



TOLERÂNCIA DAS PLANTAS À SALINIDADE: ASPECTOS FISIOLÓGICOS E BIOQUÍMICOS

Lilia Willadino¹, Terezinha Rangel Camara²

¹Departamento de Biologia da Universidade Federal Rural de Pernambuco - UFRPE. Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia de Salinidade – INCT Sal/CNPq.

Recife, Brasil. e-mail: lilia@pq.cnpq.br

²Departamento de Química UFRPE. e-mail: tkrcamara@bol.com.br.

RESUMO

No cenário mundial o aquecimento global pode provocar um grande impacto na agricultura em função do aumento de áreas nas quais as plantas são sujeitas a estresses ambientais. No Brasil, estimativas da Embrapa mostram que ocorrerá uma profunda alteração da geografia da produção agrícola se nada for feito para mitigar os efeitos das mudanças climáticas visando à aclimatação das culturas para a nova situação. Nesse cenário destaca-se a importância de estudos voltados para elucidar as interações morfológicas, fisiológicas, bioquímicas e moleculares, responsáveis pela aclimatação das plantas às flutuações ambientais, uma vez que a planta deve alcançar um novo estado de homeostase quando submetida a estresse. A presente revisão aborda os efeitos do estresse salino sobre as plantas abrangendo os componentes osmóticos e iônicos. O componente osmótico resulta das elevadas concentrações de sais dissolvidos na solução do solo, os quais reduzem o potencial osmótico dessa solução, diminuindo, conseqüentemente, a disponibilidade da água para a planta. Assim sendo, faz-se necessário um ajuste osmótico na célula vegetal para assegurar a manutenção do turgor e a entrada de água para o crescimento celular. Essa situação requer o aumento da concentração de osmólitos no citosol, seja pela absorção de solutos seja pela síntese de compostos orgânicos compatíveis com o metabolismo celular. A função dos osmólitos não é puramente osmótica cada vez mais se evidencia a função protetora destes compostos. Dentre as funções dos osmoprotetores, como a prolina, destaca-se o papel na prevenção da produção de radicais livres ou no seqüestro de espécies reativas de oxigênio (ROS) tais como o íon superóxido ($O_2\cdot^-$), o peróxido de hidrogênio (H_2O_2), radicais hidroxila ($OH\cdot$) e peroxila ($O_2H\cdot$), que caracterizam um estresse secundário – o estresse oxidativo. No que se refere à componente iônica as elevadas concentrações de íons específicos, sobretudo Na^+ e Cl^- , provocam desequilíbrio nutricional nas plantas, sendo freqüente a deficiência de íons como potássio, cálcio, magnésio, fósforo e nitrato. Dentre os efeitos mais estudados destaca-se a redução da concentração de K^+ em função do incremento da salinidade, sendo reconhecido como mecanismo de tolerância de algumas plantas, a capacidade de absorção seletiva de K^+ associada à extrusão de Na^+ . A extrusão de Na^+ do citosol, para o vacúolo ou para o apoplasto, ocorre através do antiporte Na^+/H^+ . O antiporte é um transporte ativo secundário que utiliza o gradiente eletroquímico estabelecido por H^+ -ATPase ou H^+ -PP_iase de membrana (transporte ativo primário). Observa-se, portanto um conjunto de estratégias para minimizar os efeitos do estresse salino.

PALAVRAS CHAVE: Estresse salino, homeostase iônica, K^+ , Na^+ , prolina.

PLANT TOLERANCE TO SALINITY: PHYSIOLOGICAL AND BIOCHEMICAL ASPECTS

Abstract: The world global warming may cause a great impact on agriculture due to the increase in areas where plants are subjected to environmental stresses. In Brazil, Embrapa estimates show that there will be a profound change in the geography of agricultural production if nothing is done to mitigate the effects of climate change aimed at cultures to adapt to the new scenario. This scenario highlights the importance of studies to elucidate the interactions of morphological, physiological, biochemical and molecular alterations responsible for the acclimation of plants to environmental fluctuations, since the plant should reach a new state of homeostasis when subjected to stress. This review covers the effects of salt stress on plants covering the osmotic and ionic components. The osmotic component resulted in high concentrations of dissolved salts in the soil solution, which reduced the osmotic potential of the solution, consequently decreasing the availability of water for plant. Therefore, an osmotic adjustment is necessary in plant cells to ensure the maintenance of turgor and water intake for cell growth. This situation requires increasing of the concentration of osmolytes in the cytosol, either by the absorption of solutes or by synthesis of organic compatible with cellular metabolism. The function of osmolytes is not purely osmotic, increasing the protective function of these compounds. Among the functions of osmoprotectors such as proline, we highlight the role in preventing free radical production or stealing of reactive oxygen species (ROS) such as superoxide ion ($O_2^{\bullet-}$), hydrogen peroxide (H_2O_2), hydroxyl radical (OH^{\bullet}) and peroxy (O_2H^{\bullet}), which feature a secondary stress - oxidative stress. With regard to the component ionic high concentrations of specific ions, especially Na^+ and Cl^- , causing nutritional imbalances in plants, being common the deficiency of ions like potassium, calcium, magnesium, phosphorus and nitrate. Among the most studied effects highlights the reduction of K^+ concentration as a result of increasing salinity, being recognized as a mechanism of tolerance of some plants, the ability of selective absorption of K^+ associated with extrusion of Na^+ . The extrusion of Na^+ from the cytosol to the vacuole or the apoplast occurs through the antiport Na^+/H^+ . The antiporter is a secondary active transport that uses the electrochemical gradient established by H^+ -ATPase or H^+ -PPiase membrane (primary active transport). There is therefore a set of strategies to minimize the effects of salt stress.

KEYWORDS: Salt stress, ionic homeostasis, K^+ , Na^+ , proline.

INTRODUÇÃO

Aproximadamente 30 milhões de hectares do planeta são afetados por sais, e de 0,25 a 0,5 milhões de hectares de área produtiva são perdidos a cada ano em função da salinização do solo (FAO, 2002). No Nordeste brasileiro os solos afetados por sais ocupam uma área de aproximadamente 9,1 milhões de hectares no Nordeste brasileiro (PEREIRA 1983).

A área salinizada continua aumentando em função da utilização de sistemas de irrigação e do desmatamento. As áreas irrigadas são, particularmente, predispostas à salinização. Isto se deve tanto ao uso de água salina, quanto à elevação do lençol freático decorrente do excesso de rega associado a uma

drenagem insuficiente. Aproximadamente, 20% do total das áreas irrigadas encontram-se salinizadas, o que representa cerca de 230 milhões de hectares (FAO, 2005). Os perímetros irrigados representam apenas 15% das áreas cultivadas do planeta, mas, considerando que a produtividade dessas áreas é, no mínimo, duas vezes superior a das demais áreas, nesses perímetros irrigados é produzido um terço da alimentação do planeta (MUNNS et al., 2002).

Os solos salinos (CEe maior que $4,0 \text{ dS.m}^{-1}$) apresentam uma concentração de sais suficientemente alta para reduzir o crescimento da maioria das espécies vegetais. Considerando-se a previsão do aumento da população humana de 6,1 bilhões em 2001, para 9,3 bilhões, em 2050, a produção de alimentos tem que aumentar para que possa ser garantida a segurança alimentar (FLOWERS, 2004).

O incremento da tolerância à salinidade em plantas sensíveis, as glicófitas, e a domesticação de espécies silvestres tolerantes, as halófitas, são fundamentais para o crescimento de culturas em áreas salinizadas ou em risco de salinização.

Plantas sob estresse

Do ponto de vista fisiológico, estresse é a condição causada por fatores que tendem a alterar um equilíbrio (NILSEN & ORCUTT, 1996). Nesse sentido, o conceito de eu-estresse é atribuído àquela condição de estresse suave e estimulante que ativa o metabolismo celular e incrementa a atividade fisiológica da planta. É um fator positivo que impulsiona o crescimento vegetal. Por outro lado, o dis-estresse é gerado por qualquer condição desfavorável, seja pela intensidade ou duração, que afeta negativamente o metabolismo, crescimento e desenvolvimento vegetal (LICHTENTHALER, 2004).

Características da planta, incluindo identidade do órgão ou tecido, estágio de desenvolvimento e genótipo influenciam a resposta ao estresse (Figura 1). A capacidade para sobreviver ao estresse é regida por mecanismos que conferem resistência e podem ser escape ou tolerância. Os mecanismos de escape envolvem reduzida atividade metabólica – levando a um estado de dormência. São aqueles que evitam a exposição ao estresse. Os mecanismos de tolerância, por sua vez, envolvem alta atividade metabólica sob estresse moderado, e baixa sob estresse severo - permitem a planta suportar o estresse (OSMOND, 1987; BRAY et al., 2000; CAMARA & WILLADINO, 2005).

Uma planta pode ter vários mecanismos de tolerância e escape, ou uma combinação de ambos. Os mecanismos de resistência constitutivos expressam-se independente da planta estar sob estresse, eles constituem as adaptações. São progressos evolucionários que melhoram a adequação ambiental de uma população de organismos. Por outro lado, o ajuste de um organismo individual em resposta a variações de fatores ambientais constitui os mecanismos de resistência conhecidos como aclimação (BRAY et al., 2000). Durante a aclimação um organismo altera sua homeostase para se acomodar a mudanças ambientais externas. A aclimação é uma resposta fenotípica a diferentes combinações de características ambientais (NILSEN E ORCUTT, 1996). A adaptação ao nível populacional, ou a aclimação, ao nível de uma planta individual, ocorre por meio da combinação de processos comportamentais, morfológicos, anatômicos, fisiológicos e bioquímicos que, por sua vez, dependem de processos moleculares (GASPAR et al., 2002).

