



INDUÇÃO DE TOLERÂNCIA AO ESTRESSE SALINO EM CANA-DE-AÇÚCAR MEDIANTE *PRIMING* COM ÁCIDO SALICÍLICO

Maiana Ranyelle dos Reis Santos¹, Jhonatan Rafael Zárate-Salazar², Terezinha Rangel Camara³, Lilia Willadino⁴.

¹Graduada em Licenciatura em Ciências Biológicas pela Universidade Federal Rural de Pernambuco.

²Doutorando em Ciências do Solo pela Universidade Federal da Paraíba.

³Professora aposentada do Departamento de Química da Universidade Federal Rural de Pernambuco.

⁴Professora sênior do Departamento de Tecnologia Rural da Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, Brasil.(willadino.lilia@gmail.com)

Recebido em: 02/06/2019 – Aprovado em: 15/06/2019 – Publicado em: 22/07/2019
DOI: 10.18677/Agrarian_Academy_2019a18

RESUMO

O estresse salino é um estresse abiótico que causa uma redução de disponibilidade de água e excesso de sal nas plantas limitando a sustentabilidade da produção das culturas. O pré-condicionamento das plantas ao estresse, ou *priming*, é uma técnica que proporciona uma proteção de baixo custo na ativação de defesa em condições de estresse aumentando, conseqüentemente, o crescimento e produtividade das culturas. O objetivo desta pesquisa foi avaliar os efeitos do ácido salicílico como agente de *priming* nas concentrações de 100, 200 e 300 mgL⁻¹ em mudas pré-brotadas de cana-de-açúcar, variedade RB 863129, submetida a diferentes concentrações de NaCl (25, 50 e 100 mM). As plantas que receberam o pré-tratamento com 300 mgL⁻¹ de ácido salicílico quando submetidas às maiores concentrações salinas apresentaram maior área foliar, biomassa fresca e número de folhas do que as plantas que não receberam *priming*. A enzima ascorbato peroxidase (APX), pertencente ao sistema antioxidativo, apresentou um incremento na sua atividade nas plantas pré-tratadas com 300 mgL⁻¹ de ácido salicílico quando submetidas ao estresse salino mais severo. A enzima catalase (CAT) por sua vez, não apresentou um padrão claro de comportamento. Esses resultados indicam a eficiência do *priming* de maior concentração sobre o crescimento das mudas de cana-de-açúcar e a importância da atividade da APX como enzima do sistema antioxidativo neste processo.

PALAVRAS-CHAVE: ácido salicílico, enzimas do sistema antioxidativo, mudas pré-brotadas, salinidade.

INDUCTION OF TOLERANCE TO SALINE STRESS IN SUGAR CANE BY PRIMING WITH SALICYLIC ACID

ABSTRACT

Saline stress is an abiotic stress that causes a reduction of water availability and excess salt in plants limiting the sustainability of crop production. The plant pre-conditioning to stress, or priming, is a technique that provides a low-cost protection in defense activation under stress conditions, thus increasing crop growth and productivity. The objective of this research was to evaluate the effects of salicylic acid as a priming agent at concentrations of 100, 200 and 300 mgL⁻¹ in pre-budded sugarcane seedlings, variety RB 863129, submitted to different concentrations of NaCl (25, 50 and 100 mM). The plants that received the pretreatment with 300 mgL⁻¹ of salicylic acid when submitted to the highest saline concentrations had a larger leaf area, fresh biomass and number of leaves than the plants that did not receive priming. The enzyme ascorbate peroxidase (APX), belonging to the antioxidative system, showed an increase in its activity in the plants pretreated with 300 mgL⁻¹ of salicylic acid when subjected to the most severe salt stress. The enzyme catalase (CAT), on the other hand, did not present a clear pattern of behavior. These results indicate the efficiency of priming of the highest concentration on the growth of sugarcane seedlings and the importance of APX activity as an enzyme of the antioxidative system in this process.

KEYWORDS: enzymes of the antioxidative system, pre-budded seedlings, salicylic acid, salinity.

INTRODUÇÃO

A salinidade é uma das mais importantes causas de estresse abiótico, que gera prejuízos à atividade agrícola. Estima-se que a salinidade afeta, em maior ou menor grau, 20% do total da área cultivada e 33% das áreas irrigadas no mundo. A projeção estimada é de que as áreas salinas cresçam 10% anualmente, por várias razões, incluindo irrigação com água salina, baixas precipitações e práticas de irrigação e drenagem mal conduzidas (SHRIVASTAVA; KUMAR, 2015).

Os efeitos mais marcantes da salinidade sobre as plantas são alterações do potencial osmótico, toxicidade iônica e desequilíbrio na absorção dos nutrientes, o que resulta na redução do crescimento (WILLADINO; CAMARA, 2010) e, conseqüentemente, na diminuição da produção e rendimento das culturas.

