V. Campina Grande, PB: UFPB, 1991. 218p.

AZEVEDO NETO, A. D.; PRISCO, J. T.; ENÉAS-FILHO, J.; 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 and Experimental Botany**, Paris, v.56, p.87-94, 2006.

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

BOHNERT, H. J.; JENSEN, R. G. Strategies for engineering water stress tolerance in plants. **Trends in Biotechnology**, London, v.14, p.89-97, 1996.

BOHNERT, H. J.; NELSON, D. E.; JENSEN, R. G. Adaptations to environmental stresses. **Plant Cell**, Rockville, v.7, n.6, p.1099-1111, 1995.

BOR, M.; ÖZDEMİR, F.; TÜRKAN, I. The effect of salt stress on lipid peroxidation and antioxidants in leaves of sugar beet *Beta vulgaris* L. and wild beet *Beta maritima* L. **Plant Science**, London, v. 164, p. 77-84, 2003.

BOSCO, M. R. de O.; OLIVEIRA, A. B.; HERNANDEZ, F. F. F.; LACERDA, C. F. Efeito do NaCl sobre o crescimento, fotossíntese e relações hídricas de plantas de berinjela. **Revista Ceres**, Viçosa, v.56, n.3, p.296-302, 2009.

BRAY, E. A.; BAILEY-SERRES, J.; WERETILNYK, E. Responses to abiotic stresses. In: BUCHANAN, B. B., GRUISSEM, W.; JONES, R. L. (Ed.). **Biochemistry and Molecular Biology of Plants**. Rockville: ASPP, p.1158-1203. 2000.

BUEGE, J. A.; AUST, S. D. Microsomal lipid peroxidation. **Methods in enzymology**, San Diego, v.52, n.3, p.302-310, 1978.

CHEESEMAN, J. M. Mechanisms of salinity tolerance in plants. **Plant Physiology**, Lancaster, v 87, p.547-550, 1988.

COSTA, P. H.; SILVA, J. V.; BEZERRA, M. A.; ENÉAS-FILHO, J.; PRISCO, J. T.; GOMES-FILHO, E. Crescimento em níveis de solutos orgânicos e inorgânicos em cultivares de *Vigna unguiculata* submetidos à salinidade. **Revista Brasileira de Botânica**, v.26, p.289-297, 2003.

CROWE, J. H.; HOEKSTRA, F. A.; CROWE, L. M. Anhydrobiosis. **Annual Review of Physiology**, Palo Alto, v.54, n.1, p. 579-599, 1992.

DAKER, A. **A água na agricultura**; manual de hidráulica agrícola. 7.ed. Rio de Janeiro, RJ: Freitas Bastos, 1988. 543p.

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

EPSTEIN, E.; BLOOM, A. J. **Nutrição mineral de plantas**: princípios e perspectivas. Londrina: Editora Planta, 2006. 403p.

FAO. **Water in agriculture: opportunity untapped**. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2006.

FASSBENDER, H. W.; BORNEMISZA, E. **Química dos suelos com énfasis em suelos de América Latina**, 2. ed., San José: IICA, 1987. 420p.

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.

GAXIOLA, R.; LI, J.; UNDURRAGA, S., DANG, L. M.; ALLEN, G. J.; ALPER, S.; FINK, G. Drought- and salt-tolerant plants result from overexpression of the AVP1 H⁺-pump. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, v.98, p.11444-11449, 2001.

GHEYI, H. R. Problema de salinidade na agricultura irrigada. In: OLIVEIRA, T. S.; ASSIS, R. N.; ROMERO, R. E.; SILVA, J. R. C. (eds). **Agricultura, sustentabilidade e o semi-árido**. Fortaleza: DCS/UFC, 2000, p. 329-346.

GOSSETT, D. R.; MILLHOLLON, E. P.; LUCAS, M. C.; BANKS, S. W.; MARNEY, M. M. The effects of NaCl on antioxidant enzyme activities in callus tissue of salt-tolerant and salt-sensitive cultivars (*Gossypium hirsutum* L.). **Plant Cell Reports**, Berlin, v.13, n.1, p.498-503, 1994.