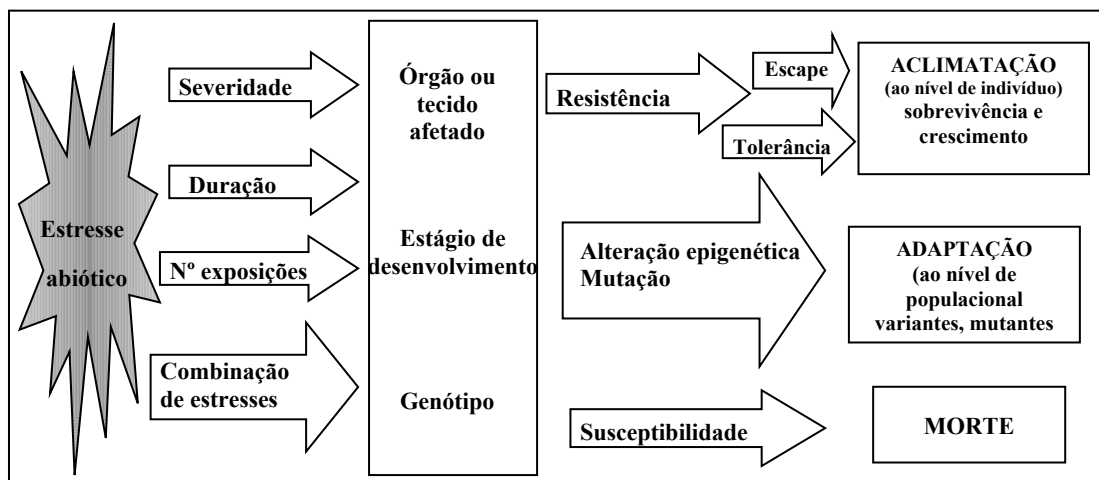


Figura 1. Respostas das plantas ao estresse abiótico em relação às características do estresse e da planta (Adaptado de BRAY et al., 2000; GASPAR et al., 2002).

Diversidade na tolerância à salinidade: Glicófitas x Halófitas

As respostas ao estresse salino variam amplamente dependendo do genótipo da planta. Enquanto algumas espécies apresentam elevada tolerância à salinidade, outras são altamente susceptíveis. As plantas podem ser classificadas como halófitas, aquelas que se desenvolvem naturalmente em ambientes com elevadas concentrações salinas (tipicamente Na^+ e Cl^-) e, glicófitas, as que não são capazes de se desenvolver em ambientes com elevadas concentrações salinas. A maioria das glicófitas apresenta redução no crescimento quando a salinidade supera 10 mM, enquanto que as halófitas crescem em ambientes nos quais a concentração salina varia de 50 a 500 mM (ORCUTT & NILSEN, 2000). Em termos de potencial da água, as halófitas possuem a capacidade de crescer em substratos cujo potencial oscila entre -1,0 e -2,5 MPa e, em condições extremas, a -5,0 MPa (WILLADINO & CAMARA, 2004).

Muitas halófitas apresentam mecanismos de exclusão de Na^+ e Cl^- em estruturas morfológicas como glândulas secretoras e pêlos vesiculares (FERNANDES et al., 2010). As glândulas secretoras são estruturas presentes na epiderme e consistem de células basais altamente cutinizadas, enquanto que, as células excretoras propriamente ditas apresentam-se, praticamente, livres de cutina. As glândulas secretoras eliminam ativamente os sais presentes nas folhas (Figura 2a). Os pêlos vesiculares (Figura 2b), que são células epidérmicas modificadas, geralmente acumulam sais no protoplasto e morrem e, em seguida, são substituídos por novos pêlos. Outra alternativa de dessalinização é a abscisão de folhas velhas que acumulam consideráveis quantidades de sal.

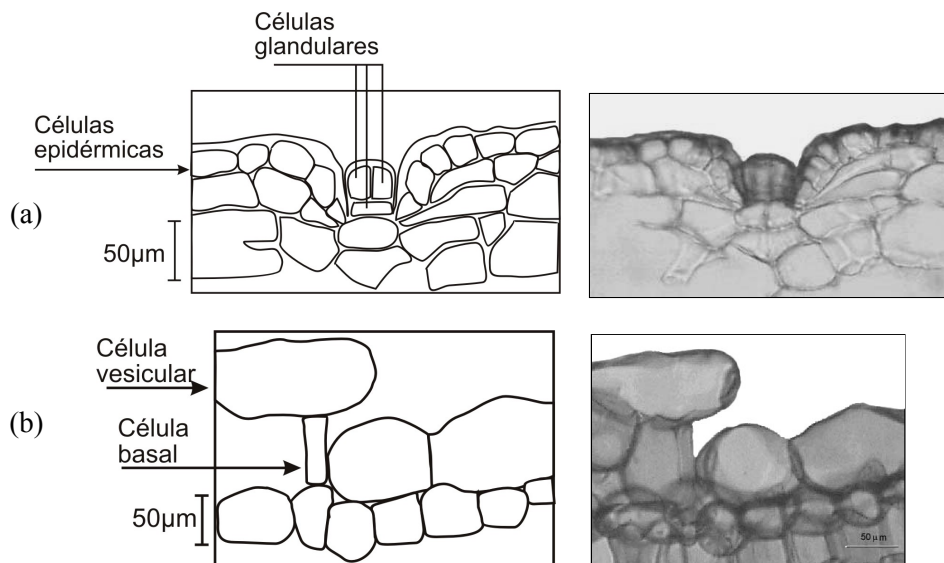


Figura 2: (a) glândula secretora de *Avicennia*; (b) pelos vesiculares de *Atriplex nummularia*. (Adaptado de WILLADINO & CAMARA, 2004).

As halófitas, devido a suas altas taxas de absorção e acumulação de sais nos tecidos, sobretudo na parte aérea, apresentam a habilidade de extrair sais do solo. A fitorremediação é uma eficiente estratégia de recuperação de solos salinos e sódicos tanto pela remoção consideráveis de sais quanto pela melhoria da estruturação do solo e incremento da atividade biológica quando as plantas são introduzidas em áreas sem cobertura vegetal (FREIRE, et al., 2010). Experimentos realizados com a espécie *Atriplex nummularia*, forrageira de boa aceitabilidade pelo gado, registraram taxas de absorção de sais de, aproximadamente, $1,15 \text{ t.ha}^{-1}.\text{ano}^{-1}$, quando as mesmas foram cultivadas com rejeitos de dessalinizadores no Nordeste brasileiro (Porto et al., 2001).

A maioria das plantas cultivadas, entretanto, são glicófitas, com algumas poucas exceções como o coqueiro e a tamareira. O efeito da salinidade do solo para a produção agrícola é enorme, podendo gerar importantes perdas na agricultura (Tabela 1). O nível de tolerância de uma espécie vegetal pode ser expresso em termos da porcentagem de biomassa produzida ou da porcentagem de sobrevivência (MUNNS, 2002). A expressão da tolerância como percentual de biomassa produzida em condições salinas *versus* a produção em condições controle, por um período de tempo prolongado, evidencia diferenças dramáticas entre as espécies. O cultivo a 200 mM de NaCl, por um dado período de tempo, poderá acarretar na morte de espécies sensíveis, como o feijão, provocar reduções de até 60% na biomassa de espécies como o algodão; ou reduzir em 20% o peso da matéria seca da beterraba. Por outro lado, uma halófitas como a *Sueda maritima*, pode manter sua taxa de crescimento a níveis ótimos, nessas mesmas condições (GREENWAY & MUNNS, 1980).

Tabela 1: Redução do crescimento de diversas culturas glicófitas submetidas ao estresse salino (Adaptado de AYERS & WESTCOTT, 1976).