Uma alternativa para que não ocorram perdas significativas na produção das culturas é a aplicação de técnicas que favoreçam a capacidade da planta de enfrentamento ao estresse. Neste sentido, uma estratégia fisiológica que vem promovendo resultados positivos é o pré-condicionamento das plantas ao estresse. As plantas possuem a capacidade de criar uma “memória do estresse” ou “impressão do estresse” (“*stress imprinting*”) decorrente de uma primeira exposição ao agente estressante. Esta exposição prévia ao estresse potencializa os mecanismos de defesa a eventos de estresse subsequentes (WILLADINO et al., 2016). Esta condição fisiológica ou sensibilização da planta, que lhe habilita a uma resposta mais rápida ou mais eficaz após uma primeira exposição ao estresse é conhecida como “*primed state*”. Por sua vez, o pré-condicionamento ou o endurecimento (“*hardening*”) da planta para o novo ciclo de estresse é conhecido como “*priming*” (JISHA et al., 2014; LAFET; TRAN, 2016).

O processo de pré-condicionamento é conhecido e aplicado, sobretudo, em sementes, já há algumas décadas. A compreensão do mecanismo do *priming*, entretanto, ocorreu apenas nos últimos anos (MOLASSIOTIS et al., 2016). São

vários os fatores que estão envolvidos no processo de *priming*, dentre os quais se destacam: o acúmulo de compostos de defesa inativados por conjugação, o acúmulo de proteínas reguladoras e, os mecanismos epigenéticos (JIMENEZ-ARIAS et al., 2015). Esses mecanismos epigenéticos referem-se a modificações na estrutura da cromatina, que incluem variações na composição e posição de nucleossomos, modificações pós-transcricional das histonas, bem como alteração dos padrões de metilação do DNA, os quais se destacam por explicar o *primed state* de longo prazo (CONRATH, 2011).

A técnica de pré-condicionamento é particularmente interessante para ser aplicada a culturas que se desenvolvem em regiões caracterizadas por ambientes adversos como a região Nordeste do Brasil. Entre as culturas de interesse econômico no Nordeste destaca-se a cana-de-açúcar (*Saccharum spp*). A cana-de-açúcar é uma glicófita, com sensibilidade moderada ao estresse salino (WILLADINO; CAMARA, 2010). A cultura vem se expandindo para a região semiárida e vem sendo exposta a condições de estresse salino, o que não se verifica nas Zonas da Mata e Litoral, onde a cultura é ampla e tradicionalmente explorada.

Um sistema de produção rápida de mudas de cana-de-açúcar foi desenvolvido pelo IAC (Instituto Agrônomo de Campinas), que forma as chamadas mudas pré-brotadas (MPB). Esse sistema visa associar à produção rápida de mudas, um elevado padrão fitossanitário, vigor e uniformidade de plantio. As mudas pré-brotadas consistem de um rebolo de uma única gema, minirrebolo, que é colocado para germinar em bandejas durante 7 a 10 dias. Em seguida, as mudas são aclimatadas em casa de vegetação durante 21 dias para então serem levadas para o campo. Em função do pequeno porte e da uniformidade das mudas, estas se constituem um material excelente para serem submetidas ao *priming*. Como já mencionado, os registros mais frequentes na literatura referentes à aplicação de *priming*, para minimizar os efeitos de estresse, são com sementes (*seed priming*), por ser um material facilmente manipulável e por ser a germinação e os primeiros estádios de desenvolvimento vegetativo os períodos mais sensíveis ao estresse (IBRAHIM, 2016).

Muitos tipos de compostos orgânicos e inorgânicos são utilizados como agente de *priming* contra uma gama de diferentes estresses abióticos (SAVVIDES et al., 2016). Os agentes de *priming* podem ser indutores de estresse, como o NaCl e o polietileno glicol (PEG), entre outros (ALOUJ et al., 2014; PRADHAN et al., 2014), bem como sinalizadores ou regularizadores dos efeitos do estresse como óxido nítrico (NO), peróxido de hidrogênio (H₂O₂), poliaminas, ácido salicílico (SA), entre outros (MINOCHA et al., 2014; SAVVIDES et al. 2016; SHETIWY, et al., 2018).

O ácido salicílico é conhecido como uma molécula sinalizadora que induz a resposta defensiva da planta contra o estresse seja ele biótico ou abiótico (LI et al., 2017). O papel do ácido salicílico no crescimento e produtividade das culturas se deve a sua ação mediadora em processos como fotossíntese, regulação estomática, absorção e transporte de nutrientes minerais (AMANY; IBRAHIM, 2015), além de aumento da capacidade antioxidante das células reduzindo os danos causados pelas espécies reativas de oxigênio (KHAN et al. 2015).

Diversos trabalhos evidenciam a efetividade do ácido salicílico em relação à tolerância das plantas ao estresse salino entre as quais podem ser citadas as culturas do arroz (JINI et al. 2017), sorgo (NIMIR et al., 2015), trigo (AFZAL et al., 2011) bem como a cana-de-açúcar (FATEMEH et al., 2016). O presente trabalho teve como objetivo determinar a eficiência da aplicação do *priming* em mudas pré-brotadas de cana-de-açúcar, submetidas a estresse salino.

MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi realizado em casa de vegetação na Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE), Campus de Recife a 8° 1' 5" S, 34° 56' 48" W e 6,5 m de altitude de acordo com o sistema SAD 69 (*South American Datum*). O experimento foi conduzido no período de abril a julho de 2017. A temperatura oscilou entre 23°C e 29°C e umidade relativa foi em torno de 80%.

