



UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS
DEPARTAMENTO DE FITOTECNIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA/FITOTECNIA

MARIA LILIANE DOS SANTOS SILVA

**AVALIAÇÃO DA TOLERÂNCIA À SALINIDADE EM QUATRO GENÓTIPOS DE
SORGO SACARINO**

FORTALEZA

2015

MARIA LILIANE DOS SANTOS SILVA

AVALIAÇÃO DA TOLERÂNCIA À SALINIDADE EM QUATRO GENÓTIPOS DE
SORGO SACARINO

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-graduação em Agronomia/Fitotecnia da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial para obtenção do Título de Mestre em Fitotecnia. Área de concentração: Bioquímica e Fisiologia Vegetal.

Orientador: Prof. Dr. Enéas Gomes Filho

FORTALEZA

2015

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal do Ceará
Biblioteca Universitária
Gerada automaticamente pelo módulo Catalog, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

- S581a Silva, Maria Liliane dos Santos.
Avaliação da tolerância à salinidade em quatro genótipos de sorgo sacarino / Maria Liliane dos Santos Silva.
– 2015.
83 f. : il. color.
- Dissertação (mestrado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências Agrárias, Programa de Pós-Graduação em Agronomia (Fitotecnia), Fortaleza, 2015.
Orientação: Prof. Dr. Enéas Gomes Filho.
1. Sorghum bicolor (L.). 2. Estresse salino. 3. Crescimento. 4. Trocas gasosas. 5. Sistema antioxidante.
I. Título.

CDD 630

MARIA LILIANE DOS SANTOS SILVA

AVALIAÇÃO DA TOLERÂNCIA À SALINIDADE EM QUATRO GENÓTIPOS DE
SORGO SACARINO

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-graduação em Agronomia/Fitotecnia da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial para obtenção do Título de Mestre em Fitotecnia. Área de concentração: Bioquímica e Fisiologia Vegetal.

Aprovada em ___/___/_____.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Enéas Gomes Filho (Orientador)
Universidade Federal do Ceará – (UFC)

Prof. Dr. Claudivan Feitosa de Lacerda
Universidade Federal do Ceará – (UFC)

Prof. Dr. Alexandre Bosco de Oliveira
Universidade Federal do Ceará – (UFC)

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a *Deus*, por me guiar nesta trajetória, me concedendo mais uma conquista em minha vida acadêmica.

Aos meus pais, *José João da Silva* e *Antônia Lucilene dos Santos*, pelo amor e educação a mim oferecida e por sempre estarem me apoiando e me incentivando nesta trajetória.

As minhas irmãs *Maria Lúcia dos Santos Thum* e *Maria Lidiane dos Santos Silva*, pelo companheirismo e por sempre me incentivarem a dar passos mais largos.

A minha irmã gêmea, *Maria Lílian dos Santos Silva*, por ser minha melhor amiga e minha companheira nesta batalha e que esteve sempre por perto e pronta pra ajudar no que fosse preciso.

Ao meu amado esposo *Jonathan Peixoto Rodrigues*, pela compreensão, pela colaboração e pelo apoio que foram fundamentais nesta minha caminhada, e acima de tudo, pelo seu amor incondicional.

Ao meu orientador, Prof. Dr. *Enéas Gomes Filho*, pela sua valiosa orientação e por sua grande dedicação a este trabalho.

Ao professor *Claudivan Feitosa de Lacerda* pela ajuda e apoio na concretização deste trabalho, principalmente na fase de experimento.

Ao professor *Alexandre Bosco de Oliveira* pela participação na banca examinadora e pelas valiosas correções e contribuições na finalização deste trabalho.

Ao bolsista de iniciação científica, *Humberto Gildo de Sousa*, que me ajudou bastante no experimento e na fase laboratorial.

A TODOS os integrantes do LABFIVE I e II do Departamento de Bioquímica e Biologia Molecular que participaram direta e indiretamente no desenvolvimento deste trabalho.

Aos meus companheiros de estrada, amigos do curso de mestrado em Agronomia, *Kadson Emmanuel Frutuoso Silva*, *Priscila Bezerra dos Santos*, *Tamiris Pereira da Silva*,

Cícera Vanuza Viana Xavier e Wanderson Pires Salomão. Obrigada a todos pela amizade e por tornarem meus dias mais produtivos e felizes.

Ao Programa de Pós-graduação em Agronomia/Fitotecnia ao qual realizei meu curso de mestrado e a FUNCAP pela concessão da bolsa de estudos.

Muito obrigada!

RESUMO

A salinidade representa um dos mais sérios estresses ambientais que limitam o crescimento e a produção das culturas, induzindo a modificações morfológicas, estruturais e metabólicas nas plantas superiores. É um problema que pode afetar o desenvolvimento das plantas de forma diferenciada quanto às espécies e até mesmo entre genótipos. Objetivou-se, portanto, com este trabalho, avaliar o comportamento de quatro genótipos de sorgo sacarino quanto à tolerância a diferentes níveis de salinidade. Para isso, um experimento foi conduzido em casa de vegetação onde sementes de sorgo foram semeadas em vasos de 8 litros, contendo uma mistura de areia e húmus na proporção de 2:1. Foram semeadas quatro sementes por vaso, e após sete dias da semeadura foi realizado um desbaste deixando apenas duas plantas por vaso. Logo após o desbaste, também foi iniciada a aplicação dos tratamentos salinos. O delineamento experimental utilizado foi o de blocos casualizados, em esquema fatorial 5 x 4, com cinco concentrações de sais na água de irrigação, correspondentes às condutividades elétricas (CEa) de 0,5 (controle), 2,5; 5,0; 7,5 e 10,0 dS m⁻¹ e, quatro genótipos de sorgo sacarino (CSF 11, CSF 15, P 76 e P 298), com cinco repetições, sendo cada repetição constituída por duas plantas. Após 40 dias do início da aplicação dos tratamentos foram realizadas leituras das trocas gasosas e dos teores relativos de clorofila em folhas completamente expandidas. A coleta foi realizada aos 45 dias após o início dos tratamentos salinos. As plantas foram avaliadas quanto à produção de matéria seca de folhas, colmos + bainhas e raízes, área foliar, altura e diâmetro do colmo. Com o material coletado, foram realizadas em laboratório, análises de solutos orgânicos e inorgânicos e a atividade das enzimas antioxidantes. As medidas de crescimento e as trocas gasosas de plantas de sorgo sacarino foram significativamente afetadas pelo estresse salino, porém os genótipos CSF11 e CSF 15 foram os que apresentaram menores reduções nos parâmetros de crescimento, demonstrando uma maior tolerância a este estresse. Por outro lado, o genótipo P 298 apresentou maiores reduções nos parâmetros de crescimento avaliados. Os teores dos íons Na⁺ e Cl⁻ foram aumentados pelo estresse salino, enquanto que os dos íons K⁺ e NO₃⁻ foram reduzidos em todos os genótipos de sorgo estudados. De maneira geral, os teores de solutos orgânicos foram aumentados pela salinidade em todos os genótipos avaliados neste estudo. O sistema antioxidativo foi mais eficiente quando as plantas foram submetidas ao segundo nível de estresse (CEa de 2,5 dS m⁻¹), obtendo-se aumentos nas atividades da enzima antioxidante, principalmente no genótipo CSF 11, que apresentou atividade enzimática bem mais elevadas em relação aos outros genótipos. Diante dos resultados obtidos, pode-se classificar o genótipo

CSF 11 como o mais tolerante ao estresse salino, enquanto que o genótipo P 298 demonstrou ser a cultivar mais sensível às condições de salinidade.

Palavras-chave: *Sorghum bicolor* (L.). Estresse salino. Crescimento. Trocas gasosas. Solutos orgânicos e inorgânicos. Sistema antioxidante.

ABSTRACT

Salinity represents one of the most serious environmental stresses that limit crop growth and production, inducing morphological, structural and metabolic changes in higher plants. It is a problem that can affect the development of the plants in a differentiated way regarding the species and even between genotypes. The objective of this work was to evaluate the behavior of four sorghum genotypes for tolerance to different salinity levels. For this, an experiment was conducted in a greenhouse where sorghum seeds were sown in 8-liter pots containing a mixture of sand and humus in a 2: 1 ratio. Four seeds were sown per pot, and after seven days of sowing a thinning was done leaving only two plants per pot. Soon after thinning, the application of saline treatments was also started. The experimental design was a randomized complete block design in a 5 x 4 factorial scheme with five concentrations of salts in the irrigation water, corresponding to the electrical conductivity (CEa) of 0.5 (control), 2.5; 5.0; 7.5 and 10.0 dS m⁻¹, and four sorghum saccharin genotypes (CSF 11, CSF 15, P 76 and P 298), with five replicates, each replicate consisting of two plants. After 40 days of the beginning of the application of the treatments were carried out readings of the gas exchanges and the relative contents of chlorophyll in completely expanded leaves. The collection was performed 45 days after the beginning of saline treatments. The plants were evaluated for dry matter yield of leaves, stem + hems and roots, leaf area, height and stem diameter. With the material collected, the analysis of organic and inorganic solutes and the activity of the antioxidant enzymes were carried out in the laboratory. Growth measures and gas exchange of sorghum plants were significantly affected by saline stress, but the CSF11 and CSF 15 genotypes showed the lowest reductions in growth parameters, demonstrating a greater tolerance to this stress. On the other hand, the genotype P 298 showed greater reductions in the growth parameters evaluated. The levels of Na⁺ and Cl⁻ ions were increased by saline stress, whereas those of K⁺ and NO₃⁻ ions were reduced in all sorghum genotypes studied. In general, the contents of organic solutes were increased by salinity in all the genotypes evaluated in this study. The antioxidative system was more efficient when the plants were submitted to the second level of stress (CEa of 2.5 dS m⁻¹), obtaining increases in the activities of the antioxidant enzyme, mainly in the genotype CSF 11, that showed much more enzymatic activity Higher than the other genotypes. Considering the results obtained, we can classify genotype CSF 11 as the most tolerant to saline stress, while the genotype P 298 proved to be the most sensitive cultivar to the salinity conditions.

Key words: Sorghum bicolor (L.). Saline stress. Growth. Gas exchange. Organic and inorganic solutes. Antioxidant system.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 -	Matérias secas das folhas, dos colmos + bainhas e das raízes e relação entre a matéria seca da parte aérea e das raízes de quatro genótipos de sorgo sacarino submetidos a níveis crescentes de salinidade.....	39
Figura 2 -	Área foliar de quatro genótipos de sorgo sacarino submetidos a níveis crescentes de salinidade.....	41
Figura 3-	Diâmetro do colmo e altura da planta de quatro genótipos de sorgo sacarino submetidos a níveis crescentes de salinidade.....	43
Figura 4 -	Condutância estomática, transpiração, fotossíntese e concentração interna de CO ₂ de quatro genótipos de sorgo sacarino submetidos a níveis crescentes de salinidade.....	46
Figura 5 -	Teores relativos de clorofila de quatro genótipos de sorgo sacarino submetidos a níveis crescentes de salinidade.....	48
Figura 6 -	Potencial osmótico foliar e teor relativo de água de quatro genótipos de sorgo sacarino submetidos a níveis crescentes de salinidade.....	50
Figura 7 -	Teores de Na ⁺ em folhas e raízes e de K ⁺ em folhas e raízes de quatro genótipos de sorgo sacarino submetidos a níveis crescentes de salinidade.....	51
Figura 8 -	Relação Na ⁺ /K ⁺ em folhas e raízes de quatro genótipos de sorgo sacarino submetidos a níveis crescentes de salinidade.....	55
Figura 9 -	Teores de Cl ⁻ em folhas e raízes e teores de NO ₃ ⁻ em folhas e raízes de quatro genótipos de sorgo sacarino submetidos a níveis crescentes de salinidade.....	56
Figura 10 -	Relação Cl ⁻ /NO ₃ ⁻ em folhas e raízes de quatro genótipos de sorgo sacarino submetidos a níveis crescentes de salinidade.....	59
Figura 11 -	Teores de carboidratos solúveis em folhas de quatro genótipos de sorgo sacarino submetidos a níveis crescentes de salinidade.....	61