Cultura	Redução do rendimento*								
	0%		10%		25%		50%		Máx
	ECe	ECw ²	ECe	ECw	ECe	ECw	ECe	ECw	ECe
Cevada (<i>Hordeum vulgare</i>)	8,0	5,3	10	6,7	13	8,7	13	12	28
Algodão (<i>Gossypium</i>)	7,7	5,1	9,6	6,4	13	8,4	17	12	27
Beterraba (<i>Beta vulgaris</i>)	7,0	4,7	8,7	5,8	11	7,5	15	10	24
Trigo (<i>Triticum aestivum</i>)	6,0	4,0	7,4	4,9	9,5	6,4	13	8,7	20
Soja (<i>Glycine max</i>)	5,0	3,3	5,5	3,7	6,2	4,2	7,5	5,0	10
Sorgo (<i>Sorghum bicolor</i>)	4,0	2,7	5,1	3,4	7,2	4,8	11	7,2	18
Arroz (<i>Oryza sativa</i>)	3,0	2,0	3,8	2,6	5,1	3,4	7,2	4,8	11,5
Milho (<i>Zea mays</i>)	1,7	1,1	2,5	1,7	3,8	2,5	5,9	3,9	10
Feijão (<i>Phaseolus vulgaris</i>)	1,0	0,7	1,5	1,0	2,3	1,5	3,6	2,4	6,5
Azeitona (<i>Olea europaea</i>)	2,7	1,8	3,8	2,6	5,5	3,7	8,4	5,6	14
Laranja (<i>Citrus sinensis</i>)	1,7	1,1	2,3	1,6	3,2	2,2	4,8	3,2	8,0
Limão (<i>Citrus limon</i>)	1,7	1,1	2,3	1,6	3,3	2,2	4,8	3,2	8,0
Maça (<i>Malus sylvestris</i>)	1,7	1,0	2,3	1,6	3,3	2,2	4,8	3,2	8,0
Uva (<i>Vitis spp.</i>)	1,5	1,0	2,5	1,7	4,1	2,7	6,7	4,5	12
Ameixa (<i>Prunus domestica</i>)	1,5	1,0	2,1	1,4	2,9	1,9	4,3	2,8	7,0
Morango (<i>Fragaria spp.</i>)	1,0	0,7	1,3	0,9	1,8	1,2	2,5	1,7	4,0
Pepino (<i>Cucumis sativus</i>)	2,5	1,7	3,3	2,2	4,4	2,9	6,3	4,2	10
Melão (<i>Cucumis melo</i>)	2,2	1,5	3,6	2,4	5,7	3,8	9,1	6,1	16
Espinafre (<i>Spinaca oleracea</i>)	2,0	1,3	3,3	2,2	5,3	3,5	8,6	5,7	15
Batata (<i>Solanum tuberosum</i>)	1,7	1,1	2,5	1,7	3,8	2,5	5,9	3,9	10
Milho doce (<i>Zea mays</i>)	1,7	1,1	2,5	1,7	3,8	2,5	5,9	3,9	10
Batata (<i>Ipomoea batatas</i>)	1,5	1,0	2,4	1,6	3,8	2,5	6,0	4,0	10,5
Alface (<i>Lactuca sativa</i>)	1,3	0,9	2,1	1,4	3,2	2,1	5,2	3,4	9,0
Cebola (<i>Allium cepa</i>)	1,2	0,8	1,8	1,2	2,8	1,8	4,3	2,9	7,5
Cenoura (<i>Daucus carota</i>)	1,0	0,7	1,7	1,1	2,8	1,9	4,6	3,1	8,0
Alfafa (<i>Medicago sativa</i>)	2,0	1,3	3,4	2,2	5,4	3,6	8,8	5,9	15,5

*Redução do crescimento = (rendimento em meio salino/rendimento em meio não salino) x 100.

Efeitos da salinidade sobre as plantas

O efeito da salinidade sobre as plantas é consequência de dois distintos componentes do estresse salino: (1) o componente osmótico – resultante da elevada concentração de solutos na solução do solo, provocando um déficit hídrico pela redução do potencial osmótico; (2) o componente iônico – decorrente dos elevados teores de Na⁺ e Cl⁻, e da alterada relação K⁺/Na⁺ e outros nutrientes.

O modelo bifásico de redução do crescimento, proposto por Munns e Termaat, identifica a diminuição do potencial osmótico como o primeiro fator de

redução do crescimento e, o efeito específico dos íons, como o segundo (MUNNS, 1993). Na primeira fase, o crescimento da planta é afetado pelos sais que estão no exterior da mesma e é regulado por sinalização proveniente da raiz, sobretudo pelo ácido abscísico (ABA). A segunda fase caracteriza-se pela redução do crescimento resultante do acúmulo de sais no interior da planta. A causa desta injúria é função da elevada quantidade de sal absorvida, a qual ultrapassa a capacidade da planta de compartimentalizá-lo no vacúolo. Consequentemente, a concentração de sais aumenta no citoplasma e inibe a atividade de enzimas de várias rotas metabólicas (WILLADINO et al., 1996; PRISCO & GOMES FILHO, 2010).

Alternativamente à compartimentalização no vacúolo, os sais podem ser transportados para a parede celular, o que, por sua vez, pode resultar na desidratação da célula (MUHLING & LAUCHLI, 2002).

O estresse salino causa um rápido e potencialmente severo decréscimo da taxa de crescimento foliar. A queda na velocidade de alongação foliar resulta de uma redução no número de células em processo de alongação, na taxa de alongação dessas células, ou em ambos. Do ponto de vista biofísico, uma célula da folha de uma planta tratada com NaCl pode apresentar uma reduzida taxa de expansão devido a uma baixa taxa de absorção de água e osmólitos; ao enrijecimento da parede; ou à queda no turgor celular (COSGROVE, 1993). Esses efeitos do estresse estão baseados em quatro mecanismos: (1^o) a absorção de água dirigida osmoticamente, necessária para o crescimento celular, pode ser inibida pelo baixo potencial hídrico no espaço radicular (estresse osmótico); (2^o) os solutos normalmente usados para gerar pressão osmótica podem não estar disponíveis em quantidades suficientes devido à competição do Na⁺ e do Cl⁻ por sítios de absorção (desequilíbrio nutricional); (3^o) Na⁺ e Cl⁻ podem estar disponíveis em quantidade suficiente para serem usados como osmólitos, mas as células podem não estar habilitadas a lidar com esses íons adequadamente e sofrem efeitos tóxicos (toxidez iônica); (4^o) as células podem produzir reações específicas a elevadas concentrações de NaCl, como alteração na taxa de síntese da parede celular (resposta regulatória) (FRICKE & PETERS, 2002).

Componentes do estresse salino e o tempo de exposição

Um significativo decréscimo no crescimento é um efeito imediato do estresse salino, ao qual se segue uma recuperação gradual até atingir uma nova taxa de crescimento, geralmente inferior àquela existente antes da indução do estresse.

A quantificação da tolerância à salinidade entre espécies correlacionadas é surpreendentemente difícil tendo em vista que os efeitos do estresse sobre o crescimento vegetal são dependentes do tempo de exposição. Após um curto período de submissão ao estresse salino, espécies muito diferentes quanto à tolerância à salinidade podem apresentar a mesma redução de crescimento. Esse comportamento foi evidenciado em experimentos com distintos genótipos de trigo (FRANCOIS et al., 1986) e cevada (MUNNS et al., 1995). Após 10 dias de salinização, a taxa de alongação foliar de diferentes cultivares de trigo e cevada não diferiu significativamente mesmo entre a cultivar mais sensível (de trigo) e a mais tolerante (de cevada). Por outro lado, a taxa de crescimento de cultivares de tangerina foi mais severamente reduzida na cultivar mais sensível (Carrizo) do que na mais tolerante (Cleópatra), após seis semanas de rega com água salinizada (GARCIA-SÁNCHEZ et al., 2002).

Isto leva a considerar a escala de tempo e os diferentes mecanismos que podem ser importantes no controle do crescimento das plantas após determinados períodos de exposição ao estresse. A seqüência de eventos que ocorrem em uma planta submetida à salinidade em função do tempo é resumida no Quadro 1.

Quadro 1: Resposta à salinidade em diferente escala de tempo (Adaptada de MUNNS 2002).

TEMPO	Efeitos osmóticos (Efeitos sobre o crescimento de uma planta tolerante ao sal)	Efeitos específicos do sal (Efeitos adicionais sobre o crescimento de uma planta sensível ao sal)
Minutos	Redução instantânea e rápida recuperação na taxa de alongação em folhas e raízes.	---
Horas	Estabelecimento de uma nova e mais reduzida taxa de alongação foliar e radicular.	---
Dias	Crescimento foliar mais afetado que o radicular; Redução da taxa de emissão de folhas.	Injúria visível nas folhas mais velhas (sintomatologia de toxidez).
Semanas	Redução do tamanho final e/ou do número de folhas.	Morte de folhas mais velhas.
Meses	Alteração no tempo de floração; Redução na produção de sementes.	Morte das folhas mais jovens; a planta pode morrer antes da maturação das sementes.

Num intervalo de tempo de minutos a horas, apenas o efeito osmótico atua sobre a planta induzindo variações essencialmente instantâneas (MUNNS 2002). Esse efeito da salinidade sobre o vegetal se traduz em redução na taxa de expansão foliar, como registrado em milho (NEUMAN, 1993), trigo e cevada (PASSIOURA & MUNNS, 2000), entre outros. A utilização de manitol, polietileno glicol (PEG) ou KCl (HAZEN et al., 1995) e de técnicas de pressurização (PASSIOURA & MUNNS, 2000) permitiram confirmar a premissa de que o efeito imediato do estresse salino sobre o crescimento não é específico do sal, mas da redução do potencial acarretada pela elevada concentração de osmólitos na solução do solo. A aplicação de pressurização osmótica assegura a manutenção de um adequado potencial da água na planta e evita o descenso na taxa de expansão foliar (PASSIOURA & MUNNS 2000).

Nas raízes, assim como nas folhas, a redução do crescimento imediatamente após a indução do estresse é conseqüência exclusivamente de alterações nas relações hídricas da célula. Passados alguns minutos, processa-se uma gradual recuperação da taxa de crescimento, que pode continuar por uns 30 minutos ou mais, até atingir um novo estágio de equilíbrio (MUNNS, 2002). Essa recuperação depende da concentração do sal na solução (CRAMER & BOWMAN, 1991) e é mais

eficiente nas raízes do que na parte aérea (HSIAO & XU, 2000). O tempo para recuperação do sistema radicular, entretanto, pode depender da ocorrência ou não de plasmólise (MUNNS, 2002).