A variedade de cana-de-açúcar utilizada foi a RB 863129. Os rebolos, de uma única gema foram cultivados em bandeja de alumínio medindo 1,0 m², com profundidade de 8,0 cm, contendo uma mistura de areia e substrato comercial Carolina Soil®, na proporção 1:3. Aos 30 dias, quando as mudas apresentavam, aproximadamente, 20 cm de altura, foram transferidas para sacos de polietileno com capacidade para 3,0 L, utilizando-se o mesmo substrato. Foram selecionadas 100 mudas para a aplicação do *priming*. Essas mudas receberam uma única aplicação de ácido salicílico nas doses de 0, 100, 200 e 300 mgL⁻¹, via aspersão foliar (até o ponto de gotejamento).

À solução de ácido salicílico foram acrescentadas algumas gotas de Tween 80 (como espalhante adesivo), para quebra da tensão superficial da lâmina foliar. Para cada nível de ácido salicílico foram utilizadas 25 plantas. Um tratamento controle, também com 25 plantas, foi mantido sem a aplicação de *priming*. As plantas do tratamento controle foram pulverizadas apenas com água+Tween 80. Durante o cultivo as plantas foram irrigadas a cada dois dias com uma solução nutritiva composta por 0,7428 gL⁻¹ de Kristalon® e 0,84 gL⁻¹ de Calcinit®.

As regas foram realizadas até a capacidade máxima de retenção de água no substrato. Após 30 dias da aplicação do ácido salicílico as plantas receberam a solução salina de NaCl nas concentrações de 25 mM, 50 mM e 100 mM e sem NaCl. Foram utilizadas cinco plantas para cada concentração de NaCl. Foi utilizado o delineamento experimental inteiramente casualizado composto pelo esquema fatorial 4x4 (quatro níveis de ácido salicílico (*priming*) e quatro concentrações de NaCl), totalizando 16 tratamentos, com cinco repetições por tratamento.

Foram avaliadas as seguintes variáveis biométricas: área foliar (AF), peso da biomassa fresca da parte aérea (PF), altura da planta (AP) e número de folhas (NF). A área foliar foi calculada pelo método dos discos foliares: $(PS_{folha} * A_{discos}) / PS_{discos}$. O PF foi determinado em balança analítica de precisão. A medida da AP foi feita com o auxílio de uma régua milimetrada.

Foram realizadas medidas da atividade de enzimas do sistema antioxidativo, a ascorbato peroxidase (APX) e a catalase (CAT). Essas análises foram realizadas de acordo com a metodologia de Nakano e Asada (1981) e Berris e Sizer (1952), respectivamente. O extrato enzimático foi preparado mediante a homogeneização de 0,1 g de matéria fresca em 4,0 mL de tampão de fosfato de sódio (pH 6,5) a 0,1 M e 0,05 g de polivinilpirrolidona. Os dados obtidos foram submetidos à análise de variância (ANOVA) e as médias foram comparadas pelo teste de Scott-Knott a 5% ($P < 0,05$) de probabilidade.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Todas as variáveis de crescimento apresentaram redução nos seus valores em função do aumento da salinidade nas plantas que não receberam *priming* (controle). Quando considerado o maior nível salino, 100 mM NaCl, foi observado uma redução de 24,5% da área foliar (Figura 1), de 19,7% na altura da planta (Figura 2), 14,1% no número de folhas (Figura 3) e 26,9% na biomassa fresca da

parte aérea (Figura 4). As variáveis mais sensíveis foram área foliar e a biomassa fresca, variáveis que se impactam na produtividade de uma cultura. O número de folhas sofreu a menor redução o que era de se esperar uma vez que esta variável é genótipo dependente.

As plantas que foram pré-tratadas com ácido salicílico apresentaram melhor desempenho do que as plantas do tratamento controle, sobretudo as que foram submetidas ao maior nível de estresse salino 100 mM NaCl. Nesta concentração salina destaca-se como mais eficiente o pré-tratamento com 300 mgL⁻¹ de ácido salicílico. As plantas que receberam o *priming* de 300 mgL⁻¹ de ácido salicílico apresentaram maiores valores em todas as variáveis biométricas quando comparada às plantas controle, evidenciando a eficácia do *priming*.