Figura 12 -	Teores N-aminossolúveis em folhas de quatro genótipos de sorgo sacarino submetidos a níveis crescentes de salinidade.....	63
Figura 13 -	Teores de proteínas solúveis em folhas de quatro genótipos de sorgo sacarino submetidos a níveis crescentes de salinidade.....	64
Figura 14 -	Teores de prolina livre em folhas de quatro genótipos de sorgo sacarino submetidos a níveis crescentes de salinidade.....	66
Figura 15 -	Atividade das enzimas dismutase do superóxido, catalase e peroxidase do ascorbato em folhas de quatro genótipos de sorgo sacarino submetidos a níveis crescentes de salinidade.....	68

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	15
1.1	Justificativa.....	15
1.2	Objetivos.....	16
1.2.1	<i>Geral.....</i>	16
1.2.2	<i>Específicos.....</i>	16
2	REVISÃO DE LITERATURA.....	17
2.1	A cultura do sorgo.....	17
2.2	Sorgo sacarino é uma alternativa viável para a produção de etanol.....	19
2.3	O problema da salinidade na agricultura.....	20
2.4	O efeito da salinidade sobre as plantas.....	21
2.5	Mecanismos de tolerância de plantas ao estresse salino.....	24
2.5.1	<i>Homeostase, compartimentalização e regulação iônica.....</i>	24
2.5.2	<i>Acúmulo de solutos orgânicos.....</i>	25
2.5.3	<i>Sistema enzimático antioxidativo.....</i>	26
3	MATERIAL E MÉTODOS.....	29
3.1	Material vegetal, condições de cultivo e tratamentos.....	29
3.2	Coleta e análise de crescimento.....	30
3.3	Tolerância à salinidade.....	30
3.4	Parâmetros de trocas gasosas e teores relativos de clorofila.....	31
3.5	Teor relativo de água e potencial osmótico foliar.....	31
3.6	Determinação dos solutos inorgânicos.....	32
3.6.1	<i>Preparo dos extratos.....</i>	32
3.6.2	<i>Teores de Na⁺ e de K⁺.....</i>	32
3.6.3	<i>Teores de Cl⁻.....</i>	33
3.6.4	<i>Teores de NO₃⁻.....</i>	33
3.7	Determinação dos solutos orgânicos em folhas.....	33
3.7.1	<i>Carboidratos solúveis.....</i>	33
3.7.2	<i>N-aminossolúveis.....</i>	34
3.7.3	<i>Proteínas solúveis.....</i>	34
3.7.4	<i>Prolina livre.....</i>	34
3.8	Atividades das enzimas do estresse oxidativo em folhas.....	35

3.8.1	<i>Preparo do extratos</i>	35
3.8.2	<i>Dismutase do superóxido</i>	35
3.8.3	<i>Catalase</i>	36
3.8.4	<i>Peroxidase do ascorbato</i>	36
3.9	Delineamento experimental e análise estatística	37
4	RESULTADOS E DISCUSSÃO	38
4.1	Análise de crescimento	38
4.2	Índices de tolerância à salinidade	41
4.3	Trocas gasosas e teor relativo de clorofila	44
4.4	Potencial osmótico foliar e teor relativo de água	47
4.5	Solutos inorgânicos	51
4.5.1	<i>Teores de Na⁺, K⁺ e relação Na⁺/K⁺</i>	52
4.5.2	<i>Teores de Cl⁻, NO₃⁻ e relação Cl⁻/NO₃⁻</i>	54
4.6	Solutos orgânicos	58
4.6.1	<i>Carboidratos solúveis</i>	60
4.6.2	<i>N-aminossolúveis</i>	62
4.6.3	<i>Proteínas solúveis</i>	62
4.6.4	<i>Prolina livre</i>	65
4.7	Atividade das enzimas do estresse oxidativo	65
4.7.1	<i>Dismutase do Superóxido (SOD)</i>	67
4.7.2	<i>Catalase (CAT)</i>	69
4.7.3	<i>Peroxidase do ascorbato (APX)</i>	69
5	CONCLUSÕES	71
	REFERÊNCIAS	72

1 INTRODUÇÃO

1.1 Justificativa

As plantas estão frequentemente expostas a estresses bióticos e abióticos que prejudicam o seu crescimento, desenvolvimento e sua produtividade. A salinidade está entre os estresses ambientais mais limitantes da produtividade das plantas, afetando seu metabolismo geral e causando alterações morfológicas e fisiológicas. As principais causas dos processos de salinização das áreas agricultáveis são decorrentes da baixa precipitação pluviométrica, alta evaporação, material de origem dos solos, irrigação mal conduzida, além de drenagem inadequada e o emprego incorreto e excessivo de adubos químicos (DANTAS *et al.*, 2006).

O problema da salinidade é mais acentuado em regiões áridas e semiáridas, que apresentam clima quente e seco e que, devido a isso, é praticamente indispensável o uso da irrigação. Nessas regiões, em que as culturas não dispõem de água suficiente para suprir suas necessidades hídricas durante todo o ciclo vegetativo, a irrigação assume papel de fundamental importância no que se refere à garantia de boas safras agrícolas.

A inibição do crescimento e da produtividade das plantas provocadas pela salinidade é atribuída ao desbalanceamento nas relações hídricas e nutricionais das plantas e ao acúmulo de íons considerados tóxicos (FARIAS *et al.*, 2009). Contudo, os mecanismos de tolerância à salinidade ainda não estão bem elucidados pelo fato deste fenômeno ser extremamente complexo, pois envolve alterações morfológicas, bem como processos fisiológicos e bioquímicos (AZEVEDO NETO *et al.*, 2004). Dessa forma, a maneira como as plantas respondem às condições de estresse salino difere grandemente entre as espécies, gerando padrões diferenciados de tolerância tanto em espécies dicotiledôneas como em espécies monocotiledôneas, podendo-se encontrar diferenças, também, entre genótipos de uma mesma espécie.

O sorgo é uma cultura que no contexto da agropecuária brasileira vem se destacando a cada dia, por ser uma gramínea bastante energética, com alta digestibilidade, produtividade e adaptação a ambientes secos e quentes, nos quais é difícil o cultivo de outras espécies. Mesmo sendo considerada uma cultura moderadamente tolerante ao estresse salino, pesquisas têm mostrado que o grau de tolerância do sorgo ao estresse salino varia entre genótipos (LACERDA *et al.*, 2003).

Com o agravamento dos problemas de salinização dos solos do nordeste, em virtude do crescimento da área irrigada, o sucesso da atividade agrícola pode ser alcançado através de práticas de manejo de solo que sejam capazes de reduzir a salinidade do solo, ou através da seleção de genótipos tolerantes ao estresse salino. Assim, nas situações em que a salinidade do solo não pode ser mantida em um nível aceitável para as culturas exploradas economicamente, mediante um manejo adequado do solo e da água de irrigação, uma alternativa viável é a seleção criteriosa de espécies ou cultivares que, ao mesmo tempo, sejam mais tolerantes aos danos causados pelos sais e possam ter produções economicamente rentáveis.

Considerando o grande potencial do sorgo e sua importância na economia brasileira, e tendo conhecimento do problema da salinidade no desenvolvimento das culturas, tornam-se relevantes estudos que avaliem diferentes genótipos de sorgo, quanto à sua tolerância à salinidade, bem como o entendimento dos mecanismos fisiológicos e bioquímicos envolvidos na resposta dessas plantas contra os efeitos do estresse salino.

1.2 Objetivos

1.2.1 Geral

Avaliar a tolerância à salinidade de quatro genótipos de sorgo sacarino, mediante respostas fisiológicas e bioquímicas.

1.2.2 Específicos

1. Analisar o efeito do estresse salino no crescimento, trocas gasosas (fotossíntese líquida, condutância estomática, transpiração e concentração interna de CO_2), teor relativo de clorofila e relações hídricas de plantas jovens de sorgo;
2. Estudar o efeito dos sais no acúmulo e distribuição de íons inorgânicos (Na^+ , K^+ , Cl^- e NO_3^-) e no acúmulo de solutos orgânicos (carboidratos solúveis, N-aminossolúveis, proteínas solúveis e prolina livre);
3. Analisar a atividade de enzimas do estresse oxidativo nos diferentes genótipos de sorgo submetidos a níveis crescentes de salinidade.

2 REVISÃO DE LITERATURA

2.1 A cultura do sorgo

O sorgo (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) é uma planta da família Poaceae, originária do continente africano e cultivado em regiões tropicais e subtropicais do mundo, constituindo a maior fonte de alimento e rações da África, Oriente e Oriente Médio (MARCHEZAN, 1987 apud SOUZA *et al.*, 2005). Ele foi introduzido no Brasil pela região Nordeste no início do século XX, porém nunca se firmou como uma cultura com características comerciais marcantes (EMBRAPA, 2011). Contudo, a cultura do sorgo está se expandindo acentuadamente em sucessão às culturas de verão no período safrinha (DUARTE, 2010).

O sorgo é cultivado principalmente em regiões áridas e semiáridas, e apresenta-se como uma espécie bem adaptada a ambientes sujeitos a estresses abióticos, especialmente os de temperatura do ar e umidade do solo (déficit hídrico) (LOURENÇÃO; BAGEGA, 2012). Essa característica permite que a cultura seja apta para se desenvolver e se expandir em regiões de cultivo com distribuição irregular de chuvas e em sucessão a culturas de verão (TARDIN; RODRIGUES, 2008). Além de sua relativa capacidade de suportar esses estresses ambientais, a cultura tem alto potencial produtivo e bons teores de matéria seca (LOURENÇÃO; BAGEGA, 2012). Este comportamento de rusticidade às condições ambientais confere ao sorgo condições favoráveis à sua adaptação em relação a outras espécies comerciais.

Ainda que o sorgo seja uma cultura tolerante ao déficit hídrico, o sucesso de sua implementação no Nordeste brasileiro depende também da capacidade da planta para crescer em solos com excesso de sais dissolvidos (FREITAS *et al.* 2011). Em relação à salinidade, essa espécie é considerada moderadamente tolerante (FAO, 2005), suportando salinidade entre 4 e 6 dS m⁻¹ de condutividade elétrica, embora haja diferença no grau de tolerância entre os diferentes genótipos (LACERDA *et al.*, 2003). Essa resistência moderada à presença do sal parece ser conseguida por meio de redução do transporte dos íons Na⁺ e Cl⁻ da raiz para a parte aérea, ou de compartimentalização de parte desses íons em locais específicos da raiz e da parte aérea (LACERDA *et al.*, 2001), ou, ainda, da acumulação de solutos orgânicos nas folhas (HASEGAWA *et al.*, 2000).

O sorgo é uma cultura que tem se tornado uma alternativa para a alimentação animal, principalmente nas regiões com pouca disponibilidade de água, pois apresenta sementes que são ricas em proteínas, vitaminas, carboidratos e sais minerais (SILVA *et al.*, 2013). Basicamente, o sorgo é classificado em cinco tipos: granífero (taninoso e não taninoso), sacarino, vassoura, forrageiro e sudanense. Na nossa região, os tipos sacarino e forrageiro são os de maior importância, pelo fato de serem bem adaptados às condições do semiárido e apresentarem ainda uma boa produtividade (DIPAP, 2010). O sorgo sacarino, que será descrito com mais detalhes no tópico seguinte, é um tipo de porte alto, com altura de planta superior a dois metros, e caracterizado, principalmente, por apresentar colmo doce e suculento como o da cana-de-açúcar. Na região Nordeste, esse tipo de sorgo pode também ser utilizado como forragem, assumindo características parecidas com a do sorgo forrageiro, sendo utilizado na forma de silagem e de corte.