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

HARE, P. D.; CRESS, W. A.; VAN-STADEN, J. Dissecting the roles of osmolyte accumulation during stress. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v.21, n.6, p.535-553, 1998.

HASEGAWA, P. M.; BRESSAN, R. A.; ZHU, J. K.; BOHNERT, H. J. Plant cellular and molecular responses to high salinity. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, Palo alto, v.51, n.1, p.463-499, 2000.

HOLANDA, J. S.; AMORIM, J. R. A.; FERREIRA NETO, M.; HOLANDA, A. C. Qualidade da água para irrigação. In: GHEYI, H. R.; DIAS, N. S.; LACERDA, C. F. **Manejo da salinidade na agricultura: Estudos básicos e aplicados**. Fortaleza: Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia em Salinidade, 2010. p. 43-61.

IMLAY, J. A. Pathways of oxidative damage. **Annual Review of Microbiology**, Palo Alto, v.57, n.1, p. 395-418, 2003.

IYENGAR, E. R. R.; REDDY, M. P. Photosynthesis in highly salt tolerant plants. In: PESSERKALI, M. (Ed.). **Handbook of Photosynthesis**. Marshal Dekar, Baten Rose. 1996. p.897-909.

KANG, H. M.; SALTVEIT, M. E. Activity of enzymatic antioxidant defense systems in chilled and heat shocked cucumber seedling radicles. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 113, p. 548-556, 2001.

KOZLOWSKI, T. T. Responses of woody plants to flooding and salinity. **Tree Physiology Monograph**, Victoria, v.1, n.1, p.1-29, 1997.

LACERDA, C. F. **Crescimento e acúmulo de solutos orgânicos e inorgânicos em dois genótipos de sorgo forrageiro submetidos a estresse salino**. 2000. 163f. Tese (Doutorado em Fisiologia Vegetal) – Centro de Ciências Agrárias, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.

LACERDA, C. F.; CAMBRAIA, J.; OLIVA, M. A.; RUIZ, H. A. Osmotic adjustment in roots and leaves of two sorghum genotypes under NaCl stress. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 15, p. 113-118, 2003.

MAATHUIS, F. J. M. The role of monovalent cation transporters in plant responses to salinity. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v.57, Salinity Special Issue, p.1137-1147, 2006.

MANSOUR, M. M. F.; SALAMA, K. H. A. Cellular basis of salinity tolerance in plants. **Environmental and Experimental Botany**, Paris, v.52, n.2, p.113-122, 2004.

McKERSIE, B. D.; LESHEM, Y. Y. **Stress and stress coping in cultivated plants**. Dordrecht: Kluwer Academic Publishes, 1994. 256p.

MELONI, D. A.; OLIVA, M. A.; MARTINEZ, C. A.; CAMBRAIA, J. Photosynthesis and activity of superoxide dismutase, peroxidase and glutathione reductase in cotton under salt stress. **Environmental and Experimental Botany**, Paris, v. 49, p. 69-76. 2003.

MERCHANT, A.; ADAMS, M. Stable osmotica in *Eucalyptus spathulata* - responses to salt and water deficit stress. **Functional Plant Biology**, Victoria, v.32, n.9, p.797-805, 2005.

MUNNS, R. Comparative physiology of salt and water stress. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 28, p. 239-250, 2002.

NIU, X.; BRESSAN, R. A.; HASEGAWA, P. M.; PARDO, J. M. Ion homeostasis in NaCl stress environments. **Plant Physiology**, Lancaster, v.109, n.2, p.735-742, 1995.

OLIVEIRA, M. Gênese, classificação e extensão de solos afetados por sais. In: SIMPÓSIO "MANEJO E CONTROLE DA SALINIDADE NA AGRICULTURA IRRIGADA", 1997, Campina Grande, PB. **Anais...**, Campina Grande: UFPB, p. 3-35, 1997.

PARIDA, A. K.; DAS, A. B. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, New York, v.60, n.3, p.324-349. 2005.

PARIDA, A. K.; DAS, A. B.; MITTRA, B. Effects of salt on growth, ion accumulation, photosynthesis and leaf anatomy of the mangrove, *Bruguiera parviflora*. **Trees – Structure and Function**, Berlin, v.18, n.2, p.167-174, 2004.