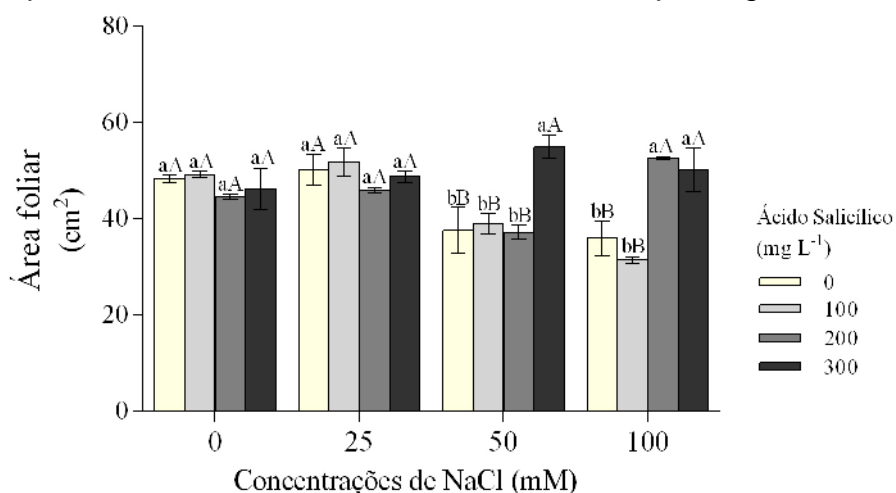


FIGURA 1. Área foliar de mudas cana-de-açúcar pré-tratadas com diferentes concentrações de ácido salicílico e cultivadas sob diferentes concentrações de NaCl. Letras maiúsculas iguais para concentrações de NaCl e minúsculas para o ácido salicílico, não diferem estatisticamente no teste de Scott-Knott ao 5% ($P < 0,05$).

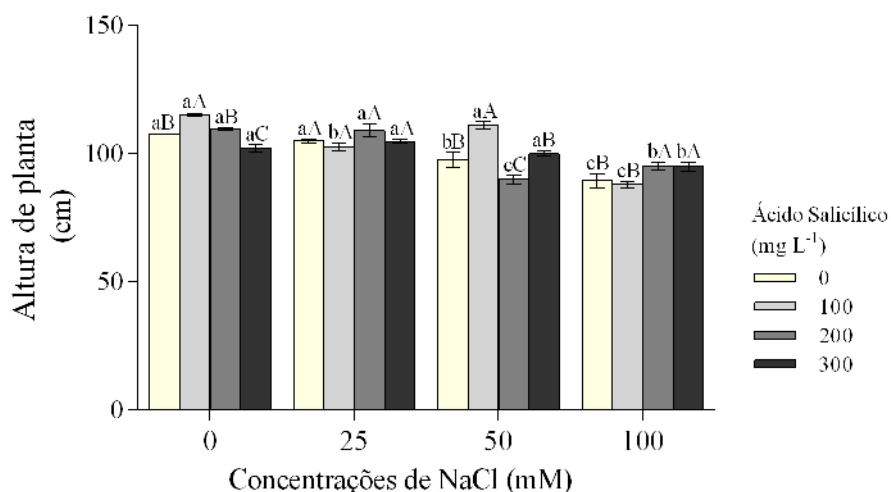


FIGURA 2. Altura da planta de mudas cana-de-açúcar pré-tratadas com diferentes concentrações de ácido salicílico e cultivadas sob diferentes concentrações de NaCl. Letras maiúsculas iguais para concentrações de NaCl e minúsculas para o ácido salicílico, não diferem estatisticamente no teste de Scott-Knott ao 5% ($P < 0,05$).

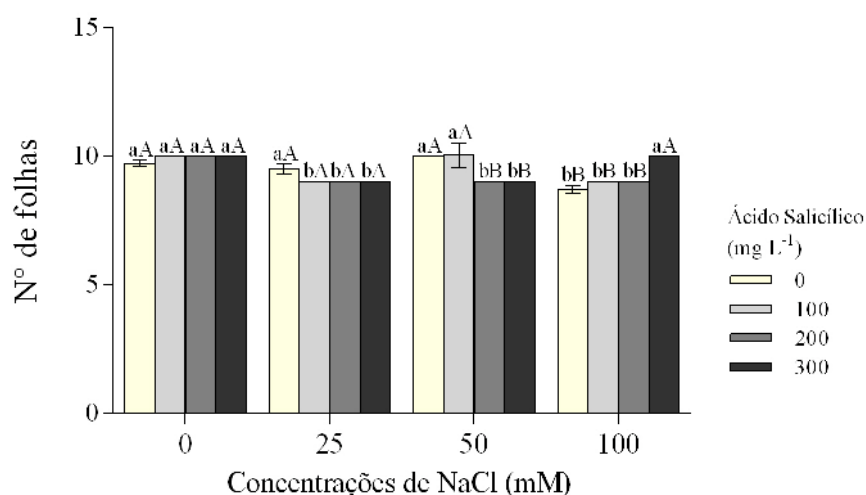


FIGURA 3. Número de folhas de mudas cana-de-açúcar pré-tratadas com diferentes concentrações de ácido salicílico e cultivadas sob diferentes concentrações de NaCl. Letras maiúsculas iguais para concentrações de NaCl e minúsculas para o ácido salicílico, não diferem estatisticamente no teste de Scott-Knott ao 5% ($P < 0,05$).