Entre as espécies alimentares, o sorgo é uma das mais versáteis e mais eficientes, tanto do ponto de vista fotossintético, como de velocidade de maturação. Sua reconhecida versatilidade se estende desde o uso de seus grãos como alimento; como matéria prima para produção de álcool anidro, bebidas alcoólicas, colas e tintas; o uso de suas panículas para produção de vassouras; extração de açúcar de seus colmos; até às inúmeras aplicações de sua forragem na nutrição de ruminantes (EMBRAPA, 2000).

A cultura do sorgo pode substituir parcialmente a do milho nas rações para aves e suínos e, totalmente, para ruminantes, com uma vantagem comparativa de menor custo de produção. Além disso, a cultura tem demonstrado bom desempenho como alternativa para uso no sistema de integração lavoura/pecuária e para produção de biomassa, proporcionando maior proteção do solo contra a erosão, maior quantidade de matéria orgânica disponível e melhor capacidade de retenção de água no solo, além de propiciar condições para uso no plantio direto (MAGALHÃES; DURÃES; RODRIGUES, 2007).

Nos países em desenvolvimento, o sorgo é muito usado na alimentação humana, sendo utilizado como principal fonte de alimento em grande parte dos países da África, Sul da Ásia e América, enquanto que, em países desenvolvidos, é empregado basicamente na alimentação animal, como é o caso dos Estados Unidos, Austrália e alguns países da América do Sul (TARDIN; RODRIGUES, 2008). No Brasil, por exemplo, o sorgo produzido é destinado principalmente à indústria de alimentos para aves, suínos e ruminantes.

Atualmente, o Brasil se encontra na 9ª posição em produção de sorgo no mundo, sendo os Estados Unidos o maior produtor de grão, seguido pelo México e Nigéria (USDA, 2014). No Brasil, o estado de Goiás lidera a produção nacional com 977,8 mil toneladas,

seguido por Minas Gerais (456,2 mil toneladas) e Mato Grosso (421,2 mil toneladas). O Ceará, atualmente, ocupa a 12ª posição na produção nacional com 2,0 mil toneladas, sendo a Bahia o maior produtor de sorgo da região Nordeste com 202,3 mil toneladas (CONAB, 2014).

2.2 Sorgo sacarino é uma alternativa viável para a produção de etanol

O alto preço atingido pelo etanol durante a entressafra da cana-de-açúcar não é o único motivo de dor de cabeça para as usinas do setor nesse período. Outra preocupação é o prejuízo ocasionado pela imobilização de maquinário e mão de obra durante os meses em que não se produz a matéria-prima do biocombustível. Uma alternativa para a resolução dessas duas questões seria o sorgo sacarino, uma variedade da planta utilizada na alimentação animal que tem capacidade de gerar açúcar fermentável para a produção de álcool (GLOBO RURAL, 2011).

Ao lado da cana-de-açúcar, que é tradicionalmente empregada na produção de etanol, o sorgo sacarino apresenta-se como uma ótima opção sob o ponto de vista agrônomo e industrial. Esta planta pode oferecer, dentre outras, as seguintes vantagens: rapidez no ciclo (quatro meses); cultura totalmente mecanizável (plantio por sementes, colheita mecânica); colmos suculentos com açúcares diretamente fermentáveis (produção de 40 a 60 t ha⁻¹ de colmos); utilização do bagaço como fonte de energia para a industrialização, para a cogeração de eletricidade ou como forragem para alimentação de animais, contribuindo para um balanço energético favorável (EMBRAPA, 2012).

O cultivo do sorgo do tipo sacarino pode ser, então, uma alternativa técnica e economicamente viável para fornecimento de matéria-prima à microdestilarias, evitando o corte antecipado de cana-de-açúcar. Também pode ser integrado aos sistemas produtivos da soja ou milho, pois pode ser cultivado em regiões secas e em sucessão a essas culturas (safrinha) e, principalmente, pode ser colhido na entressafra da cana-de-açúcar (MOREIRA, 2010).

Segundo estudos de pesquisadores da Embrapa, os colmos do sorgo sacarino podem ser processados na mesma instalação destinada à produção de etanol de cana-de-açúcar, o que proporciona uma quantidade de bagaço que vai gerar o vapor necessário para a operação industrial (RURAL CENTRO, 2012). É importante salientar que de maneira nenhuma o sorgo sacarino veio para substituir a cana-de-açúcar, que é, de longe, a melhor espécie para produção de etanol. O objetivo de sua implementação é garantir que as usinas

tenham um ganho de 30 a 60 dias na produção do biocombustível. Isso acontece porque o sorgo tem um ciclo de 120 dias, podendo ser plantado entre outubro e novembro, início da entressafra de cana-de-açúcar, e colhido entre fevereiro e março (GLOBO RURAL, 2011).

Outra vantagem do sorgo sacarino é a possibilidade de ser utilizado pela agricultura familiar ou pequenos agricultores na escala de micro ou mini destilarias para produção, tanto de etanol, como de aguardente e rapadura (RIBEIRO FILHO *et al.*, 2008).

2.3 O problema da salinidade na agricultura

A salinidade do solo é um dos fatores de maior preocupação na agricultura moderna, podendo ocorrer em praticamente todos os continentes e em qualquer zona climática, concentrando-se principalmente em regiões de clima árido e semiárido (DAKER, 1988; RENGASAMY, 2006; BUI, 2013). De modo geral, um solo é considerado salino quando a quantidade de sais solúveis existente é suficiente para prejudicar o crescimento das plantas (WAILSEL, 1972). Para a maioria das culturas isso ocorre quando a condutividade elétrica do extrato de saturação do solo é igual ou superior a 4 dS m^{-1} (HOLANDA *et al.*, 2010).

Os solos salinos, frequentemente, são associados a concentrações elevadas de NaCl, embora, em algumas áreas, os sais de Ca^{2+} , Mg^{2+} e SO_4^{-} também estejam presentes em concentrações altas nesses solos (EPSTEIN; BLOOM, 2006). As elevadas concentrações de Na^+ , que ocorrem em solos salinos, não só prejudicam as plantas, mas também degradam a estrutura do solo, diminuindo a porosidade e a disponibilidade de água. O ingresso de sais na solução do solo causa déficits hídricos e inibe o crescimento e o metabolismo vegetais (TAIZ; ZEIGER, 2013).

Em várias partes do mundo, a agricultura está enfrentando um sério problema de disponibilidade de recursos hídricos adequados, forçando muitos agricultores a utilizarem água com concentração de sais relativamente alta para a irrigação das culturas (SAVVAS *et al.*, 2007). Em muitas áreas de produção agrícola, o uso de água de baixa qualidade na irrigação e o manejo inadequado de fertilizantes minerais são as principais causas da salinidade em solos cultivados (TRAVASSOS *et al.*, 2011).

A região do semiárido nordestino, por exemplo, apresenta características climáticas particulares, onde a água da chuva nem sempre é capaz de suprir a demanda hídrica necessária para o bom desenvolvimento das culturas, o que se deve às baixas precipitações ou à irregular distribuição das chuvas. Desta forma, para se obter o completo crescimento e

desenvolvimento das plantas durante o seu ciclo de vida, de modo a expressar geneticamente o seu potencial produtivo, a adoção da agricultura irrigada é fundamental (OLIVEIRA *et al.*, 2009). Entretanto, o manejo inadequado da irrigação, associado à elevada taxa evapotranspiratória e o baixo índice de precipitações contribuem para o acúmulo de sais, causando a salinização das áreas irrigadas (NOBRE *et al.*, 2011).

A salinização dos solos pode ocorrer por fatores naturais ou antrópicos. Segundo Fageria e Gheyi (1997), o intemperismo mineral, a precipitação atmosférica e os sais fósseis são as três principais fontes naturais de sais no solo. Como ações antrópicas, podemos citar o uso de águas de baixa qualidade na irrigação, como já mencionado, e salmouras altamente salinas ou resíduos industriais.

No mundo, estima-se que ocorra uma perda de cerca de 1,5 milhões de hectares de terras aráveis, a cada ano, devido ao acúmulo de sais. Dessa forma, a salinização tem sido identificada como o principal processo de degradação dos solos. No Brasil, estima-se que 20 a 25% das áreas irrigadas enfrentam problemas de salinização (FAO, 2011). Este problema é mais conspícuo na região Nordeste, a qual possui uma área de 155 milhões de hectares, sendo que 52% dessa superfície é semiárida (HOLANDA *et al.*, 2010).

Com o agravamento dos problemas de salinização dos solos no Nordeste, em virtude do crescimento da área utilizada com culturas irrigadas, o sucesso da atividade agrícola pode ser alcançado através de práticas de manejo de solo/água que sejam capazes de reduzir a salinidade do solo, como, por exemplo, a correção do solo e o uso de frações de lixiviação (SHARMA; RAO, 1998; AYERS; WESTCOT, 1999), ou o emprego de genótipos selecionados como tolerantes ao estresse salino, atividade esta que vem se tornando bastante promissora (DANTAS *et al.*, 2002).

2.4 O efeito da salinidade sobre as plantas

As plantas, em seu ambiente natural, estão frequentemente expostas a diversos estresses abióticos como seca, salinidade e temperaturas extremas (EPSTEIN *et al.*, 1980; YANCEY *et al.*, 1982; MAIA, 2004). A salinidade é um dos principais fatores ambientais que limitam o crescimento e a produtividade das plantas, afetando seu metabolismo geral e causando alterações morfológicas e fisiológicas (LARCHER, 2006).

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; e (2) o componente iônico – decorrente dos elevados teores de Na^+ e Cl^- , alterando a relação K^+/Na^+ e a absorção de outros nutrientes (WILLADINO; CAMARA, 2010). Essas altas concentrações de Na^+ e Cl^- alteram a homeostase iônica da célula, podendo provocar desequilíbrios nutricionais, toxidez ou ambos no metabolismo da planta (MUNNS, 2002).

Geralmente, o primeiro e um dos mais notórios efeitos da salinidade no desenvolvimento das plantas é a inibição do crescimento. Esse estresse pode causar reduções significativas em matéria seca da parte aérea e raiz, altura da planta, número de folhas por planta, comprimento de raízes e superfície por planta, além de reduzir o rendimento de grãos e a qualidade das sementes (KOYRO; EISA, 2008). A limitação do crescimento acontece porque, em condições salinas, ocorre uma redução na disponibilidade de água às plantas, em razão do abaixamento no potencial hídrico da solução do solo. Assim, a planta tende a despendar mais energia para absorver água e nutrientes (MOHAMMAD *et al.*, 1998; LEONARDO *et al.*, 2003).

Vários estudos apontam que a redução do crescimento das plantas pode ser acompanhada por decréscimos na taxa fotossintética (ROMERO-ARANDA; SORIA; CUARTERO, 2001; CHARTZOULAKIS *et al.*, 2002; AZEVEDO NETO *et al.*, 2004; HUANG *et al.*, 2012). Isto acontece porque um dos efeitos imediatos da salinidade sobre o crescimento das plantas é a redução da área foliar disponível para a fotossíntese, que resulta também na diminuição da biomassa dos órgãos da planta (PARIDA; DAS, 2005). Contudo, também se acredita que a maior parte da limitação da fotossíntese seja consequência direta do fechamento dos estômatos, que ocorre devido à redução do potencial hídrico do solo causada pelos sais (DAVIES; ZHANG, 1991).

A redução no grau de abertura estomática, que ocorre nas plantas estressadas, limita a absorção de CO_2 do ambiente e o fluxo de água e íons para a parte aérea (ROMERO-ARANDA *et al.*, 2001). Portanto, embora o fechamento estomático evite a perda excessiva de água através de transpiração ela causa uma diminuição na fotossíntese líquida (GREENWAY; MUNNS, 1980).

Os pigmentos fotossintéticos são bons indicadores do nível de estresse nas plantas (HENDRY; PRICE, 1993), por isso seus teores são frequentemente monitorados durante o período de estresse, através de medidas da coloração de folhas e estimativa da concentração de clorofila (PESTANA *et al.*, 2001).