Ao cabo de alguns dias, as folhas e as raízes já estabeleceram uma nova taxa de equilíbrio e, assim como em condições de seca, o crescimento radicular é menos afetado do que a taxa de expansão foliar (HSIAO & XU, 2000). Essa coincidência de efeitos dos estresses hídrico e salino é reforçada pela baixa concentração de Na^+ e Cl^- em tecidos em crescimento, tanto na parte aérea (HU & SCHMIDHALTER, 1998), como no sistema radicular (JESCHKE et al., 1986). Segundo MUNNS (2002), a rápida expansão das células em crescimento evitaria a acumulação desses íons em níveis tóxicos.

O *status* da água, a regulação hormonal e o suprimento de fotossintatos são candidatos ao controle do crescimento das plantas em condições de seca ou salinidade. Na escala de dias os sinais hormonais prevalecem sobre as relações hídricas no controle do crescimento em solos salinos.

Entretanto, genótipos muito sensíveis à salinidade podem exibir efeitos específicos do sal quando submetidos, por vários dias, a altos níveis de salinidade. A inabilidade das plantas para excluir o NaCl provoca injúria nas folhas mais velhas, uma vez que essas têm estado transpirando há mais tempo. Além disso, a concentração de Na^+ e Cl^- nas folhas aumenta ao longo do tempo de exposição ao sal.

Se o acúmulo de Na^+ e Cl^- na parte aérea, a níveis excessivos, ocorrerá dentro de dias ou semanas depende do nível de salinidade do solo, das condições ambientais e da capacidade genotípica para excluir esses íons da corrente transpiratória (MUNNS 2002).

Durante uma avaliação entre genótipos de bananeira diplóide, após três semanas (21 dias) de cultivo com 50 ou 100 mM de NaCl na água de rega, os genótipos que apresentaram os maiores teores de Na^+ no limbo foliar, com incrementos de aproximadamente 254,7% (50 mM) e 638,1% (100 mM) em relação à testemunha, exibiram sintomas de toxidez do NaCl, caracterizados como pequenas manchas ao longo do limbo foliar, inicialmente nas folhas mais velhas, evoluindo para um amarelecimento, queima das bordas e do ápice. Nesses genótipos o elevado teor de Na^+ e Cl^- no limbo coincidiu com uma significativa redução de área foliar a partir dos 50 mM de NaCl (GOMES et al., 2004).

Nos genótipos que efetivamente não excluem o sal da corrente transpiratória, o progressivo acúmulo de íons tóxicos nas folhas mais velhas acarretará na morte dessas folhas. A taxa em que ocorre a perda das folhas mais velhas e a emissão de novas folhas determinará a área foliar fotossinteticamente ativa, de maneira a garantir o desenvolvimento vegetativo e entrada no ciclo reprodutivo. De acordo com MUNNS (2002), “*ocorre uma corrida contra o tempo...*” para iniciar a floração e produzir sementes enquanto existe suficiente quantidade de folhas metabolicamente ativas para produzir fotossintatos.

As folhas são mais vulneráveis ao Na^+ e Cl^- do que as raízes, simplesmente porque acumulam maiores concentrações desses íons, uma vez que ambos são transportados pela corrente transpiratória no xilema e se acumulam nas folhas quando a água é transpirada. As raízes tendem a manter convenientemente constante os níveis de Na^+ e Cl^- ao longo do tempo de exposição ao estresse, por meio da exportação desses íons para o solo ou parte aérea. Por outro lado, há

pouca evidência de recirculação do Na^+ da parte aérea para as raízes, sugerindo que o transporte é prioritariamente unidirecional, o que resulta em progressivo acúmulo desse íon à medida que as folhas envelhecem (TESTER & DAVENPORT, 2003).

A exposição ao sal na escala de meses provoca uma contínua morte de folhas, em espécies perenes. A sobrevivência da planta está condicionada à capacidade de exclusão de sais da corrente transpiratória e absorção de água do solo para assegurar a emissão e o crescimento de novas folhas (MUNNS 2002). Em espécies anuais a salinidade afeta a formação dos órgãos reprodutivos, registrando-se redução no número desses, como observado em cereais (MUNNS & RAWSON 1999).

Efeitos osmóticos

O componente osmótico resulta das elevadas concentrações de sais dissolvidos na solução do substrato, os quais reduzem o potencial osmótico dessa solução, diminuindo, conseqüentemente, a disponibilidade da água para a planta. Assim sendo, faz-se necessário um ajuste osmótico na célula vegetal para assegurar a manutenção do turgor e a entrada de água para o crescimento celular. Essa situação requer o aumento da concentração de osmólitos no citosol, seja pela absorção de solutos seja pela síntese de compostos orgânicos compatíveis com o metabolismo celular. Os solutos mais acessíveis, Na^+ e Cl^- , são potencialmente tóxicos para as glicófitas quando em altas concentrações no citosol. A síntese de solutos compatíveis, por sua vez, é energeticamente cara (TESTER & DAVENPORT, 2003).

Efeitos específicos dos íons

Os distúrbios metabólicos gerados pelo acúmulo de Na^+ na célula são, em parte, resultantes da competição com o K^+ pelos sítios ativos das enzimas (BLUMWALD et al., 2000) e ribossomos (TESTER & DAVENPORT, 2003). O K^+ é ativador de mais de 50 enzimas do metabolismo vegetal e não pode ser substituído pelo Na^+ nesta função, de modo que uma alta concentração de Na^+ ou uma alta relação Na^+/K^+ acarretará na interrupção de vários processos metabólicos essenciais. Não existem evidências de adaptação de enzimas a elevadas concentrações de sal.

As elevadas concentrações de íons específicos, sobretudo Na^+ e Cl^- , podem provocar desequilíbrio nutricional nas plantas, sendo freqüente a deficiência de íons como potássio, cálcio, magnésio, fósforo e nitrato (LAUCHLI & EPSTEIN, 1990). Dentre os efeitos mais estudados destaca-se a redução da concentração de K^+ em função do incremento da salinidade, sendo reconhecido como mecanismo de tolerância de algumas plantas, a capacidade de absorção seletiva de K^+ associada à extrusão de Na^+ .

Quando a concentração de Na^+ eleva-se no citosol ocorrem alterações na absorção e no metabolismo do Ca^{+2} . O Na^+ substitui o Ca^{+2} das membranas celulares afetando a permeabilidade das mesmas (RENGEL, 1992). Nas paredes celulares, provavelmente, ocorre este mesmo tipo de substituição (ORCUTT & NILSEN, 2000) o que resulta na redução de sua elasticidade (NEUMMAN et al., 1994). O Ca^{+2} também está envolvido no processo de transdução de sinal do local de percepção do estresse para o de síntese de proteínas codificadas pelos genes de

estresse, os quais regulam o controle da homeostase da célula, do tecido ou do indivíduo (TURKAN & DEMIRAL, 2009).

Mecanismos de tolerância à salinidade

Sob condições de estresse salino rompe-se a homeostase hídrica e iônica. Essa quebra da homeostase ocorre tanto ao nível celular como na planta inteira, acarretando danos moleculares, suspensão do crescimento ou a morte da planta.

De acordo com ZHU (2001), para tolerar a salinidade faz-se necessária a interconexão de três importantes aspectos das atividades metabólicas, que levam a planta a evitar ou aliviar os danos causados pelo estresse (exclusão iônica); restabelecer as condições homeostáticas (iônica e osmótica) e retomar o crescimento, ainda que a uma taxa reduzida.

Ao nível de planta inteira a tolerância depende da habilidade da planta em controlar o transporte de sal em cinco pontos específicos (Figura 3): 1- Seletividade no processo de absorção pelas células das raízes; 2 - Carregamento preferencial com K^+ , mais do que com Na^+ ; 3 - Remoção do sal do xilema na parte superior das raízes, caule, pecíolo ou bainhas foliares; 4 - Retranslocação de Na^+ e Cl^- no floema, garantindo a ausência de translocação para tecidos da parte aérea em processo de crescimento e; 5 - Excreção de sais através de glândulas ou pelos vesiculares, presentes apenas nas halófitas. A tolerância em glicófitas depende dos três primeiros mecanismos sendo que esses mecanismos ocorrem em diferentes graus, em função da espécie e/ou cultivar (MUNNS et al, 2002).

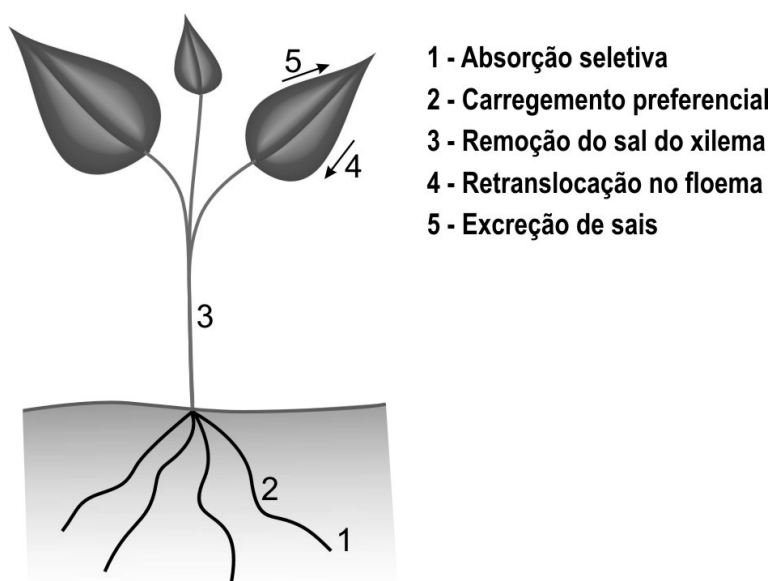


Figura 3: Pontos específicos de controle do transporte de sal. (Modificado de MUNNS et al., 2002).