PRISCO, J. T. Alguns aspectos da fisiologia do estresse salino. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 3, p. 85-94, 1987.

REINHARDT, D. H.; ROST, T. L. Salinity accelerates endodermal development and induces an exodermis in cotton seedlings in cotton seedlings roots. **Environmental and Experimental Botany**, Paris, v.35, n.4, p.563-574, 1995.

RIBEIRO, M. R. Origem e classificação dos solos afetados por sais. In: GHEYI, H. R.; DIAS, N. S.; LACERDA, C. F. **Manejo da salinidade na agricultura: Estudos básicos e aplicados**. Fortaleza: Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia em Salinidade, 2010. p. 11-19.

RIBEIRO, M. R.; BARROS, M. F. C.; FREIRE, M. B. G. S. Química dos solos salinos e sódicos. In: MELO, V. F.; ALLEONI, L. R. F. (ed.). **Química e mineralogia do solo. Parte II – Aplicações**. Viçosa: Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, 2009. P. 449-484.

ROBINSON, M. F.; VÉRY, A. A.; SANDERS, D.; MANSFIELD, T. A. How can stomata contribute to salt tolerance? **Annals of Botany**, London, v.80, n.4, p.387-393, 1997.

SAIRAM, R. K.; RAO, K. V.; SRIVASTAVA, G. C. Differential response of wheat genotypes to long term salinity stress in relation to oxidative stress, antioxidant activity and osmolyte concentration. **Plant Science**, London, v.163, n.5, p.1037-1046, 2002.

SAIRAM, R. K.; TYAGI, A. Physiology and molecular biology of salinity stress tolerance in plants. **Current Science**, v.86, n.1, p.407-421, 2004.

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. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v.112, n.3, p.487-494, 2001.

SHALATA, A.; TAL, M. The effect of salt stress on lipid peroxidation and antioxidants in the leaf of the cultivated tomato and its wild salt-tolerant relative *Lycopersicon pennellii*. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v.104, n.1, p.169-174, 1998.

SHI, H.; ISHITANI, M.; KIM, C.; ZHU, J. K. The *Arabidopsis thaliana* salt tolerance gene SOS1 encodes a putative Na⁺/H⁺ antiporter. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, v.97, n.12, p.896-6901, 2003.

SOHAN, D.; JASONI, R.; ZAJICEK, J. Plant-water relations of NaCl and calcium-treated sunflower plants. **Environmental and Experimental Botany**, Paris, v.42, n.1, p.105-111, 1999.

SUDHAKAR, C.; LAKSHMI, A.; GIRIDARAKUMAR, S. Changes in the antioxidant enzyme efficacy in two high yielding genotypes of mulberry (*Morus alba* L.) under NaCl salinity. **Plant Science**, London, v.161, n.5, p.613-619, 2001.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**, 3 ed. Porto Alegre: Artmed. 2004. 719p.

TESTER, M.; DAVENPORT, R. Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in higher plants. **Annals of Botany**, London, v.91, n.5, p.503-527, 2003.

VAIDYANATHAN, H.; SIVAKUMAR, P.; CHAKRABARTY, R.; THOMAS, G. Scavenging of reactive oxygen species in NaCl-stressed rice (*Oryza sativa* L.) — differential response in salt-tolerant and sensitive varieties. **Plant Science**, London, v.165, n.10, p.1411-1418, 2003.

YAMAGUCHI, T.; BLUMWALD, E. Developing salt-tolerant crop plants: challenges and opportunities. **Trends in Plant Science**, Killington, v.10, n.12, p.615-620, 2005.

YEO, A. Molecular biology of salt tolerance in the context of whole-plant physiology. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v.49, n.9, p.915-929, 1998.

ZHU, J. K. Salt and drought stress signal transduction in plants. **Annual Review of Plant Biology**, Oxford, v.53, n.1, p.247-273, 2002.

ZIDAN, I.; AZAIZEH, H.; NEWMANN, P. M. Does salinity reduce growth in maize root epidermal cells by inhibiting their capacity for cell wall acidification? **Plant Physiology**, Lancaster, v.93, n.1, p.7-11, 1990.