A interação dos sais com os nutrientes minerais presentes no solo é outra consequência do estresse salino, resultando em desbalanços e deficiências nutricionais na

planta (ZHU, 2003). Isto se deve, em parte, a mecanismos de competitividade e/ou alteração estrutural das membranas celulares (LÜTTGE, 1993; GRATTAN; GRIEVE, 1999). Por exemplo, quando a concentração de Na^+ e Cl^- no solo é alta, a absorção de nutrientes minerais como NO_3^- , Ca^+ e K^{2+} é reduzida. A salinidade afeta a atividade dos íons em solução e os processos de absorção, transporte, assimilação e distribuição de nutrientes na planta (LARCHER, 2000).

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 dos 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. É importante ressaltar que os efeitos da salinidade sobre a nutrição mineral das plantas podem variar de acordo com a concentração e a composição iônica do meio salino, com o número de nutrientes essenciais envolvidos e com as diferentes respostas das plantas tanto em relação à salinidade como em relação à eficiência na aquisição de minerais do solo (LACERDA, 2005).

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, que são aquelas que se desenvolvem naturalmente em ambientes com elevadas concentrações salinas (tipicamente Na^+ e Cl^-), e glicófitas, que são 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).

As concentrações de sais na solução do solo que limitam o desenvolvimento das plantas diferem muito entre os genótipos, e variam muito em função do tipo de sal, do tempo de exposição da planta ao estresse salino e do estágio de desenvolvimento da planta (DANTAS *et al.*, 2002).

2.5 Mecanismos de tolerância de plantas ao estresse salino

A resposta ao estresse salino depende das características da planta, tais como o genótipo, o órgão e o estágio de desenvolvimento. A capacidade da planta para sobreviver ao estresse é regida por mecanismos que conferem resistência e podem ser de escape ou de 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 atividade sob estresse severo, esses mecanismos permitem a planta suportar o estresse (OSMOND, 1987; BRAY et al., 2000; CAMARA; WILLADINO, 2005).

Dentre os mecanismos desenvolvidos pelas plantas, ao longo do processo evolutivo, que lhes permitiram suportar o estresse salino podem-se citar: o controle de absorção de íons tóxicos pela raiz e seu transporte para as folhas; a compartimentalização de íons, nas células e na planta inteira; o acúmulo de solutos orgânicos compatíveis no citoplasma; alterações na estrutura da membrana plasmática; indução de enzimas antioxidativas; e alteração no balanço hormonal (GREENWAY; MUNNS, 1980; HASEGAWA *et al.*, 2000; PARIDA; DAS, 2005).

Além dos mecanismos acima citados, outros dois aspectos são bastante relevantes em relação à tolerância das plantas à salinidade, como o restabelecimento da homeostase celular e a retomada do crescimento, mesmo que a uma velocidade reduzida (ZHU, 2001; MANSOUR; SALAMA, 2004; BOTELLA *et al.*, 2005; MUNNS; TESTER, 2008). Espécies incapazes de restaurarem sua homeostase e de crescerem em condições de estresse, devido a ausência ou ineficiência dos mecanismos citados, sofrerão invariavelmente mais danos (MARQUES, 2014).

2.5.1 Homeostase, compartimentalização e regulação iônica

A homeostase significa uma tendência da célula ou do organismo em manter o estado interno em constância, mesmo em resposta a distúrbios ambientais, tais como o estresse salino. Normalmente íons fluem constantemente para fora e para dentro da célula como um fluxo líquido controlado para acomodar o requerimento celular e assim criam uma homeostase iônica (NIU *et al.*, 2005). Contudo, um dos principais efeitos causados pelo estresse salino é o rompimento da homeostase iônica da planta. A absorção e compartimentalização de íons são essenciais para a recuperação da homeostase e para crescimento das plantas em condições de salinidade (ADAMS *et al.*, 1992).

As halófitas apresentam tolerância ao sal devido à sua capacidade de compartimentalização dos íons tóxicos no vacúolo da célula, uma medida que além de excluir os mesmos do contato com as proteínas citosólicas, contribui para o ajustamento osmótico da célula (ZHU, 2003). Esta tolerância à salinidade se deve à habilidade de evitar que elevadas quantidades de sais, provenientes do substrato, alcancem o protoplasma e, assim, a planta seja capaz de tolerar os efeitos tóxicos e osmóticos associados ao aumento na concentração de sais (LARCHER, 2000).

Em geral, o excesso de Na^+ pode conduzir à deficiência de K^+ e Ca^{2+} e a absorção de NO_3^- pode ser inibida por excesso de Cl^- (SHANNON, 1992). Como resultado, a planta torna-se susceptível a distúrbios osmóticos ou íons-específicos, bem como a desordens nutricionais que podem resultar na redução da produção ou da qualidade das culturas (GRATTAN; GRIEVE, 1999). Portanto, para que as plantas tolerem a salinidade, a absorção dos íons Na^+ e Cl^- deve ser restrita enquanto se mantém a absorção de macronutrientes como K^+ , Ca^{2+} e NO_3^- , que são essenciais para o bom desenvolvimento das culturas (TAVAKKOLI *et al.*, 2011).

Outra questão importante é o movimento e distribuição de íons tóxicos nos órgãos e tecidos da planta. De acordo com Munns (2002), um modo de aumentar a tolerância das plantas à salinidade seria através de um controle mais eficiente no transporte de íons tóxicos para os órgãos aéreos transpirantes, acumulando-os nas raízes. Por sua vez, o grau de acúmulo de sais nas raízes é função dos processos de exclusão, compartimentalização, velocidade de carregamento e reabsorção de sais no xilema, e depende da seletividade na absorção de íons nas células das raízes (TESTER; DAVENPORT, 2003). O controle do transporte de íons para a parte aérea das plantas (principalmente Na^+ e Cl^-) por intermédio das raízes tem sido proposto como uma característica de tolerância em glicófitas (MUNNS, 2002).

2.5.2 Acúmulo de solutos orgânicos

Para manter a absorção de água em condições de estresse salino, além do acúmulo de íons no vacúolo, muitas plantas acumulam solutos orgânicos no citosol, o qual permite a redução do potencial osmótico, acarretando na diminuição do potencial hídrico, sem que ocorra diminuição na turgescência celular, sendo tal processo denominado de ajustamento osmótico ou osmorregulação (HOPKINS, 1999).

O ajustamento osmótico pode contribuir para a manutenção dos processos fisiológicos, tais como a abertura estomática, a fotossíntese e a expansão celular (SERRAJ;

SINCLAIR, 2002). Em geral, os solutos inorgânicos (Na^+ e Cl^-) são compartimentalizados no vacúolo, enquanto os orgânicos (carboidratos solúveis, N-aminossolúveis, prolina, betaínas, etc.) acumulam-se no citosol, equilibrando desta forma o potencial hídrico entre os diversos compartimentos celulares (ASHRAF; HARRIS, 2004; PRISCO; GOMES-FILHO, 2010).

O acúmulo de solutos orgânicos é um processo comum em plantas submetidas a estresses ambientais, tais como o hídrico e o salino (MUNNS, 2002). Estes compostos compartilham a propriedade de permanecerem invariáveis em pH neutro e serem altamente solúveis em água. Ao contrário dos solutos inorgânicos, que inibem as atividades de muitas enzimas citosólicas, os solutos orgânicos, mesmo em altas concentrações, não interferem no metabolismo celular normal, sendo por isso também chamados de solutos compatíveis (SAIRAM; TYAGI, 2004).

Em adição a seu papel na osmorregulação, acredita-se que os solutos orgânicos contribuem também para a estabilidade das proteínas e das membranas celulares, ao promoverem a remoção de radicais livres de oxigênio, gerados pelo estresse oxidativo secundário (MANSOUR, 2000). De maneira geral, as plantas tolerantes à salinidade devem ser capazes de ajustar o seu potencial osmótico, o que envolve tanto a absorção e a acumulação de íons como a síntese de solutos orgânicos. Esses mecanismos favorecem a sobrevivência das plantas em ambientes salinos.

2.5.3 Sistema enzimático antioxidativo

Secundariamente, o estresse salino provoca o estresse oxidativo através da produção excessiva de espécies reativas de oxigênio (EROs), tais como os radicais livre superóxido ($\cdot\text{O}_2^-$) e hidroxil ($\text{HO}\cdot$) e o peróxido de hidrogênio (H_2O_2) (VAIDYANATHAN *et al.*, 2003). Essas EROs são altamente reativas e podem alterar o metabolismo celular normal causando danos oxidativos aos lipídios de membrana, proteínas e ácidos nucleicos.

Para minimizar os danos oxidativos causados pelas EROs, as plantas desenvolveram um sistema antioxidativo complexo que inclui tanto antioxidantes não enzimáticos de baixo peso molecular (glutaciona, carotenóides e ascorbato), quanto enzimas eliminadoras de EROs, tais como a dismutase do superóxido (SOD), a catalase (CAT) e as peroxidases do ascorbato (APX) e do guaiacol (GPX) (McKERSIE; LESHEM, 1994).

A SOD é responsável pela dismutação enzimática do radical $\cdot\text{O}_2^-$ em H_2O_2 e O_2 , sendo considerada a primeira linha de defesa das plantas contra o estresse oxidativo, e é

encontrada em todos os sítios de produção de $\cdot\text{O}_2^-$ (ALSCHER; ERTURK; HEATH, 2002). Em plantas superiores, a SOD apresenta-se na forma de três isoenzimas, que diferem com relação ao cofator metálico, a saber: a Cu/Zn-SOD (presente nos cloroplastos e no citosol), a MnSOD (presente nas mitocôndrias e peroxissomos) e a Fe-SOD (presente nos cloroplastos) (ALSCHER; ERTURK; HEATH, 2002; GILL; TUTEJA, 2010).

Nas plantas, a CAT é a principal enzima reguladora dos níveis intracelulares de H_2O_2 (FOYER; NOCTOR, 2003), sendo responsável pela conversão de H_2O_2 em H_2O e O_2 (MOLLER, 2001). Está localizada nos peroxissomos atuando na remoção de H_2O_2 gerado durante a fotorrespiração e nos glioxissomos de tecidos de sementes que armazenam lipídios, onde decompõe o H_2O_2 formado durante a β -oxidação dos ácidos graxos (XIONG; ZHU, 2002). As enzimas SOD e CAT formam um dos mais importantes sistemas de defesa das plantas contra as EROs, removendo, respectivamente, o radical O_2^- e o H_2O_2 , evitando, desta forma, a produção do radical hidroxil ($\text{HO}\cdot$), gerado pelas reações do estresse oxidativo (ASADA, 1992; SCANDALIOS, 1993).

A APX também é considerada uma das principais enzimas antioxidativas celulares, estando envolvida na eliminação do H_2O_2 . Para isso, essa enzima usa especificamente o ácido ascórbico como doador de elétrons, daí protegendo as células contra os efeitos nocivos desse tipo de EROs (ASADA, 1992). As diversas formas de APX são encontradas, principalmente, nos cloroplastos e no citosol (ARORA *et al.*, 2002), podendo, também, estar associadas às mitocôndrias, peroxissomos e apoplasto (MITTLER, 2002). A atividade da APX está interligada à atividade da CAT e de outras peroxidases. A APX pode ser responsável pela modulação fina de EROs, enquanto CAT pode ser responsável pela remoção do excesso de EROs durante situações de estresse (MITTER, 2002).

Além da APX, outro grupo de peroxidases encontrado em plantas é o das isoenzimas que utilizam o guaiacol (GPX) como doador de elétrons. Essa enzima é uma peroxidase não-específica que se apresentam em diferentes isoformas e quantidades entre as diversas plantas, ou mesmo entre as diferentes partes da mesma planta (SREENIVASULU *et al.*, 1999). A GPX é encontrada no citosol, vacúolo, parede celular e espaços intracelulares, realizando importante papel na fisiologia das células vegetais. Essa enzima tem sido utilizada como indicador de estresses, como altas temperaturas, salinidade e seca (ASADA, 1992; CHEESEMAN *et al.*, 1997; HERNANDEZ *et al.*, 2000; DASH; MONHANTY, 2002).