Solutos compatíveis

Elevadas concentrações de sal na solução reduzem o potencial osmótico da água do solo. Para que essa redução não torne inviável a absorção de água, é fundamental a planta baixar seu potencial hídrico a um patamar inferior ao do solo.

Esse processo de ajuste osmótico é realizado mediante a elevação da concentração de solutos, orgânicos e inorgânicos, no interior da planta. O ajuste osmótico favorece a manutenção do turgor e o volume celular, garantindo o crescimento vegetal.

Em halófitas, muitas vezes, a tolerância à salinidade correlaciona-se positivamente com a concentração de Na^+ e, quando relacionada com elevadas concentrações citoplasmáticas de K^+ , favorece o ajuste osmótico da planta em relação ao ambiente. Além de acumular K^+ , halófitas e glicófitas sintetizam solutos orgânicos no citoplasma para fazer frente ao baixo potencial osmótico do vacúolo, devido ao excesso de sais.

Esses solutos orgânicos são comumente conhecidos como osmólitos 'compatíveis', ou osmoprotetores, por serem solúveis e não interferirem com o metabolismo citoplasmático, mesmo em altas concentrações. O termo 'solutos compatíveis' foi proposto por Wyn Jones e colaboradores, em 1977. Pode-se destacar dois papéis funcionais para esses solutos: a altas concentrações – ajuste osmótico; a baixas concentrações – função protetora (MUNNS, 2005).

Os solutos compatíveis constituem um pequeno grupo de substâncias de natureza química distinta (Figura 4), destacando-se: aminoácidos (como a prolina), compostos amônio-quaternários (glicina betaína, β -alanina betaína, prolina betaína, colina-O-sulfato), compostos sulfonium-terciário (DMSP – dimetilsulfoniopropionato), polióis (ou álcoois poliídricos, como pinitol e manitol), açúcares solúveis (frutose, sacarose, trealose, rafinose) ou poliméricos (frutanas), além de poliaminas (putrescina, espermidina e espermina) (HASEGAWA et al., 2000; BRAY et al., 2000; WILLADINO et al., 1996). Também devem ser incluídas algumas enzimas que eliminam os radicais livres e proteínas que protegem a formação ou a estabilidade de outras proteínas (MUNNS, 2005).

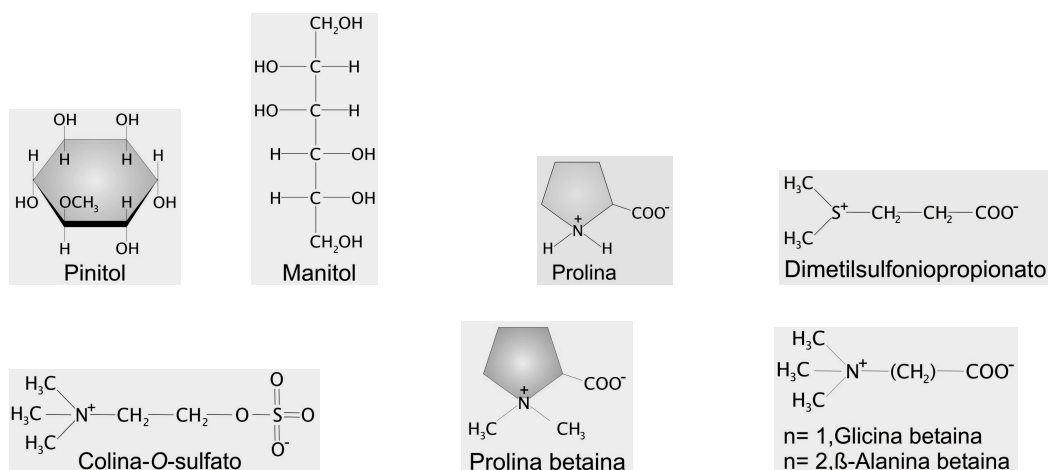


Figura 4: Solutos compatíveis de natureza química distintas: polióis (pinitol e manitol), aminoácido (prolina), compostos sulfonium-terciário (DMSP – dimetilsulfoniopropionato) e amônio-quaternários (colina-O-sulfato, prolina betaína, glicina betaína, β -alanina betaína). (Modificado de BRAY, et al., 2000).

A distribuição desses solutos varia entre as espécies. A prolina, por exemplo, é acumulada numa série de plantas taxonomicamente distintas, enquanto que a acumulação da β -alanina betaína parece restringir-se a uns poucos gêneros da família Plumbaginaceae e Quenopodiaceae.

As plantas submetidas ao estresse salino acumulam de prolina, entretanto, até o momento não está esclarecido até que ponto esse acúmulo contribui de fato para a resistência ao estresse ou é um mero sintoma distúrbio metabólico. Os estudos sobre o acúmulo de prolina foram iniciados em 1953, muitos deles afirmam que os genótipos tolerantes acumulam mais prolina do que os sensíveis, por outro lado, outros demonstram justamente o oposto. Considerando-se que a prolina exerce um papel importante na proteção contra as espécies reativas de oxigênio, vários trabalhos atualmente postulam que são esses os efeitos da prolina em plantas sob condições de estresse salino (SILVEIRA et al., 2010).

A síntese de glicina betaína ocorre em muitas algas e plantas superiores, mas não é comum a todas as espécies. O manitol, forma reduzida da manose, é amplamente distribuído entre as plantas, enquanto que o pinitol, um açúcar álcool cíclico, é o principal soluto de espécies das famílias Pinaceae, Fabaceae e Caryophyllaceae. (BRAY et al., 2000).

Há evidências de que a síntese e acumulação de glicina betaína conferem tolerância à salinidade e isso tem levado a tentativas biotecnológicas para introduzir genes que codificam enzimas da rota biossintética desse soluto em espécies de importância econômica, sensíveis ao sal. A sua acumulação em plantas osmoticamente estressadas parece ser regulada pela taxa de síntese, sem sinais aparentes de catabolismo dessa molécula pelas plantas. O controle da sua acumulação seria feito pela taxa de síntese e pelo transporte, via floema, para os pontos de crescimento (BRAY et al., 2000).

Em contraste à glicina betaína, a acumulação do manitol parece ser regulada pela inibição de vias competidoras e pela queda na taxa de consumo ou catabolismo da molécula. Em algumas espécies, como o aipo, o sal pode inibir enzimas de síntese da sacarose sem afetar as da síntese do manitol. Outros osmólitos compatíveis, como a prolina, parecem ter a síntese e o catabolismo coordenados para o controle de sua acumulação em plantas sob estresse osmótico. Açúcares monoméricos como glicose e frutose, podem ser liberados a partir de formas poliméricas como amido e frutanas, respectivamente, em resposta ao estresse (BRAY et al., 2000).

A síntese e o acúmulo desses solutos orgânicos é uma resposta muito freqüente em plantas submetidas a baixo potencial osmótico no meio externo, embora os custos para a exclusão de sal, compartimentalização intracelular e excreção do sal por meio de glândulas sejam relativamente menores do que o da síntese de solutos orgânicos. Estima-se, por exemplo, que sejam necessários aproximadamente 4 ATP para utilizar um mol de NaCl como osmólito nas células das raízes e 7 ATP para que o mesmo se dê nas células das folhas. Já a síntese ou acumulação de alguns solutos orgânicos nas folhas, para o ajuste osmótico, consome 34 ATP para manitol, 41 para prolina, 50 para glicina betaína e 52 para sacarose (considerando 0,5 mol de ATP por fóton e nitrato como fonte de N) (RAVEN, 1985).

A natureza orgânica desses osmólitos compatíveis reflete a potencial toxidez dos íons inorgânicos quando em concentrações elevadas, os quais se ligam ou alteram propriedades de cofatores, substratos, membranas e enzimas. Esses íons podem

também entrar na camada de hidratação de uma proteína e provocar sua desnaturação (Figura 5). Os solutos compatíveis, em contraste, tendem a ser eletricamente neutros, não iônicos ou bipolares (zwitteriônicos: com as cargas positiva e negativa separadas espacialmente) e são excluídos dessa película de hidratação das macromoléculas, assegurando a conformação das mesmas (BRAY et al., 2000).

Assim, os solutos compatíveis além de garantirem o fluxo contínuo de água na planta atuam como osmoprotetores de macromoléculas como proteínas e lipídeos, bem como das membranas. Por seu caráter hidrofílico, os solutos compatíveis podem substituir a água na superfície das proteínas e agir, não enzimaticamente, como chaperonas de baixo peso molecular (TIMESHEFF & ARAKAWA, 1989; HASEGAWA et al., 2000).