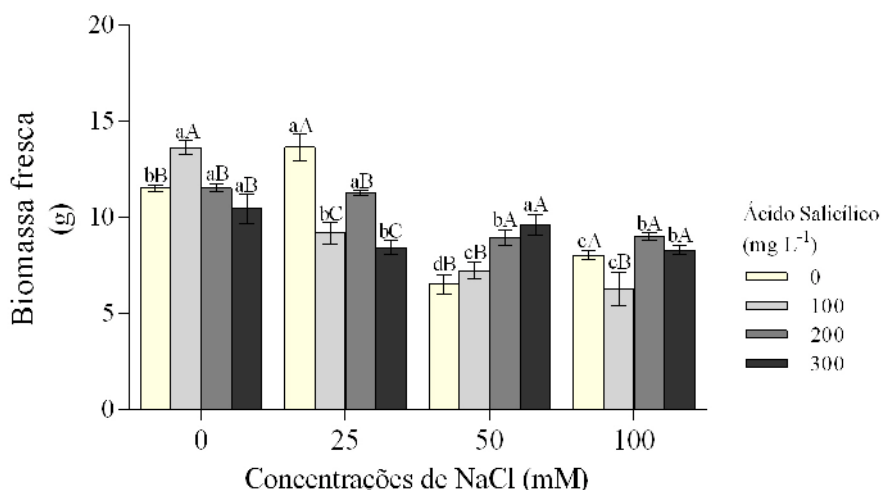


FIGURA 4. Biomassa fresca de mudas cana-de-açúcar pré-tratadas com diferentes concentrações de ácido salicílico e cultivadas sob diferentes concentrações de NaCl. Letras maiúsculas iguais para concentrações de NaCl e minúsculas para o ácido salicílico, não diferem estatisticamente no teste de Scott-Knott ao 5% ($P < 0,05$).

Existe uma vasta gama de agentes de *priming*, bem como diferentes tipos de estresse abiótico nos quais o *priming* atua minimizando os efeitos deletérios do estresse sobre as plantas, como pode ser visto na revisão realizada por Savvides et al. (2016). A maior parte dos trabalhos que utilizam o ácido salicílico como agente de *priming* visando a tolerância ao NaCl, como no presente trabalho, são realizados com sementes (*seed priming*). Há, entretanto, um trabalho realizado com aplicação foliar de ácido salicílico (0; 0,5; 1,0 e 1,5 mM) em mudas de cana-de-açúcar (FATEMEH et al., 2016), com a subsequente exposição ao estresse salino (3,0 e 6,0 dSm⁻¹) no qual as plantas que receberam o *priming* apresentaram aumento no peso fresco da parte aérea e raiz, bem como redução na permeabilidade relativa da membrana celular. A concentração mais efetiva do *priming* foi a de 1,0 mM. Um

trabalho realizado com sorgo (NIMIR et al., 2015) mostrou que as plantas pré-tratadas com 362 μM de ácido salicílico quando submetidas a 200 mM de NaCl apresentaram uma altura superior (34,2%) às plantas que não haviam recebido o *priming*.

As plantas pré-tratadas apresentaram também maior conteúdo de clorofila e proteína. Além do ácido salicílico os autores acima utilizaram como agentes de *priming* cinetina e giberelina. Estes compostos, entretanto, não foram tão eficazes quanto o ácido salicílico. Plantas de arroz pré-tratadas com 2,0 mM de ácido salicílico, quando submetidas a 150 mM de NaCl apresentaram maior crescimento do que as plantas não pré-tratadas (SHETEIWY, et al., 2018). Além de maior crescimento estas plantas de arroz apresentaram maiores valores de pigmentos fotossintéticos, trocas gasosas e fluorescência da clorofila quando comparadas às plantas controle.

Afzal et al. (2011) realizaram pré-tratamento de sementes de trigo com 50 mg L^{-1} de ácido salicílico e cultivaram as plantas, em solo salino (15 dSm^{-1}), até o final do ciclo da cultura. As plantas que não receberam o *priming* apresentaram menor altura (12% a espécie tolerante e 15% a sensível) quando submetidas à salinidade do que as pré-tratadas. No que se refere à produção de grãos a diferença foi ainda mais marcante, com uma redução superior a 20%. Tais resultados positivos foram explicados em função da capacidade das plantas pré-tratadas manterem menores concentrações dos íons tóxicos Na^+ e Cl^- e maiores concentrações de K^+ no tecido vegetal, bem como a maior atividade das enzimas do sistema antioxidativo.

No presente trabalho também foram observadas variações na atividade das enzimas do sistema antioxidativo a ascorbato peroxidase (APX) e a catalase (CAT). A atividade da APX (Figura 5) destaca-se nas plantas submetidas ao maior nível salino (100 mM). O maior incremento da atividade da APX (27,3%) neste nível de salinidade foi observado nas plantas pré-tratadas com a maior concentração de ácido salicílico (300 mgL^{-1}), enquanto que nas plantas do tratamento controle o incremento foi de apenas 12,5%. A atividade da CAT (Figura 6), por sua vez, não apresentou um padrão claro, e não existe diferença significativa na atividade da enzima nas plantas pré-tratadas e controle no maior nível de sal.