Acredita-se que as enzimas do sistema antioxidativo estejam envolvidas com os principais mecanismos de tolerância das plantas a estresses ambientais. Dessa forma, vários

estudos (SAIRAM *et al.*, 2002; BOR *et al.*, 2003; VAIDYANATHAN *et al.* 2003; DEMIRAL ; TÜRKAN, 2005; AZEVEDO NETO *et al.*, 2006) têm mostrado uma correlação entre a tolerância à salinidade e a presença de um eficiente sistema antioxidativo nos genótipos tolerantes.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Material vegetal, condições de cultivo e tratamentos

O experimento foi conduzido em casa de vegetação e no Laboratório de Fisiologia Vegetal, ambos pertencentes ao Departamento de Bioquímica e Biologia Molecular, da Universidade Federal do Ceará, Campus do Pici, Fortaleza, Ceará, Brasil (latitude 3°44' S, longitude 38°34' W). Foram utilizadas sementes de quatro genótipos de sorgo forrageiro/sacarino [*Sorghum bicolor* (L) Moench]: CSF 11, CSF 15, P 76 e P 298, cedidas pela Empresa Pernambucana de Pesquisa Agropecuária (IPA), Recife, PE.

De posse do material vegetal e dos equipamentos necessários para a condução do experimento, o mesmo foi instalado em setembro de 2014, em que após a seleção das sementes, foi realizada a semeadura em vasos de oito litros contendo uma mistura de areia e húmus (2:1). Foram semeadas quatro sementes por vaso, entretanto após sete dias da germinação foi realizado um desbaste deixando duas plantas por vaso. Neste mesmo dia, também foi iniciada a aplicação dos tratamentos salinos com água de irrigação a diferentes concentrações de sais, correspondentes às condutividades elétricas (CEa) de 0,5 (controle); 2,5; 5,0; 7,5 e 10,0 dS m⁻¹.

Para o preparo das soluções salinas, os sais NaCl, CaCl₂.2H₂O e MgCl₂.6H₂O foram dissolvidos em água na proporção de 7:2:1, obedecendo-se à relação: mmolc L⁻¹ = CEa x 10, conforme Rhoades *et al.* (1992). Para evitar o acúmulo excessivo de sais, a água de irrigação foi aplicada de acordo com o princípio de drenagem (BERNARDO *et al.*, 2008) mantendo-se o solo na capacidade de campo e adicionando frações de lixiviação de 15 a 20%. Além disso, no fundo de cada vaso foi colocada uma camada de aproximadamente 2 cm de brita, para facilitar a drenagem.

A aplicação de água foi feita de maneira localizada sendo utilizado um turno de rega de dois dias. Com o intuito de corrigir eventuais carências nutricionais do solo, foram aplicadas uma vez por semana cerca de 400 mL de solução nutritiva de Hoagland em cada vaso, até o final do experimento.

Antes do início da aplicação dos tratamentos, foi realizada ainda uma análise físico-química do substrato usado no experimento. Essa análise foi feita pelo Laboratório de solos/água do Departamento de Ciências do Solo da Universidade Federal do Ceará e se encontra na Tabela 1.

Tabela 1. Classificação e composição do substrato proveniente da mistura de areia e húmus na proporção 2:1. Outubro de 2014.

Característica	
Classificação textural	FRANCA
pH em água	7,5
CE (dS m ⁻¹)	2,02
Ca ²⁺ (cmol _c /kg)	4,50
Mg ²⁺ (cmol _c /kg)	4,00
Na ⁺ (cmol _c /kg)	1,32
K ⁺ (cmol _c /kg)	1,55
H ⁺ + Al ³⁺ (cmol _c /kg)	0,50
Al ³⁺ (cmol _c /kg)	0,00
PST (%)	11,00

3.2 Coleta e análise de crescimento

Após 45 dias do início dos tratamentos salinos as plantas de sorgo foram coletadas sendo realizadas medições da altura e diâmetro do colmo. Em seguida, as plantas foram particionadas em folhas, colmos + bainhas e raízes e feita as medidas de massa fresca e área foliar (LI 3100, Area Meter, Li-Cor., In. Lincoln, Nebraska, USA). O primeiro par de folhas mais jovens completamente expandidas foi retirado de cada uma das duas plantas de cada repetição e congeladas a -20 °C para posteriormente serem submetidas à liofilização. O restante do material foi levado para a secagem na estufa. Após a liofilização do material e a secagem na estufa, foram determinadas as matérias secas das folhas, colmos + bainhas, raízes e matéria seca total. O material liofilizado foi pesado, macerado e armazenado em frascos de vidro a -20 °C para posteriores análises químicas e bioquímicas.

3.3 Tolerância à salinidade

Com os dados de massa seca total foram calculadas as perdas percentuais em relação ao menor nível de salinidade (redução em %), as quais foram utilizadas como índices para comparar a tolerância dos quatro genótipos de sorgo (Tabela 2), conforme Fageria, Soares Filho e Gheyi (2010).

Tabela 2 - Classificação de espécies vegetais quanto à tolerância à salinidade, baseando-se na redução do crescimento ou produtividade.

Redução da produção (%)	Classificação
0 – 20	Tolerante (T)
20 – 40	Moderadamente tolerante (MT)
40 – 60	Moderadamente sensível (MS)
> 60	Sensível (S)

Fonte: Fageria, Soares Filho e Gheyi (2010)

3.4 Parâmetros de trocas gasosas e teores relativos de clorofila

As medidas de fotossíntese líquida, transpiração, condutância estomática e concentração interna de CO₂ foram realizadas no período da manhã (entre 9 e 11 h) aos 40 dias após o início dos tratamentos salinos. Essas medidas foram feitas utilizando-se um analisador de gás no infravermelho (IRGA, mod. LI-6400XT, LI-COR Inc., Lincoln, Nebraska, USA), acoplado a uma fonte de radiação artificial com intensidade ajustada para 1.200 $\mu\text{mol.m}^{-1}.\text{s}^{-1}$. As determinações foram feitas na primeira folha completamente expandida, a partir do ápice, sendo utilizada apenas uma planta por vaso.

Os teores relativos de clorofila foram determinados no mesmo dia em que foi realizada as leituras de trocas gasosas, por meio de método não destrutivo, com o auxílio de um medidor de clorofila portátil (SPAD-502, Minolta, Osaka, Japão). As medidas foram realizadas nas mesmas folhas utilizadas para medição das trocas gasosas. Em cada planta foi feita uma média de três leituras ao longo da folha, e os resultados foram expressos em unidades arbitrárias, fornecidas pelo próprio aparelho.

3.5 Teor relativo de água e potencial osmótico foliar

No dia anterior ao da coleta, foi retirada a segunda folha completamente expandida, a partir da base, de uma das plantas de cada repetição, para a determinação do teor relativo de água e do potencial osmótico foliar.

O teor relativo de água foi determinado utilizando-se o método descrito por Slavick (1979), sendo utilizados 20 discos foliares (10 mm de diâmetro), os quais foram imediatamente pesados em balança analítica para a obtenção da massa fresca (MF). Os discos foliares foram transferidos para um recipiente com água destilada e deixados imersos por 6-7

horas. Em seguida, os discos foram removidos, colocados entre duas folhas de papel toalha, sendo levemente pressionados para eliminação do excesso de água e pesados novamente para a obtenção da massa túrgida (MT). Logo após, os discos foram colocados em sacos de papel e colocados pra secar em estufa a 70° por 48 h para a obtenção da massa seca do material (MS). O teor relativo de água foi calculado pela equação: $TRA(\%) = 100[(MF - MS)/(MT - MS)]$.

O potencial osmótico foi determinado utilizando-se o tecido foliar remanescente após retirada dos discos foliares para a determinação do TRA, o qual foi mantido em freezer a -25°C até sua utilização. O material foi prensado em uma seringa descartável, obtendo-se um líquido que foi centrifugado a 12.000 g por 10 min, a 4°C. Em seguida, uma alíquota de 10 µl foi retirada e utilizada na determinação do potencial osmótico com o auxílio de um micro-osmômetro de pressão de vapor (VAPRO 5520, Wescor, Logan Utah USA). Os valores do potencial osmótico foram expressos em MPa.

3.6 Determinação dos solutos inorgânicos em folhas e raízes

3.6.1 Preparo dos extratos

Os extratos brutos foram preparados de acordo com o método de Rinner *et al.*, (2012). A proporção entre a massa do tecido liofilizado e o volume de água desionizada para preparação dos extratos, de cada coleta, foi de 50 mg de folha ou raiz para 5 mL de água desionizada. Em tubos de ensaio, foram adicionados separadamente os pós liofilizados de folhas ou raízes e água desionizada. As amostras foram, então, agitadas vigorosamente e incubadas a 85°C por 30 min. Em seguida, as amostras foram centrifugadas a 4.000 x g, a 25°C, por 20 min, sendo o sobrenadante (extrato) coletado, filtrado e armazenado em frascos de vidro a -25°C para posterior uso.

3.6.2 Teores de Na⁺ e K⁺

Os teores de Na⁺ e de K⁺ foram determinados por fotometria de chama (MALAVOLTA; VITTI; OLIVEIRA, 1989), sendo efetuada uma leitura no fotômetro de chama para cada extrato devidamente diluído.

3.6.3 Teores de Cl^-

Os teores de Cl^- foram determinados segundo o método de Gaines, Parker e Gascho (1984). A 3,0 mL do extrato devidamente diluído, foram adicionados 0,5 mL da mistura de reação, formada por tiocianato de mercúrio $[\text{Hg}(\text{SCN})_2]$ a 13,2 mM, em metanol a 100%, e nitrato férrico $[\text{Fe}(\text{NO}_3)_3 \cdot 9\text{H}_2\text{O}]$ a 20,2% (p/v), em água desionizada, na proporção de 4:1. Os tubos foram agitados vigorosamente e deixados em repouso por 15 min. Os teores de Cl^- foram estimados por meio de leituras de absorbância em 460 nm, utilizando-se NaCl como padrão.

3.6.4 Teores de NO_3^-

O teor de NO_3^- foi determinado através do método do ácido salicílico (CATALDO *et al.*, 1975). A 0,1 mL do extrato, devidamente diluído, foram adicionados 0,2 mL de ácido salicílico a 5%, em ácido sulfúrico concentrado. Os tubos foram agitados e, em seguida, adicionados de 4,7 mL de NaOH a 2 M. Os tubos foram novamente agitados e deixados em repouso até a mistura de reação atingir a temperatura ambiente. Os teores de NO_3^- foram quantificados por leituras de absorbância em 410 nm, utilizando-se KNO_3 como padrão.

Os resultados de solutos inorgânicos foram expressos em $\mu\text{mol g}^{-1} \text{MS}$ e representam a média de cinco repetições, sendo cada extrato dosado em duplicata.

3.7 Determinação dos solutos orgânicos em folhas

Os teores de carboidratos, N-aminossolúveis e prolina foram determinados com o mesmo extrato usado para determinação dos solutos inorgânicos, descrito no item 3.6.1. Já para a determinação dos teores de proteínas solúveis, foi utilizado o mesmo extrato usado para a determinação das atividades das enzimas do estresse oxidativo que encontra-se descrito no item 3.9.1.

3.7.1 Carboidratos solúveis

A determinação dos carboidratos solúveis foi feita de acordo com Dubois *et al.* (1956), com algumas modificações. A 0,4 mL do extrato, devidamente diluído, foram adicionados 0,4 mL de fenol a 5% e 2,0 mL de ácido sulfúrico concentrado. A mistura foi agitada vigorosamente e deixada em repouso por 10 min para seu resfriamento. Em seguida,

as amostras foram submetidas à quantificação dos carboidratos solúveis por meio de leituras de absorvância em 490 nm. A curva padrão foi obtida utilizando-se a D(+) glicose anidra. Os resultados de carboidratos solúveis foram expressos em $\mu\text{mol g}^{-1}$ MS e representam a média de cinco repetições, sendo cada extrato dosado em duplicata.