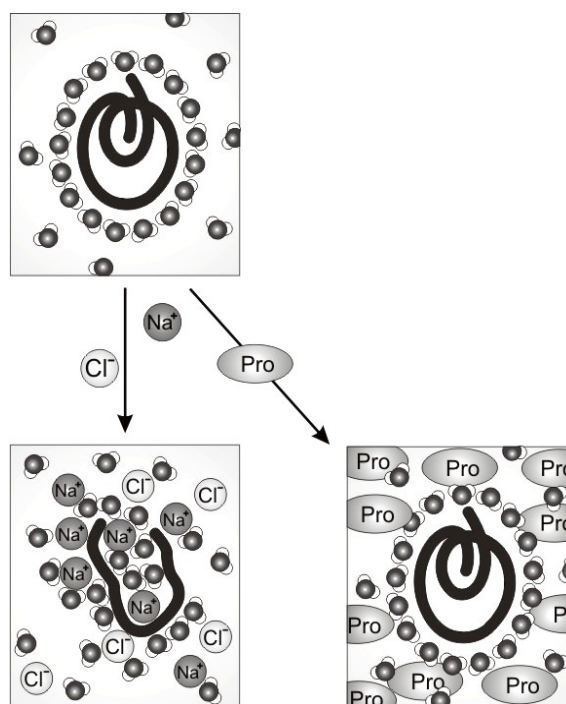


Figura 5: Ação dos íons Na^+ e Cl^- na película de hidratação de uma proteína, em contraste com um soluto compatível (ex.: prolina). (Adaptado de BRAY et al., 2000).

A despeito da importância aparentemente evidente dos osmólitos, o significado da acumulação desses vários compostos permanece um tema em debate.

As rotas metabólicas que conduzem à síntese de osmólitos estão conectadas às rotas do metabolismo básico. As enzimas requeridas para essas extensões das rotas metabólicas são induzidas pelo estresse. Numa revisão, GREENWAY & MUNNS (1980) tendem a um enfoque a favor da visão do osmólito como um dreno de poder redutor resultante de um distúrbio metabólico. O osmólito pode vir a ser mobilizado como fonte de carbono e nitrogênio uma vez que o estresse seja mitigado. Mais recentemente, novos argumentos baseados em análises bioquímicas e moleculares utilizando mutantes ou plantas transformadas vêm sendo introduzidos

na discussão. Plantas transformadas que sintetizam e acumulam moderadamente uma variedade de osmólitos mostraram um aumento marginal na capacidade de tolerar o estresse. Os efeitos vistos com um modesto aumento em manitol, frutanas, trealoses, glicina betaína e com um grande incremento em prolina, indicam que a função puramente osmótica, na contribuição à tolerância ao estresse, pode não descrever completamente a função dos osmólitos, isto é, que a rota que leva à síntese de um osmólito particular pode ser mais importante do que a acumulação *per se* (BOHNERT & SHEN, 1999; NUCCIO et al., 1999; SILVEIRA et al., 2010). O acúmulo de prolina é um exemplo. Sob estresse, o desequilíbrio entre a captura fotossintética da luz e a utilização do NADPH na fixação do carbono pode alterar o estado redox e levar à fotoinibição. A síntese de prolina, seguindo a ativação transcricional da P5CS (P5C sintetase) dependente de NADPH, poderia atuar como uma válvula protetora por meio da qual a regeneração do NADP⁺ proporcionaria o efeito protetor observado (NELSON et al., 1998).

É provável, também, que haja mais de uma função para um osmólito em particular e, baseado em experimentos *in vitro*, dentre essas funções destaca-se o papel na prevenção da produção de radicais livres ou no seqüestro de espécies reativas de oxigênio (ROS) tais como o íon superóxido (O₂^{•-}), o peróxido de hidrogênio (H₂O₂) e os radicais hidroxila (OH[•]) e peroxila (O₂H[•]), que caracterizam um estresse secundário – o estresse oxidativo (NIYOGI, 1999; VERBRUGGEN & HERMANS, 2008; HARRIR & MITLLER, 2009). Esse estresse oxidativo é definido como um desequilíbrio na relação entre compostos antioxidantes *versus* compostos pró-oxidantes, levando ao aumento do nível de ROS. As ROS são altamente citotóxicas e podem reagir com diversos metabólitos causando danos oxidativos a enzimas, proteínas, lipídios e ácidos nucleicos. Os danos oxidativos se traduzem em diversos processos degenerativos incluindo peroxidação de lipídios de membrana e morte celular programada (SILVEIRA et al., 2005; HARRIR & MITLLER, 2009). Podem também se expressar como hipo ou hipermetilação do DNA, deleção e substituição de bases do DNA, alterações cromossômicas (aneuploidia e poliploidia) e rearranjo cromossômico (CASSELLS & CURY, 2001).

As poliaminas (PAs) estão entre os osmólitos que têm função protetora. Dada à sua natureza policatiônica a pH fisiológico, essas amins podem mediar muitas atividades biológicas. Elas podem se ligar a várias moléculas eletronegativamente carregadas, tais como DNA, proteínas, fosfolipídios e proteínas de membrana e polissacarídeos pécticos da parede celular. Dentre as PAs destacam-se a diamina putrescina, precursora da triamina espermidina (Spd) e da tetramina espermina (Spm). Em resposta ao estresse oxidativo, a Spm mostrou um efeito protetor mais pronunciado do que a Spd, possivelmente pela Spm apresentar maior cadeia e maior número de cargas positivas, permitindo uma melhor neutralização e estabilização das membranas por possuir um maior número de pontos de ligação (VELIKOVA et al., 2000). De fato, sob condições de salinidade, a capacidade de manter ativo o metabolismo das PAs, ou seja, não apenas acumular a Put mas sintetizar Spd e Spm, parece assegurar uma maior tolerância ao estresse salino (WILLADINO et al., 1996; CAMARA et al., 1998).

Em termos moleculares, uma vez percebido pela célula, o sinal de estresse deve ativar uma rota de transdução que envia esta mensagem aos fatores de transcrição, que regulam a expressão dos genes encarregados da resposta ao estresse. A perda do volume e da turgência celular, ou a concentração de solutos altera a conformação

de proteínas da parede celular e da membrana plasmática, ativando rotas de transdução de sinais que dão lugar à expressão de determinados genes, transformando assim o fenômeno físico do déficit hídrico em uma resposta bioquímica (ZHU et al., 1997). Os progressos na compreensão da transdução dos sinais indicam que a fosforilação reversível de proteínas tem um papel chave em muitos desses sinais. Ao menos dois tipos de proteínas quinases foram relacionados em plantas: quinases dependentes de cálcio e quinases ativadas por mitógeno (MAPK) (PRISCO et al., 2010). Em *Pisum sativum* (PsMAPK), por exemplo, 47% da sequência é idêntica a HOG (High Osmolarity Glycerol reponse pathway) que responde ao estresse osmótico e dá lugar à ativação transcricional de genes como *GPD1* (glicerol fosfato desidrogenase), implicando na biossíntese e acúmulo de glicerol (PÖPPING et al., 1996). Em *Arabidopsis thaliana* foram identificados alguns elementos da rota metabólica do ABA (ABI1, ABI2, ABI3 e ERA1) e se observou que o gene mutante *abi1* causa insensibilidade ao ABA em toda a planta e inibe o acúmulo de prolina.

Exclusão de sal: homeostase iônica

A absorção de íons ocorre através de canais iônicos e de transportadores que são, ambos, proteínas que se localizam em membranas. Como não existem transportadores específicos de Na^+ , esse cátion é absorvido por competição através de carregadores de K^+ e Ca^{2+} (MASSER et al, 2002). O Na^+ pode também ser absorvido por meio de canais de cátion de baixa afinidade, os chamados canais não seletivos. A similaridade entre o raio iônico hidratado do sódio e do potássio torna difícil a discriminação entre esses dois cátions pelas proteínas transportadoras. Existem já descritas, seis famílias de genes relacionadas ao transporte de K^+ e, dentre essas, quatro famílias são fortes candidatas a transportadores de Na^+ : transportadores HKT, transportadores KUP/HAK/KT e os canais CNGC e LCT1 (MÄSSER et al., 2002).

Ao nível celular, deve ser evitado o acúmulo de sal no citosol, onde se encontra o aparato metabólico sensível, tanto em glicófitas como em halófitas. O Na^+ e o Cl^- permanecem no citosol e nas organelas até concentrações de, aproximadamente, 100 mM. Quando esse limite é ultrapassado o sal deve ser excluído do citosol para evitar a inibição de um grande número de enzimas (MUNNS, 1993).

Três mecanismos estão disponíveis em plantas para prevenir o acúmulo excessivo de Na^+ no citosol. No primeiro, a entrada de Na^+ é restringida pela seletividade na absorção de íons. O segundo refere-se à compartimentalização de Na^+ no vacúolo e, no terceiro, o Na^+ presente no citosol é exportado para o espaço apoplástico ou para o solo/substrato.

A extrusão de Na^+ do citosol, para o vacúolo ou para o apoplasto, ocorre através do antiporte Na^+/H^+ . O antiporte é um transporte ativo secundário que utiliza o gradiente eletroquímico estabelecido por H^+ -ATPase ou H^+ -PPase de membrana (transporte ativo primário) (BLUMWALD, 2000; SILVEIRA et al., 2010). Uma H^+ -ATPase é a principal responsável pelo ΔpH e pelo gradiente de potencial de membrana encontrados na membrana plasmática, enquanto que uma H^+ -PPase ou uma H^+ -ATPase vacuolar geram o gradiente através do tonoplasto. A atividade dessas bombas é necessária para o antiporte, Na^+/H^+ , que conduz o Na^+ em uma direção e o H^+ na direção oposta (Figura 6).