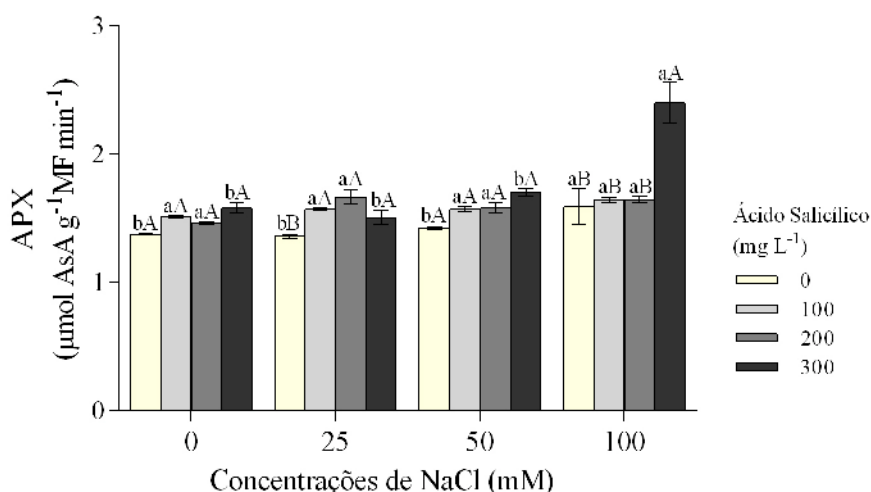


FIGURA 5. Atividade da enzima ascorbato peroxidase em mudas de cana-de-açúcar pré-tratadas com diferentes concentrações de ácido salicílico e cultivadas sob diferentes concentrações de NaCl. Letras maiúsculas iguais para concentrações de NaCl e minúsculas para o ácido salicílico, não diferem estatisticamente no teste de Scott-Knott ao 5% ($P < 0,05$).

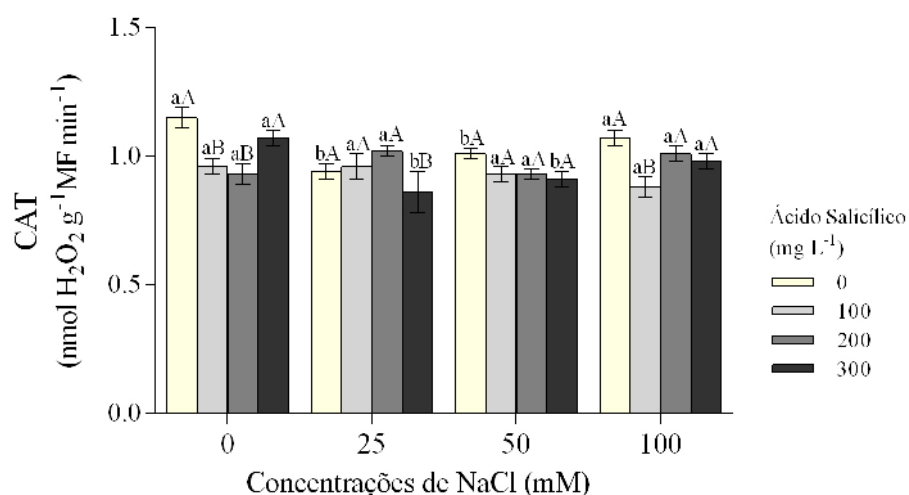


FIGURA 6. Atividade da enzima catalase em mudas cana-de-açúcar pré-tratadas com diferentes concentrações de ácido salicílico e cultivadas sob diferentes concentrações de NaCl. Letras maiúsculas iguais para concentrações de NaCl e minúsculas para o ácido salicílico, não diferem estatisticamente no teste de Scott-Knott ao 5% ($P < 0,05$).

Todos os tipos de estresse, abiótico ou biótico, resultam em estresse oxidativo, o qual se caracteriza pelo acúmulo de espécie reativas de oxigênio (ROS). O acúmulo de ROS promove dano em macromoléculas e estruturas celulares podendo levar a planta à morte. As plantas quando submetidas ao estresse ativam, em maior ou menor grau, o sistema de defesa antioxidativo que envolve a atividade de diferentes enzimas como a APX e a CAT, entre outras, além de elevar os teores de metabólitos não enzimáticos, que, de forma conjunta, atuam na eliminação das ROS reduzindo o dano oxidativo.

As enzimas APX e CAT participam da remoção do peróxido de hidrogênio (H_2O_2), uma ROS moderadamente reativa, cujo pequeno tamanho e ausência de cargas, permite atravessar membranas celulares. A ação deletéria do H_2O_2 ocorre em função da sua participação na reação formadora do radical hidroxila ($OH\bullet$), o oxidante mais reativo na família das ROS. O radical $OH\bullet$ pode ocasionar modificações nas bases nitrogenadas em sistemas biológicos, levando à inativação ou mutação do DNA; pode desnaturar proteínas pela oxidação de grupos sulfidril (-SH) e pontes dissulfeto (-SS), além de causar danos a moléculas de carboidratos, e retirar átomos de hidrogênio de grupos metileno de ácidos graxos poli-insaturados, dando início à peroxidação lipídica (BARBOSA et al., 2014).

As plantas de cana-de-açúcar pré-tratadas com 300 mgL^{-1} de ácido salicílico, apresentaram o maior incremento da atividade da APX em condições de estresse salino severo, evidenciando a maior eficiência na remoção do peróxido de hidrogênio. Plantas de sorgo (NIMIR et al., 2015) e de arroz (SHETLWY et al., 2018) pré-tratadas com o mesmo agente de *priming* quando submetidas ao estresse salino também apresentaram maior atividade da APX bem como a da enzima peroxidase (POD) em comparação com as plantas controle.