3.7.2 N-aminossolúveis

Os teores de N-aminossolúveis foram determinados de acordo com o método de Yemm e Cocking (1955). Em tubos de ensaio, foram adicionados 0,5 mL do extrato, devidamente diluído, 0,25 mL de tampão citrato a 0,2 M (pH 5,0), 0,5 mL de KCN a 0,2 mM em metilcelosolve a 100% e 0,1 mL de ninhidrina a 5% em metilcelosolve 100%. Em seguida, os tubos foram fechados, agitados vigorosamente e colocados em banho-maria por 20 min, a 95°C. A reação foi interrompida abruptamente colocando os tubos em banho de gelo e, após resfriamento, foram adicionados 0,65 mL de etanol a 60%. Os teores de N-aminossolúveis foram estimados através de leituras de absorvância em 570 nm, com base em uma curva padrão ajustada a partir de concentrações crescentes de glicina. Os resultados de N-aminossolúveis foram expressos em $\mu\text{mol g}^{-1}$ MS e representam a média de cinco repetições, sendo cada extrato dosado em duplicata.

3.7.3 Proteínas solúveis

A determinação das proteínas solúveis foi realizada de acordo com o método descrito por Bradford (1976), utilizando-se o reagente do Coomassie. Este reagente foi preparado dissolvendo-se 100 mg de Coomassie Brilliant Blue G-250 (Sigma Chemical Company) em 50 mL de etanol a 95%, acrescidos de 100 mL de ácido fosfórico a 85%. O volume final da solução foi completado para 1 L com água desionizada e filtrado duas vezes. A uma alíquota de 0,1 mL do extrato, devidamente diluído, foi adicionado 1 mL do reagente de Bradford. A mistura foi deixada em repouso por 15 min para então serem submetidas à leitura de absorvância a 595 nm. Como padrão, foi utilizada a albumina de soro bovina. Os resultados foram expressos em mg g^{-1} MS e representam a média de cinco repetições, sendo cada extrato dosado em duplicata.

3.7.4 Prolina Livre

Os teores de prolina foram determinados de acordo com o método de Bates *et al.* (1973), que tem como base a reação com a solução de ninhidrina ácida (1,25 g de ninhidrina dissolvidos em 30 ml de ácido acético glacial e 20 mL de ácido fosfórico a 6 M). Em tubos de ensaio com tampas rosqueáveis, adicionaram-se 0,5 mL do extrato bruto, 0,5 mL de ninhidrina ácida e 0,5 mL de ácido acético glacial. Após isso, os tubos foram hermeticamente fechados e agitados vigorosamente, sendo a mistura aquecida em banho-maria a 100°C durante 1 h, para o desenvolvimento da cor. Em seguida, os tubos foram resfriados em banho de gelo por 10 min. para interromper a reação. Após o resfriamento adicionou-se 1 mL de tolueno aos tubos, os quais foram novamente agitados e deixados em repouso por alguns minutos. Após o repouso e formação de uma mistura bifásica, a fase superior (cromóforo + tolueno) foi retirada com o auxílio de uma pipeta Pasteur para a quantificação de prolina, que foi realizada através de leituras de absorvância em 520 nm, sendo o tolueno utilizado como branco. A curva padrão foi obtida utilizando-se L-prolina. Os teores de prolina livre foram expressos em $\mu\text{mol g}^{-1}$ MS e representam a média de cinco repetições, sendo cada extrato dosado em duplicata.

3.8 Atividades das enzimas do estresse oxidativo em folhas

3.8.1 Preparação dos extratos

O extrato usado para a determinação das atividades enzimáticas foi obtido através da homogeneização, em almofariz, de 1,0 g do pó liofilizado de folhas em 5,0 mL de tampão fosfato de potássio a 100 mM, pH 7,0, contendo EDTA a 0,1 mM, durante 4 min. O macerado foi filtrado em tecido de náilon de malha fina, agitado e centrifugado a 12.000 x g durante 15 min. Todos os procedimentos foram conduzidos a 4°C e o sobrenadante (extrato bruto) foi armazenado a -25°C até o momento das análises.

3.8.2 Dismutase do superóxido

A atividade da dismutase do superóxido (SOD) foi determinada de acordo com o método de Beauchamp e Fridovich (1971). Uma alíquota de 50 μL do extrato,

convenientemente diluído, foi adicionada a 1.450 μL da mistura de reação formada por metionina a 13 mM, azul de *p*-nitrotetrazólio (NBT) a 75 μM , EDTA a 100 mM e riboflavina a 2 μM , todos em tampão fosfato de potássio a 50 mM, pH 7,8. A reação foi conduzida a 25°C em uma câmara de reação revestida internamente com papel alumínio e iluminada com duas lâmpadas fluorescentes de 20 W, por 15 min (GIANNOPOLITIS; RIES, 1977). A atividade enzimática foi estimada através do aumento da absorbância em 560 nm, devido à produção de azul de formazana, resultante da fotorredução do NBT. Os resultados foram expressos em UA g^{-1} Prot, sendo uma UA (unidade de atividade enzimática) definida como sendo a quantidade de enzima necessária para causar 50% de inibição da fotorredução do NBT, no período de 15 min. Os resultados representam a média de cinco repetições, sendo cada extrato dosado em duplicata.

3.8.3 Catalase

A atividade da catalase (CAT) foi determinada de acordo com Havir e McHale (1987). Foram adicionados 150 μL do extrato enzimático a um meio de reação contendo 1290 μL de tampão fosfato de potássio a 100 mM, pH 7,0, contendo EDTA a 0,1 mM e 60 μL de H_2O_2 a 0,5 M. A reação foi realizada a 25°C e a atividade da enzima foi determinada pelo decréscimo na absorbância em 240 nm, devido ao consumo de H_2O_2 . Os resultados foram expressos em $\mu\text{mol H}_2\text{O}_2 \text{ min}^{-1} \text{ g}^{-1}$ Prot, usando-se para os cálculos o coeficiente de extinção molar do H_2O_2 ($36 \text{ M}^{-1} \text{ cm}^{-1}$), e representam a média de cinco repetições, sendo cada extrato dosado em duplicata.

3.8.4 Peroxidase do ascorbato

Para determinação da atividade da peroxidase do ascorbato (APX) foi utilizada a metodologia descrita por Nakano e Asada (1981). Para um volume final de 1,5 mL foram adicionados 300 μL do extrato enzimático a uma mistura de reação constituída de 50 μL de H_2O_2 a 30 mM e 50 μL de ascorbato a 15 mM, em 1100 μL de tampão fosfato de potássio a 50 mM, pH 6,0. A reação foi conduzida a 25°C, sendo a atividade da enzima determinada pela oxidação do ascorbato, medida pelo decréscimo na absorbância em 290 nm. Os resultados foram expressos em $\mu\text{mol H}_2\text{O}_2 \text{ min}^{-1} \text{ g}^{-1}$ Prot, usando-se para os cálculos o coeficiente de extinção molar de $2,8 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$ do ascorbato e a estequiometria da reação (dois moles de ascorbato para um mol de H_2O_2).

Para a determinação da atividade enzimática todos os extratos (repetições) foram dosados em duplicata. Os resultados representam a média de cinco repetições, sendo cada extrato dosado em duplicata.

3.9 Delineamento experimental e análise estatística

O delineamento experimental adotado para foi o de blocos casualizados (DBC), em esquema fatorial 5 x 4, composto por 5 tratamentos salinos (CEa a 0,5; 2,5; 5,0; 7,5 e 10,0 dS m⁻¹.) x 4 genótipos de sorgo (CSF 11, CSF15, P 76 e P 298) com cinco repetições, sendo cada uma constituída por duas plantas. Os dados foram submetidos à análise de variância pelo teste F a 5% de probabilidade e posteriormente à análise de regressão. O programa utilizado para a elaboração dos gráficos foi o SigmaPlot 11.0 e para as análises estatísticas foi utilizado o programa SISVAR 5.0.

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 Análise de crescimento

O crescimento das plantas de sorgo foi significativamente afetado pelo estresse salino. Na Tabela 3 nota-se que, além da salinidade, houve diferença significativa entre os genótipos estudados, sendo observada interação entre os dois fatores, para matéria seca de folhas (MSF), colmos + bainhas (MSC) e raízes (MSR), bem como para a relação entre a matéria seca da parte aérea (MSF + MSC) e a das raízes (MSPA/MSR).

Tabela 3 - Valores dos quadrados médios de matéria seca das folhas (MSF), dos colmos + bainhas (MSC) e das raízes (MSR) e da relação entre a matéria seca da parte aérea e das raízes (MSPA/MSR) de plantas de sorgo sacarino submetidas a níveis crescentes de salinidade.

Variáveis	Quadrado médio				
	Salinidade (S)	Genótipo (G)	(SXG)	Bloco	Resíduo
MSF	268,05**	64,66**	9,86**	2,63 ^{ns}	2,47
MSC	800,09**	93,76**	41,79**	14,31*	4,04
MSR	527,94**	4,64*	7,76**	1,97 ^{ns}	1,48
MSPA/MSR	50,92**	6,08**	2,38**	0,52 ^{ns}	0,49

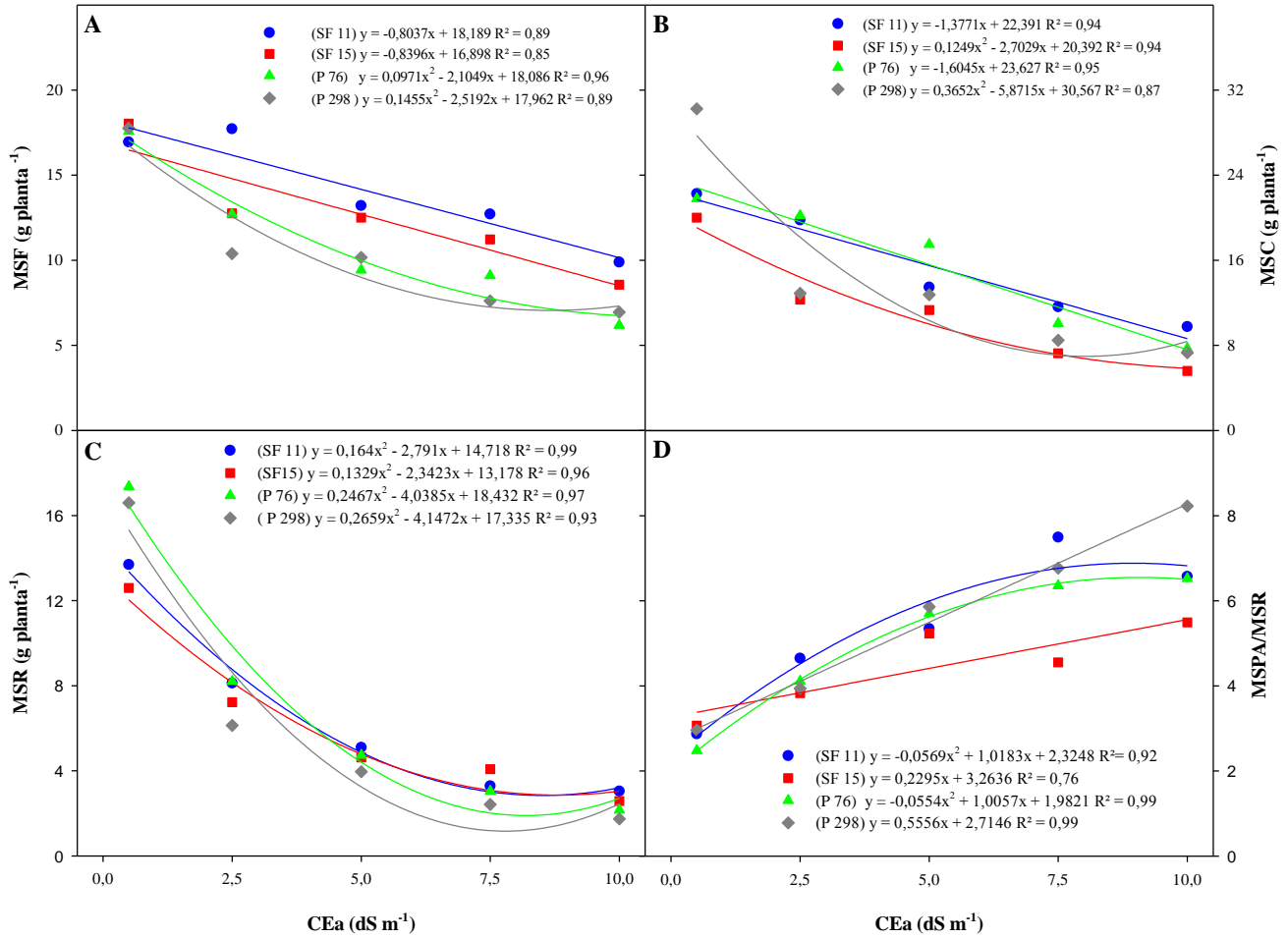
* Diferença significativa a 5% pelo teste F