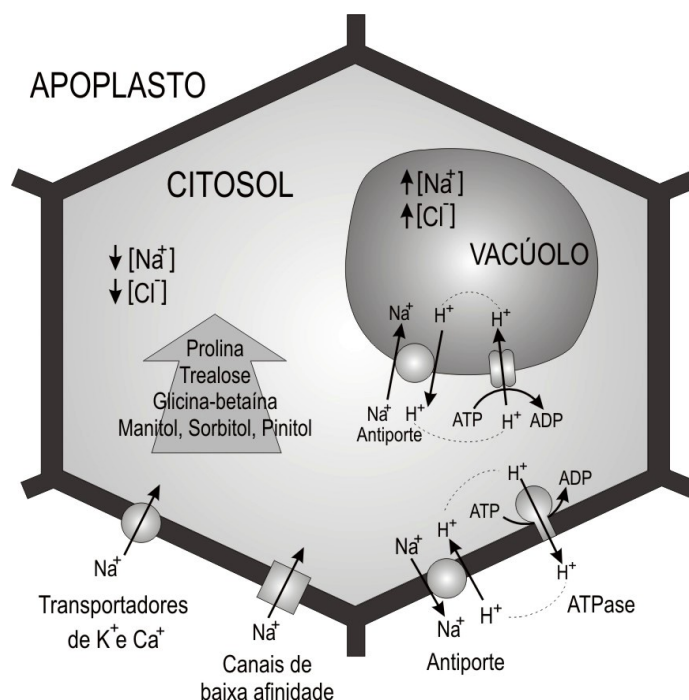


Figura 6: Ajuste osmótico, com acúmulo de solutos compatíveis no citoplasma, e canais iônicos e transportadores que determinam o mecanismo de absorção e extrusão de Na^+ (Adaptado de WILLADINO & CAMARA 2005).

O efluxo de Na^+ do citoplasma para o apoplasto é mediado por um produto do gene *SOS1* (Salt Overly Sensitive 1) que funciona como um transportador Na^+/H^+ do tipo antiporte. Por sua vez, a compartimentalização vacuolar de Na^+ resulta da atividade de uma família de transportadores Na^+/H^+ tal como o *AtNHX1* identificado em *Arabidopsis*.

Plantas de *Arabidopsis* submetidas ao estresse salino expressam *SOS1* preferencialmente nas células da epiderme do ápice das raízes, evidenciando a ativação do mecanismo de extrusão de sódio para o meio externo (SHI et al, 2002). Detectou-se a ausência do antiporte *SOS1* de forma generalizada nas demais células da raiz e da parte aérea. A atividade intensa desse transportador levaria à extrusão do Na^+ para o apoplasto dos tecidos da planta o que, dependendo da magnitude, é tóxico para as células vizinhas e favorece a desidratação das mesmas. Em contraste, o gene *AtNHX* não se expressou no ápice da raiz, o que reflete uma estratégia crucial para a proteção das células meristemáticas, visto que as mesmas, reconhecidamente, não apresentam vacúolos grandes, os quais são fundamentais para a compartimentalização do Na^+ . Por outro lado, o gene *AtNHX* expressou-se abundantemente nas células de quase todos os demais tecidos indicando que a compartimentalização do Na^+ no vacúolo é um mecanismo bastante generalizado nas demais células da planta.

Outra questão importante é o movimento e distribuição do Na^+ nos órgãos e tecidos da planta. O controle desse processo ocorre, também, em função da atividade dos transportadores de Na^+/H^+ . A expressão do *SOS1* nas células que

circundam o estelo indicam o papel do transportador no controle do carregamento de Na^+ no sistema vascular. SHI e colaboradores (2002) propuseram um modelo no qual o SOS1 possui um duplo papel que envolve a inclusão e a exclusão de Na^+ da corrente transpiratória, dependendo do nível de estresse imposto. Sob condições de estresse moderado (25 mM de NaCl) o SOS1 funcionaria carregando o xilema com Na^+ para uma distribuição controlada para a parte aérea e armazenamento no vacúolo das células do mesófilo foliar. O armazenamento, ou compartimentalização, de pequenas quantidades de Na^+ nos vacúolos das células mesofílicas seria função da atividade de carregadores NHX1. Em condições de estresse severo (100 mM de NaCl) a estratégia é outra, uma vez que nessas condições a tendência é ocorrer um rápido acúmulo de Na^+ na parte aérea excedendo a capacidade de compartimentalização do sal nos vacúolos. Neste contexto, o SOS1 funcionaria restringindo a absorção líquida de Na^+ e retirando o Na^+ da corrente transpiratória na região madura da raiz. A associação desses dois processos evitaria o rápido acúmulo de Na^+ na parte aérea. Vale salientar que a manutenção da distribuição diferenciada entre o vacúolo e o citoplasma requer energia constantemente, o que implica em um desvio de parte dos fotoassimilados que seriam investidos no crescimento e na produção.

Algumas espécies vegetais, tolerantes ou não à salinidade, não possuem transportadores de Na^+/H^+ , nem no tonoplasto, nem na membrana plasmática. Provavelmente, a estratégia utilizada por essas espécies para reduzir o acúmulo de Na^+ inclui canais e transportadores de K^+ com uma maior seletividade iônica a favor do K^+ . Outra alternativa refere-se ao efluxo de Na^+ via Na^+ -ATPase, esse mecanismo, entretanto, ainda não foi detectado em plantas superiores. Em síntese, como visto ao longo dessa revisão, além da exclusão de sal as plantas possuem um conjunto de mecanismos/estratégias de tolerância a salinidade que atuam coordenadamente.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AYERS, R.S.; WESTCOTT, D.W. Laboratory studies on salt distribution in furrow irrigated soil with special reference to the pre-emergence period. **Soil Science**, 81:249-263, 1976.

BLUMWALD, E.; Sodium transport and salt tolerance in plant cells. **Current Opinion of Cell Biology**, v. 12, p. 76-112, 2000.

BLUMWALD, E.; AHARON, G.S.; APSE, M.P. Sodium transport in plant cells. **Biochemist and Biophysics Acta**, v. 1465, p. 140-151, 2000.

BOHNERT, H.J.; SHEN, B. Transformation and compatible solutes. **Scientia Horticulturae**, v. 78, p. 237-60, 1999.

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**, 2000. cap.22, p1158-1203.

CAMARA, T.R.; WILLADINO, L. Compreendendo o estresse abiótico *in vitro*. In: NOGUEIRA, R.J.M.C.; ARAÚJO, E. DE L.; WILLADINO, L.; CAVALCANTE, U.M.T. (eds). **Estresses ambientais: danos e benefícios em plantas**. Recife. MXM Gráfica e Editora. 2005. Parte.V, cap.29, p.325-335.

CAMARA, T.R.; WILLADINO, L.; TORNÉ, J.M.; RODRÍGUEZ, P.; SANTOS, M.A. Efeito da putrescina e do estresse salino em calos de milho. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v. 10, p. 153-156. 1998.

CASSELLS, A.C.; CURY, R.F. Oxidative stress and physiological, epigenetic and genetic variability in plant tissue culture: implications for micropropagators and genetic engineers. **Plant Cell, Tissue and Organ Culture**, v. 64, p. 145-157, 2001.

CHAZEN, O.; HARTUNG, W.; NEUMANN, P.M. the different effects of PEG 6000 and NaCl on leaf development are associated with differential inhibition of root water transport. **Plant cell and Environment**, v. 18, p. 727-735, 1995.

COSGROVE, D.J. Water uptake by growing cells: an assessment of the controlling roles of wall relaxation, solute uptake and hydraulic conductance. **International Journal of Plant Science**, v. 154, p. 10-21, 1993.

CRAMER, G.R.; BOWMAN, D.C. Kinetics of maize leaf elongation 1. Increased yield threshold limits short-term, steady-state elongation rates after exposure to salinity. **Journal of Experimental Botany**, v. 42, p. 1417-1426, 1991.

FAO. Crops and drops: making the best use of water for agriculture. Roma 2002. 22p.

FAO: Global network on integrated soil management for sustainable use of salt-affected soil. Rome, Italy: FAO - Land and Plant nutrition management service. <http://www.fao.org/ag/agl/agll/spush>. 02 Out. 2005.

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.

FLOWERS, T. J. Improving crop salt tolerance. **Journal of Experimental Botany**, v.55, p.307-319, 2004.

FRANCOIS, L.E.; MAAS, E.V.; DONOVAN, T.J.; YOUNGS, V.L. Effect of salinity on grain yield and quality, vegetative growth, and germination of semi-dwarf and durum wheat. **Agronomy Journal**, v. 78, p. 1053-1058, 1986.

FREIRE, M. B. G.; SOUZA, E. R.; FREIRE, F. J. Fitorremediação de solos afetados por sais. In: GHEYI, H. R.; DIAS, N. S.; LACERDA, C. F. **Manejo da salinidade na**

agricultura. Fortaleza, INCT Sal, 2010. 472p.

FRICKE, W.; PETERS, W.S. The biophysics of leaf growth in salt-stressed barley. A study at the cell level. **Plant Physiology**, v. 129, p. 374-388, 2002.

GARCIA-SÁNCHEZ, F.; JIFON, J.L.; CARVAJAL, M.; SYVERTSEN, J.P. Gas exchange, chlorophyll and nutrient contents in relation to Na⁺ and Cl⁻ accumulation in 'Sunburst' mandarin grafted on different rootstocks. **Plant Science**, v. 162, p. 705-712, 2002.