No que se refere à atividade da CAT não foi observado um padrão definido da enzima nas mudas de cana-de-açúcar independente do tratamento de *priming* ou da indução da salinidade. Estes resultados divergem daqueles encontrados em trigo uma vez que a atividade da CAT é maior nas plantas pré-tratadas com ácido

ascórbico quando são submetidas ao estresse salino (AFZAL et al., 2011). É interessante notar neste que o genótipo de trigo mais tolerante apresenta um maior incremento na atividade da CAT do que o genótipo sensível. O trabalho desenvolvido com duas variedades de arroz também demonstra que as plantas que receberam *priming* quando submetidas à salinidade apresentaram maior atividade da CAT, assim como a da APX e da POD descrita anteriormente (SHETLWY et al., 2018).

A análise de correlação mostrou uma correlação linear e positiva do comprimento da parte aérea e da raiz com a atividade das enzimas APX, POD e CAT levando os autores a concluir que o sistema de defesa das enzimas antioxidantes melhorou o crescimento das plantas do arroz sob estresse salino. A ausência do incremento da atividade da CAT nas plantas da cana-de-açúcar sugere que a variedade estudada, RB 863129, é relativamente susceptível ao estresse salino, uma vez que um recente trabalho do grupo, comparando seis variedades de cana-de-açúcar sob estresse salino, evidenciou que a sincronia entre enzimas do sistema antioxidativo (SOD, CAT e APX) observada na variedade RB867515 foi eficaz na regulação e desintoxicação de ROS produzidas na célula da planta, o que indica a maior tolerância da variedade RB867515 do que as outras variedades testadas (MORAIS et al., 2018).

CONCLUSÃO

A variedade RB 863129 testada neste trabalho, mesmo se considerada uma variedade com alguma sensibilidade à salinidade, responde de forma eficaz ao *priming* com ácido salicílico, tratamento que favoreceu a capacidade de enfrentamento ao estresse salino da variedade.

REFERÊNCIAS

AFZAL, I.; BASRA, S. M. A.; AHMAD, N.; CHEEMA, M. A.; HAQ, M. A. et al. Enhancement of Antioxidant Defense System Induced by Hormonal Priming in Wheat. **Cereal Research Communications**, v. 39, n.3, p. 334–342, 2011. DOI: 10.1556/CRC.39.2011.3.3

AMANY, M. S.; IBRAHIM, H. I. M. Effect of Grain Priming with Salicylic Acid on Germination Speed, Seedling Characters, Anti-Oxidant Enzyme Activity and Forage Yield of Teosinte. **American-Eurasian Journal Agricultural Environmental Science**, v. 15, n. 5, p. 744-753, 2015. DOI: 10.5829/idosi.ajeaes.2015.15.5.12616.

ALOU, H.; SOUGUIR, M.; LATIQUE, S.; HANNACHI, C. Germination and growth in control and primed seeds of pepper as affected by salt stress. **Cercetari Agronomice in Moldova**, v. 47, p. 83–95, 2014. DOI: 10.2478/cerce-2014-0029

BARBOSA, M. R.; SILVA, M.M.A.; WILLADINO, L.; ULISSES, C.; CAMARA, T.R. Geração e desintoxicação enzimática de espécies reativas de oxigênio em plantas. **Ciência Rural**, v. 44, n. 3, p. 453-460, 2014. DOI: 10.1590/s0103-84782014000300011

BERRS L. S. J.; SIZER I. W. A spectrophotometric method for measuring the breakdown of hydrogen peroxide by catalase. **Journal of Biological Chemistry**, v. n. 195, p. 133-140, 1952. Disponível em: <http://www.jbc.org/content/195/1/133.long>

CONRATH, U. Molecular aspects of defence priming. **Trends in plant science**. v.16, p. 524-531, 2011. DOI: 10.1016/j.tplants.2011.06.004

FATEMEH, B. C.; BARARY, M.; SHOMAILI, M.; TAHMSBI, Z. Effect of different levels of salicylic acid on growth improvement and some physiological and biochemical indices of sugarcane (*Saccharum officinarum* L.) under salinity stress. **Environmental Stresses in Crop Sciences**, v.8, p. 307-317, 2016. Disponível em: http://escs.birjand.ac.ir/pdf_241_d997427a3b61aeff16c3e94d173cb617.html

JIMÉNEZ-ARIAS, D.; BORGES, A. A.; LUISB, J. C.; VALDÉS, F.; SANDALIO, L.; et al. Priming effect of menadione sodium bisulphite against salinity stress in *Arabidopsis* involves epigenetic changes in genes controlling proline metabolism. **Environmental and Experimental Botany**, v.120, p.23-30, 2015. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2015.07.003

JINI, D.; JOSEPH, B. Physiological Mechanism of Salicylic Acid for Alleviation of Salt Stress in Rice. **Rice Science**, v. 24, n. 2, p. 97–108, 2017. DOI: 10.1016/j.rsci.2016.07.007

JISHA K. C.; PUTHUR, J. T. Halopriming of seeds imparts tolerance to NaCl and PEG induced stress in *Vigna radiata* (L.) Wilczek varieties. **Physiology and Molecular Biology of Plants**, v.20, p.303-312, 2014. DOI: 10.1007/s12298-014-0234-6.