** Diferença significativa a 1% pelo teste F

^{ns} não significativo

Com o aumento do nível de estresse salino, observou-se uma queda acentuada em todos os parâmetros de crescimento analisados (Figura 1A, B, C). Na MSF, por exemplo, todos os genótipos estudados foram afetados pela salinidade, porém o genótipo CSF11, acompanhado do CSF 15 foram os que apresentaram uma menor queda nesta variável, apresentando, na maior dose de salinidade, maiores valores em relação aos outros genótipos (Figura 1A). Respostas semelhantes foram encontradas na MSC e MSR, em que se observou uma nítida queda nessas variáveis na medida em que se elevou o nível de estresse (Figura 1B, C). Já para a relação MSPA/MSR, observou-se que essa relação foi aumentada com a salinidade em todos os genótipos estudados, no entanto o genótipo P 298 apresentou uma maior relação e o genótipo CSF 15 apresentou uma menor relação MSPA/MSR em

Figura 1- Matérias secas das folhas (MSF, A), dos colmos + bainhas (MSC, B) e das raízes (MSR, C) e relação entre a matéria seca da parte aérea e das raízes (MSPA/MSR, D) de quatro genótipos de sorgo forrageiro/sacarino (CSF 11, CSF 15, P 76 e P 298) submetidos a níveis crescentes de salinidade por 45 dias, expressos em termos de condutividade elétrica da água de irrigação (CEa).



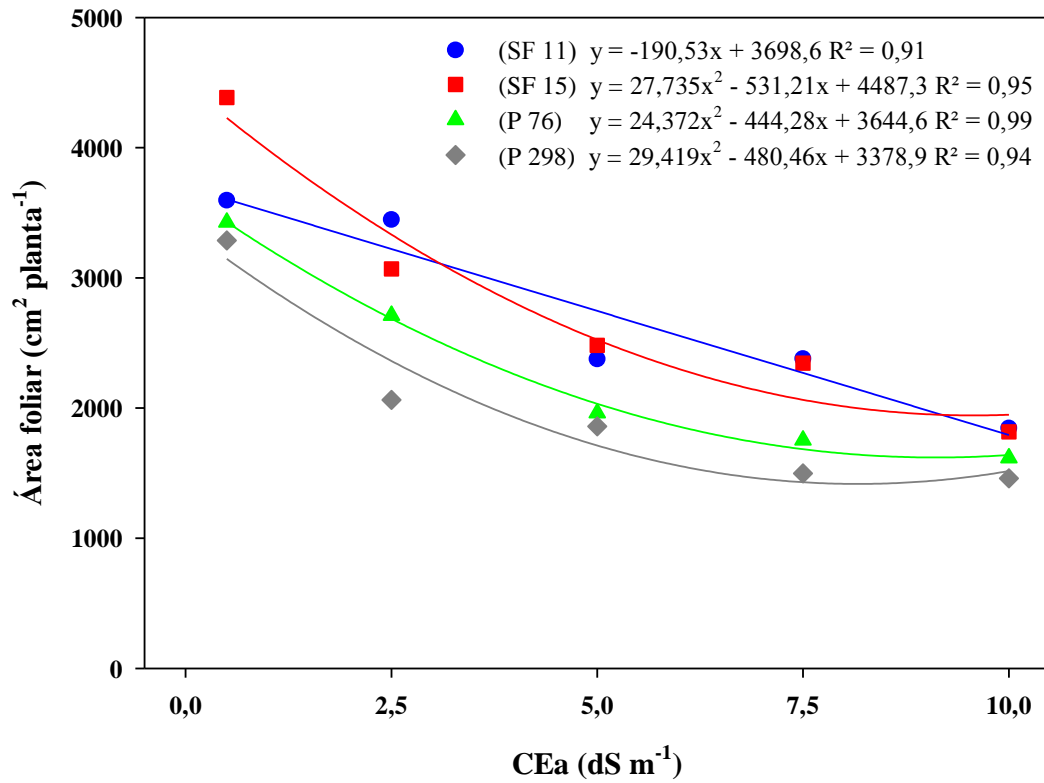
comparação com os outros genótipos quando submetidos ao maior nível de estresse salino (Figura 1D).

Estes resultados confirmam uma resposta típica de glicófitas à salinidade do meio externo que apresentam um significativo decréscimo da matéria seca dos diversos órgãos das plantas (ZHONGHUA *et al.*, 2011; FEIJÃO *et al.*, 2013). Outros autores também observaram reduções no crescimento de plantas de sorgo submetidas ao estresse salino (AQUINO *et al.*, 2007; SOUSA *et al.*, 2010; FREITAS *et al.*, 2011; MIRANDA *et al.*, 2013). De acordo com a maioria dos autores, a salinidade reduz o crescimento das plantas em decorrência dos efeitos osmóticos, tóxicos e nutricionais. No entanto, alguns estudos mais específicos têm demonstrado que a redução no crescimento é inicialmente afetada pelos efeitos osmóticos e posteriormente pelo acúmulo de íons tóxicos. Segundo Rhoades *et al.* (1992), o excesso de sais reduz o desenvolvimento da planta em razão do aumento de energia que precisa ser despendida para absorver água do solo, e ao ajustamento osmótico e bioquímico necessário para sobreviver sob estresse.

Neste experimento, observou-se um aumento gradual da relação MSPA/MSR com o aumento da salinidade na água de irrigação (Figura 1D). Esse aumento ocorreu, principalmente, em virtude da maior queda nos valores da MSR em relação às da MSF e MSC, o que indica que as raízes da planta de sorgo se mostraram mais sensíveis aos sais do que a parte aérea. No entanto, o aumento nessa relação pela salinidade não está de acordo com muitos estudos realizados em condições controladas ou em condições de campo, sendo aceito pela maioria dos autores que a parte aérea é normalmente mais sensível ao estresse salino (MUNNS; TESTER, 2008; MATOS *et al.*, 2013). Porém, maior redução no crescimento radicular de plantas expostas ao estresse salino foi também observada em outros genótipos de sorgo (SOUSA *et al.*, 2007), e também em arroz (CORREIA *et al.* 2005). Para diversos autores, maiores valores observados nessa relação sugerem ser uma característica importante como indicadora de tolerância ao estresse salino (AZEVEDO NETO; TABOSA, 2000; SOUSA *et al.*, 2014)

A salinidade inibiu a expansão da área foliar (AF) em todos os genótipos avaliados (Figura 2), porém observou-se que os genótipos P76 e P 298 foram os que apresentaram menores valores de AF em função dos níveis crescentes de estresse salino. Freitas *et al.* (2011) também observou reduções na AF de plantas de sorgo quando submetidas à média (CEa de 4,0 dS m⁻¹) e alta salinidade (CEa de 8,0 dS m⁻¹). Esse decréscimo da AF, possivelmente, representa um mecanismo de adaptação das plantas ao estresse salino por

Figura 2 – Área foliar de quatro genótipos de sorgo forrageiro/sacarino submetidos (CSF 11, CSF 15, P 76 e P 298) a níveis crescentes de salinidade por 45 dias, expressos em termos de condutividade elétrica da água de irrigação (CEa).



diminuir a superfície transpirante e, conseqüentemente, a perda de água por transpiração (TESTER; DAVENPORT, 2003). Porém isto reduz a fotossíntese e o acúmulo de biomassa nos órgãos da planta (PARIDA; DAS, 2005), como também foi observado no presente trabalho.

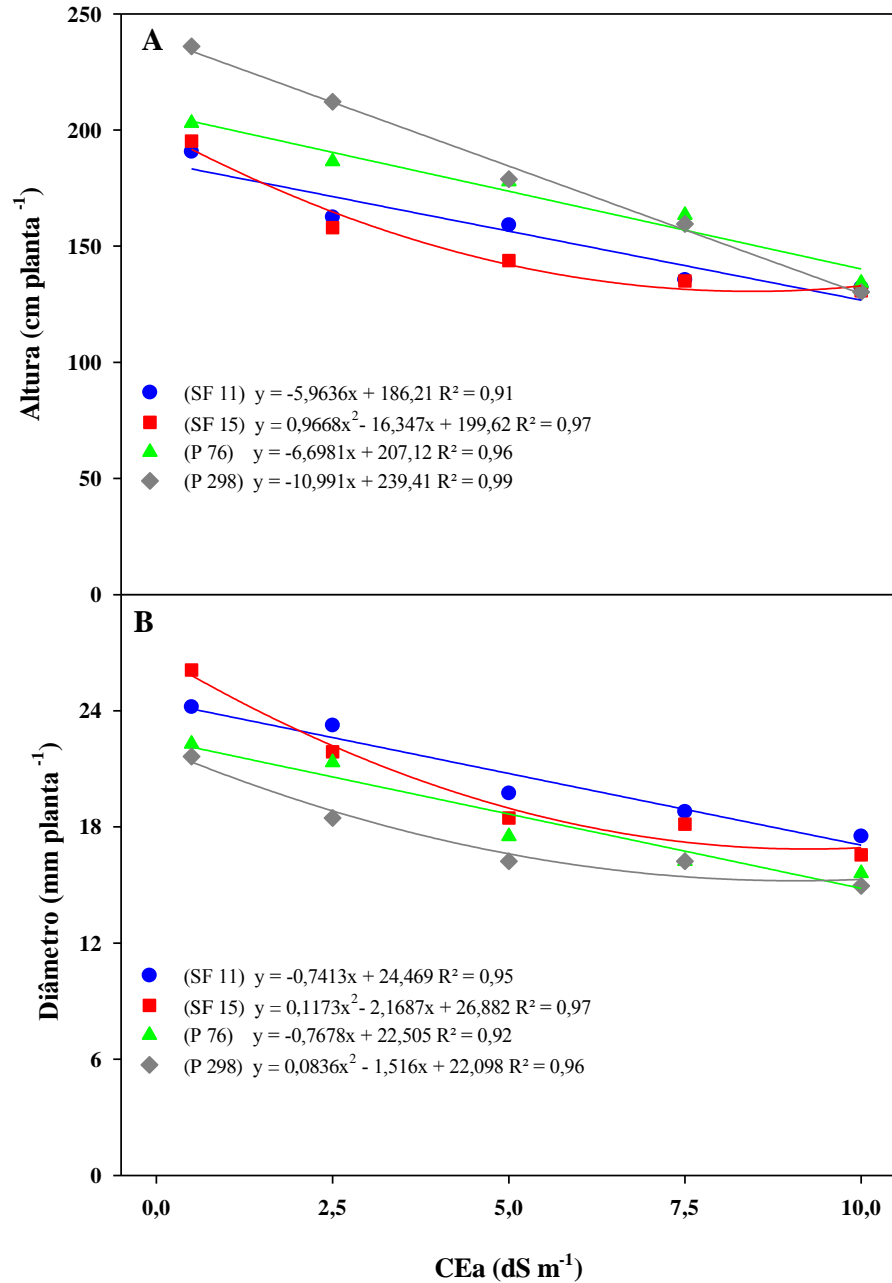
Assim como para as variáveis de crescimento já mencionadas, a altura da planta também foi bastante afetada pelo estresse salino, atingindo taxas decrescentes na medida em que se elevaram os níveis de estresse (Figura 3A). O genótipo P 298 foi o mais afetado pelo estresse salino, apresentando maior queda na altura das plantas quando submetidas a doses crescentes de salinidade. Como pode ser observado, esse genótipo apresentou maior altura em condições controle ($0,5 \text{ dS m}^{-1}$), porém na maior dose de sal (CEa de 10 dS m^{-1}) sua altura praticamente se igualou à dos outros genótipos. Segundo Jácome *et al.* (2003), o efeito mais comum da salinidade sobre as plantas, de maneira geral, é a limitação do crescimento, devido ao aumento da pressão osmótica do meio e, conseqüentemente redução da disponibilidade de água, afetando a divisão e o alongamento celular.