GASPAR, T.; FRANCK, T.; BISBIS, B.; KEVERS, C.; JOUVE, L.; HAUSMAN, J.F.; DOMMES, J. Concepts in plant stress physiology. Application to plant tissue cultures. **Plant Growth Regulation**, v. 37, p. 263-285, 2002.

GOMES, E.W.F.; WILLADINO, L.; MARTINS, L.S.S.; SILVA, S.O.; CAMARA, T.R.; MEUNIER, I.M.J. Diplóides (AA) de bananeira submetidos ao estresse salino. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 39, p. 525-531, 2004.

GREENWAY, H.; MUNNS, R. Mechanisms of salt tolerance in nonhalophytes. **Annual Review Plant Physiology**, v. 31, p. 149-90, 1980.

HARIR, Y. & MITTLER, R. The ROS Signaling Network of Cells. In: DEL RIO, L. A. & PUPPO, A. (Ed.). **REACTIVE OXYGEN SPECIES IN PLANTS SIGNALING**. BERLIN, Springer-Verlag, 2009, cap. 10, p. 165-174.

HASEGAWA, P.M.; BRESSAN, R.A.; ZHU, J.K.; BONNERT, H.J. Plant Cellular and Molecular Responses to High Salinity. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 51, p. 463-99, 2000.

HSIAO, T.C.; XU, L.-K. Sensitivity of growth of roots versus leaves to water stress: biophysical analysis and relation to water transport. **Journal of Experimental Botany**, v. 51, p. 1595-1616, 2000.

HU, Y.; SCHMIDHALTER, U. Spatial distributions and net deposition rates of mineral elements in the elongating wheat (*Triticum aestivum* L.) leaf under saline soil conditions. **Planta**, v. 204, p. 212-219, 1998.

JESCHKE, W.D.; ASLAM, Z.; Greenway, H. Effects of NaCl on ion relations and carbohydrate status of roots and on osmotic regulation of roots and shoots of *Atriplex amnicola*. **Plant, Cell and Environment**, v. 9, p. 559-569, 1986.

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.

LICHTENTHALER, H.K. El estrés y la medida del estrés en plantas. In: Reigosa, M.J.; Pedrol, N.; Sánchez, A. (eds). **La Ecofisiología Vegetal – Una ciencia de síntesis**. Madrid. Thomson. 2004. cap. 2, p. 59-111.

MÄSER, P.; GIERTH, M.; SCHROEDER, J.I. Molecular mechanisms of potassium and sodium uptake in plants. **Plant and Soil**, v.247, p. 43-54, 2002.

MÜHLING, K.H.; LAUCHLI, A. Effect of salt stress on growth and compartmentation in leaves of two plants species differing in salt tolerance. **Journal of Plant Physiology**, v. 159, p. 137-146, 2002.

MUNNS, R. Genes and salt tolerance: bringing them together. **New Phytologist**, v. 167, p. 645–663, 2005.

MUNNS, R.; HUSAIN, S. RIVELLI, A. R.; RICHARD, A. J.; CONDON, A. G.; MEGAN, P. L.; EVANS, S. L.; SCHACHTMAN, D. P.; HARE, R.A. Avenues for increasing salt tolerance of crops, and the role of physiologically based selection traits. **Plant and Soil**, v.247, p. 93-105, 2002

MUNNS, R.; RAWSON, H.M. Effect of salinity on salt accumulation and reproductive development in the apical meristem of wheat and barley. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 26, p. 459-464, 1999.

MUNNS, R.; SCHACHTMAN, D.P.; CONDON, A.G. The significance of a two-phase response to salinity in wheat and barley. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 22, p. 561-569, 1995.

MUNNS, R.; SHARP, R.E; Involvement of abscisic acid in controlling plant growth in soils of low water potential. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 20, p. 425-437, 1993.

NELSON, D.E.; SHEN, B.; BOHNERT, H.J. Salinity tolerance-mechanisms, models, and the metabolic engineering of complex traits. **Genetic Engineering, Principles and Methods**, v. 20, p. 153-76, 1998.

NEUMANN, P.M. Rapid and reversible modifications of extension capacity of cell walls in elongating maize leaf tissues responding to root addition and removal of NaCl. **Plant, Cell and Environment**, v. 16, p. 1107-1114, 1993.

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.

NILSEN, E.T.; ORCUTT, D.M. The Physiology of Plants under Stress – Abiotic factors. **New York, John Wiley and Sons, Inc**, 1996.

NIYOGI, K. Photoprotection revisited: genetic and molecular approaches. **Annual Review of Plant Molecular Biology**, v. 50, p. 333-59, 1999.

NUCCIO, M.L.; RHODES, D.; MCNEIL, S.D.; HANSON, A.D. Metabolic engineering of plants for osmotic stress resistance. **Current Opinion Plant Biology**, v. 2, p. 128-

34, 1999.

ORCUTT, D.M.; NILSEN, E.T. *Physiology of Plants Under Stress*. **New York, John Wiley & Sons**, 2000.

OSMOND, C.B.; AUSTIN, M.P.; BERRY, J.A.; BILLINGS, W.D.; BOYER, J.S.; DACEY, J.W.H. Stress physiology and the distribution of plants. **Bioscience**, v. 37, p. 38-48, 1987.

PASSIOURA, J.B.; MUNNS, R. Rapid environment changes that affect leaf water status induce transient surges or pauses in leaf expansion rate. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 27. p. 941-948, 2000.

PEREIRA, J.R. Solos salinos e sódicos. In: 15ª Reunião brasileira de fertilidade do solo, Campinas, SP, SBCS, p.127-143, 1983.

POPPING, B.; GIBBONS, T.; WATSON, M. D. The *Pisum sativum* MAP kinase homologue (PsMAPK) rescues the *Saccharomyces cerevisiae* hog1 deletion mutant under conditions of high osmotic stress. **Plant Molecular Biology**, v. 31, p. 355-63, 1996.

PORTO E.R., AMORIM M.C.C., SILVA JUNIOR L.G.A. Uso do rejeito de dessalinização de água salobra para irrigação da erva-sal (*Atriplex nummularia*). **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**. Campina Grande, v. 5, p. 111-114, 2001.

PRISCO, J. T. & GOMES FILHO, E. Fisiologia e bioquímica do estresse salino em plantas. In: GHEYI, H. R.; DIAS, N. S.; LACERDA, C. F. **Manejo da salinidade na agricultura**. Fortaleza, INCT Sal, 2010. p. 472.

RAVEN, J.A. Regulation of pH and generation of osmolarity in vascular plants: a cost-benefit analysis in relation to efficiency of use of energy, nitrogen and water. **New Phytologist**, v. 101, p. 25-77, 1985.

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

SHI, H.; QUINTERO, F.J.; PARDO, J.M.; ZHU, J.K. The putative plasma membrane Na⁺/H⁺ antiporter SOS1 controls long-distance Na⁺ transport in plants. **The Plant Cell**, v. 14, p. 465-477, 2002.

SILVEIRA, J.A.G.; LIMA, J.P.M.S.; CAVALCANTI, F.R.; MAIA, J.M.; VIÉGAS, R.A. Salt induced oxidative response in plants: damage or protection? In: NOGUEIRA, R.J.M.C.; ARAÚJO, E. DE L.; WILLADINO, L.; CAVALCANTE, U.M.T. (eds). **Estresses ambientais: danos e benefícios em plantas**. Recife. MXM Gráfica e Editora. 2005. parte.II, cap. 9, p. 106-117.

SILVEIRA, J. A. G.; SILVA, S. L. F.; SILVA, E. N.; VIEGAS, R. A. Mecanismos

biomoleculares envolvidos com a resistência ao estresse salino em plantas. In: GHEYI, H. R.; DIAS, N. S.; LACERDA, C. F. **Manejo da salinidade na agricultura**. Fortaleza, INCT Sal, 2010. p. 472.

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

TIMASHEFF, S.N.; ARAKAWA, T. Stabilization of protein structure by solvents. In: Creighton, T.E. (ed). **Protein Structure: A Practical Approach**. Oxford, IRL Press. 1989. p. 331-344.

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

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

VERBRUGGEN, N. & HERMANS, C. Proline accumulation in plants. **Amino Acids**, Berlin, v. 35, p. 753–759, 2008.

WILLADINO, L.; CAMARA, T.R. Aspectos fisiológicos do estresse salino em plantas. In: NOGUEIRA, R.J.M.C.; ARAÚJO, E. DE L.; WILLADINO, L.; CAVALCANTE, U.M.T. (eds). **Estresses ambientais: danos e benefícios em plantas**. Recife. MXM Gráfica e Editora. 2005. parte.II, cap. 10, p. 118-126.

WILLADINO, L.; CAMARA, T.R. Origen y naturaleza de los ambientes salinos. In: Reigosa, M.J.; Pedrol, N.; Sánchez, A. (eds). **La Ecofisiología Vegetal – Una ciencia de síntesis**. Madrid. Thomson. 2004. cap. 10, p. 303-330.

WILLADINO, L.; CAMARA, T.R.; BOGET, N.; SANTOS, M.; TORNÉ, J.M. Polyamines and free amino acid variation in NaCl-treated embryogenic maize callus from sensitive and resistant cultivars. **Journal of Plant Physiology**, v. 149, p. 179-185, 1996.

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

ZHU, J.-K.; Hasegawa, P.M.; Bressan, R.A. Molecular aspects of osmotic stress in plants. **Critical Review in Plant Science**, v. 16, p. 253-277, 1997.