IBRAHIM, E. A. Seed priming to alleviate salinity stress in germinating seeds. **Journal of Plant Physiology**, v.192, p.38-46, 2016. DOI:10.1016/j.jplph.2015.12.011

KHAN, M.; FATMA, M.; PER, T. S.; ANJUM, N. A.; KHAN, N. A. Salicylic acid-induced abiotic stress tolerance and underlying mechanisms in plants. **Frontiers in Plant Science**, v. 6, p. 1-17, 2015. DOI:10.3389/fpls.2015.00462

LAFET, A. A. A.; TRAN, L. P. Impacts of priming with silicon on the growth and tolerance of maize plants to alkaline stress. **Frontier in Plant Science**, v. 7, p. 243, 2016. DOI: 10.3389/fpls.2016.00243

LI, Z; YU, J.; PENG, Y.; HUANG, B. Metabolic pathways regulated by abscisic acid,

salicylic acid and γ -aminobutyric acid in association with improved drought tolerance

in creeping bentgrass (*Agrostis stolonifera*). **Physiologia Plantarum**, v. 159, n. 1, p. 42-58, 2017. <https://doi.org/10.1111/ppl.12483>

MINOCHA, R.; MAJUMDAR, R.; MINOCHA, S. C. Polyamines and abiotic stress in plants: a complex relationship. **Frontiers in Plant Science**, v 5, p. 175, 2014. DOI:10.3389/fpls.2014.00175

MOLASSIOTIS, A.; JOB, D.; ZIOGAS, V.; TANOU, G. Citrus plants: A model system for unlocking the secrets of NO and ROS-inspired priming against salinity and drought. **Frontiers in Plant Science**, v.7, article 229, 2016. DOI:10.3389/fpls.2016.00229

MORAIS, M. B.; CAMARA, T. R.; ULISSES, C.; CARVALHO-FILHO, J.L. S.; WILLADINO, L. Multiple stresses on the oxidative metabolism of sugarcane varieties. **Ciência Rural**, v. 48, n. 04, e20141487, 2018. DOI: 10.1590/0103-8478cr20141487

NAKANO Y.; ASADA K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. **Plant Cell Physiology**, v. 22, n.5, p. 867-880, 1981. DOI:10.1093/oxfordjournals.pcp.a076232

NIMIR, N.; ZHOU, G. GUOA, W.; MAC, B.; WANGD, Y. Comparative effects of gibberellic acid, kinetin and salicylic acid on emergence, seedling growth and the antioxidant defence system of sweet sorghum (*Sorghum bicolor*) under salinity and temperature stresses. **Crop & Pasture Science**, v. 66, p. 145–157, 2015. DOI: 10.1071/CP14141

PRADHAN, N.; PRAKASH, P.; TIWARI, S.K.; MANIMURUGAN, C.; SHARMA, R.P. et al. Osmopriming of tomato genotypes with polyethylene glycol 6000 induces tolerance to salinity stress. **Trends Bioscience**, v. 7, p. 4412–4417, 2014. Disponível em: https://s3.amazonaws.com/academia.edu.documents/37326741/75-1980_NAVIN_PRADHAN.pdf?AWSAccessKeyId=AKIAIWOWYYGZ2Y53UL3A&Expires=1559223189&Signature=GyE7Dv6j%2FQ4DRwkHr4Qfl9hTydc%3D&response-content-disposition=inline%3B%20filename%3DOsmopriming_of_Tomato_Genotypes_with_Pol.pdf

SAVVIDES, A.; ALI, S.; TESTER, M.; FOTOPOULOS, V. Chemical Priming of Plants Against Multiple Abiotic Stresses: Mission Possible?. Trends in **Plant Science**, v. 21, n. 4, p. 329-340, 2016. DOI: 10.1016/j.tplants.2015.11.003

SHETLWY, H.; AN, J.; YIN, M.; JIA, X. Cold plasma treatment and exogenous salicylic acid priming enhances salinity tolerance of *Oryza sativa* seedlings. **Protoplasma**, v. 256, n. 1, p.1-20, 2018. DOI:10.1007/s00709-018-1279-0

SHRIVASTAVA, P.: KUMAR, R. Soil salinity: a serious environmental issue and plant growth promoting bacteria as one of the tools for its alleviation. **Saudi Journal of Biological Sciences**, v. 22, p. 123–131, 2015. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2014.12.001>

WILLADINO, L.; CAMARA, T. R. Tolerância das plantas à salinidade: Aspectos fisiológicos e bioquímicos. **Enciclopédia Biosfera**, v.6, p.1-23, 2010. Disponível em: <http://www.conhecer.org.br/enciclop/2010c/tolerancia%20das%20plantas.pdf>

WILLADINO, L.; MORAIS, M. B.; MELO, G. M.; CAMARA, T. R. Cultura de tecidos e priming in vitro como estratégias de redução dos efeitos da salinidade. In: GHEYI, H.; DIAS, N. S.; LACERDA, C. F.; GOMES-FILHO, E. (Org.). *Manejo da salinidade na agricultura: Estudo básico e aplicados*. Fortaleza: INCTSAL, 2016. p. 199-206.