Quanto ao diâmetro do colmo observou-se que os genótipos apresentaram uma resposta bem semelhante à área foliar, no qual os genótipos P 76 e P 298 também expressaram os menores valores de diâmetro, enquanto que os genótipos CSF 11 e CSF 15 apresentaram os maiores valores no último nível de estresse salino, no entanto, nota-se que o genótipo CSF 15 foi o mais afetado pela salinidade, apresentando uma maior queda nos valores de diâmetro do colmo (Figura 3B).

4.2 Índices de tolerância à salinidade

Na tabela 4 encontra-se a classificação dos quatro genótipos de sorgo quanto à tolerância à salinidade, baseando-se na redução da matéria seca total (MST) em relação ao menor nível de estresse (controle). O genótipo CSF 11 apresentou as menores perdas percentuais, sendo classificado como tolerante para CEa de $2,5 \text{ dS m}^{-1}$ e moderadamente tolerante para a CEa de $5,0 \text{ dS m}^{-1}$. Para a CEa de $7,5 \text{ dS m}^{-1}$ esse genótipo foi classificado como moderadamente sensível e para o maior nível de estresse salino (CEa de $10,0 \text{ dS m}^{-1}$) foi classificado como sensível. A menor redução da MST obtida pelo genótipo pode estar relacionada à capacidade dessa espécie em desenvolver mecanismos de tolerância à salinidade, proporcionando sua melhor aclimação ao meio de cultivo salino.

Figura 3 - Diâmetro do colmo (A) e altura da planta (B) de quatro genótipos de sorgo forrageiro/sacarina (CSF 11, CSF 15, P 76 e P 298) submetidos a níveis crescentes de salinidade por 45 dias, expressos em termos de condutividade elétrica da água de irrigação (CEa).



Os genótipos CSF 15 e P 76 mostraram-se moderadamente tolerante para a CEa de 2,5 dS m⁻¹, moderadamente sensível para os níveis 5,0 e 7,0 dS m⁻¹ e sensível para a CEa de 10,0 dS m⁻¹, com reduções no crescimento de até 71,3% e 76,6% , respectivamente.

Ao contrário do observado para o genótipo CSF 11, o P 298 apresentou as maiores perdas percentuais de MST, com perdas de até 84,6% no mais alto nível de salinidade, sendo classificado como moderadamente tolerante à CEa de 2,5 dS m⁻¹, moderadamente sensível para a CEa de 5,0 dS m⁻¹ e para os maiores níveis de estresse (7,5 e 10,0 dS m⁻¹) esse genótipo foi classificado como sensível. É possível que a redução no crescimento dos genótipos em estudo possa ser decorrente da toxidez de íons específicos como o sódio e o cloreto e do baixo potencial osmótico da solução do solo, causando estresse hídrico (MUNNS, 2002).

Tabela 4 - Redução percentual da massa seca total de plantas de quatro genótipos de sorgo, submetidas a níveis crescentes de salinidade.

Genótipos	Equações	R ²	Redução em relação ao controle (0,5 dS m ⁻¹) (%)			
			2,5 dS m ⁻¹	5,0 dS m ⁻¹	7,5 dS m ⁻¹	10,0 dS m ⁻¹
CSF 11	y = 6,1512x + 0,3609	0,95	15,7 ^T	31,1 ^{MT}	46,5 ^{MS}	61,9 ^S
CSF 15	y = 6,278x + 8,5023	0,88	24,2 ^{MT}	40,0 ^{MS}	55,6 ^{MS}	71,3 ^S
P 76	y = 7,3021x + 3,5994	0,96	21,85 ^{MT}	40,1 ^{MS}	58,4 ^{MS}	76,6 ^S
P 298	y = 6,8452x + 16,149	0,75	33,26 ^{MT}	50,4 ^{MS}	67,5 ^S	84,6 ^S

T, MT, MS e S – Tolerante, moderadamente tolerante, moderadamente sensível e sensível, respectivamente. Classificação segundo Fageria, Soares Filho e Gheyi (2010).

4.3 Trocas gasosas e teor relativo de clorofila

A tabela 5 apresenta a análise de variância para as trocas gasosas de sorgo sacarino. Foi observado que todas as variáveis de trocas gasosas (*gs*, *E*, *A*, *Ci*) foram significativamente afetadas pela salinidade e pelos genótipos estudados, havendo também interação entre os dois fatores (salinidade x genótipo).

Tabela 5 - Valores dos quadrados médios da condutância estomática (g_s), transpiração (E), fotossíntese (A), concentração interna de CO_2 (C_i) e do teor relativo de clorofila (SPAD) de plantas de sorgo sacarino submetidas a níveis crescentes de salinidade.

Variáveis	Quadrado médio			
	Salinidade (S)	Genótipo (G)	(SXG)	Resíduo
g_s	0,0176**	0,0025**	0,0014**	0,0003
E	16,48**	2,72**	1,45**	0,39
A	478,52**	17,28*	34,44**	5,11
C_i	724,72**	121,08**	86,83**	29,67

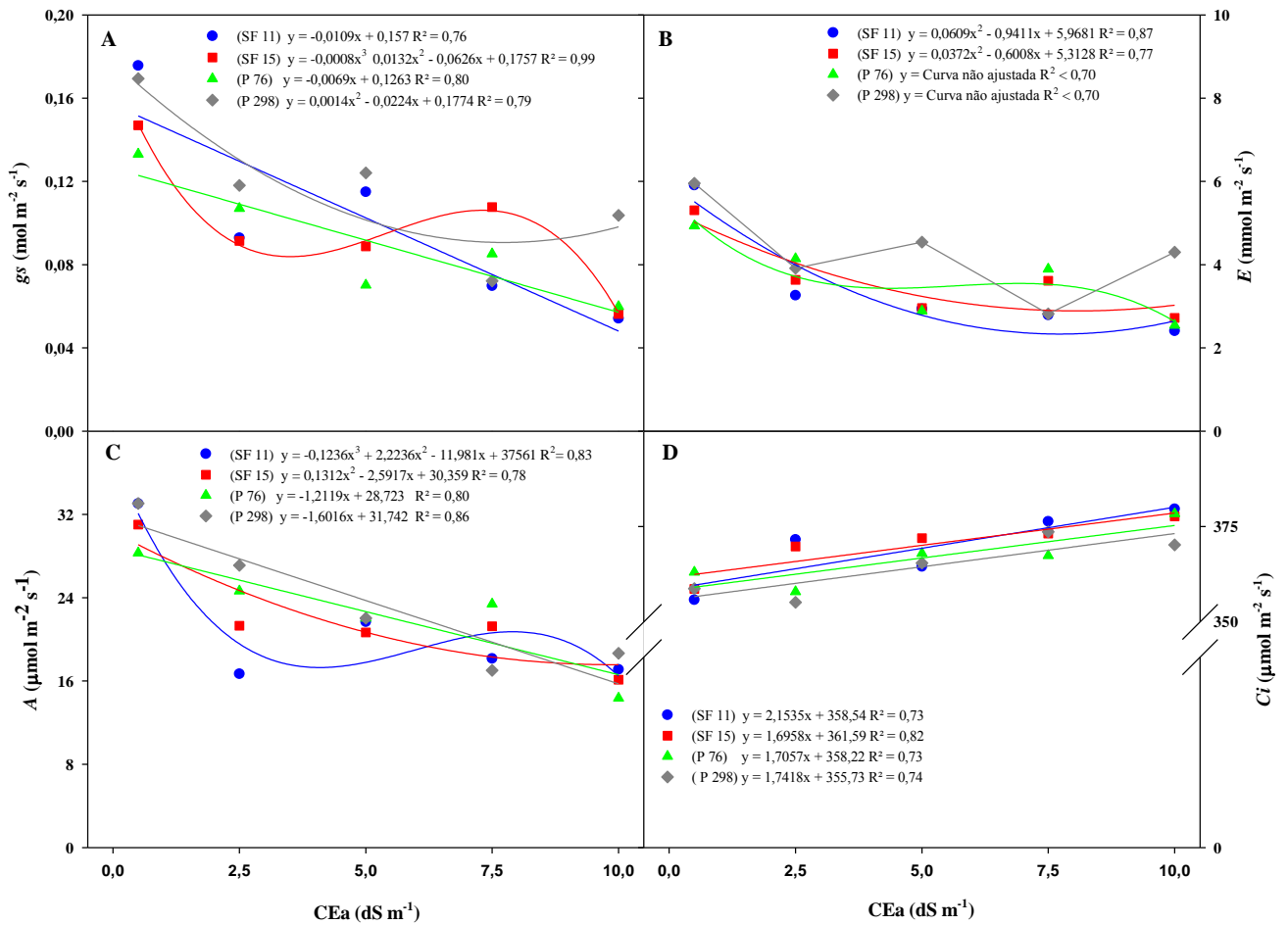
* Diferença significativa a 5% pelo teste F

** Diferença significativa a 1% pelo teste F

^{ns} não significativo

O crescimento das plantas é resultado da integração de vários processos fisiológicos, sendo a fotossíntese um dos mais dominantes. Tanto a fotossíntese como o crescimento celular são processos primariamente afetados por estresses abióticos, como a seca e a salinidade (PARIDA; DAS, 2005). Neste trabalho, observou-se que, de maneira geral, as trocas gasosas decresceram à medida que aumentaram os níveis de salinidade dos tratamentos, com exceção da concentração interna de CO_2 (C_i). A condutância estomática (g_s), por exemplo, sofreu uma queda com o aumento da salinidade em todos os genótipos avaliados, (Figura 4A). De maneira semelhante, pode-se afirmar que a taxa de transpiração (E) também diminui com a salinidade em todos os genótipos estudados, (Figura 4B). Quanto à taxa fotossintética (A) das plantas, observa-se que os genótipos de sorgo foram afetados pelas doses crescentes de salinidade, apresentando uma diminuição dessas taxas com o aumento dos teores de sais na água de irrigação (Figura 4C). Em relação à concentração interna de CO_2 , os genótipos de sorgo responderam de forma bem similar quando submetidos a níveis crescentes de salinidade, no qual todos os genótipos apresentaram um ligeiro aumento linear dessa variável à medida que aumentaram os níveis de salinidade da água de irrigação (Figura 4D). Elevações na C_i no interior das folhas indicam que o CO_2 não está sendo utilizado para a síntese de açúcares pelo processo fotossintético, com acúmulo deste gás, indicando que algum fator não estomático está interferindo nesse processo (LARCHER, 2006).

Figura 4 - Condutância estomática (g_s , A), transpiração (E , B), fotossíntese (A, C) e concentração interna de CO_2 (C_i , D) de quatro genótipos de sorgo forrageiro/sacarino (CSF 11, CSF 15, P 76 e P 298) submetidos a níveis crescentes de salinidade expressos em termos de condutividade elétrica da água de irrigação (CEa). Medição realizada após 40 dias de estresse.



Aquino *et al.* (2007) também verificaram uma diminuição dos parâmetros fotossintéticos em plantas de sorgo com 40 dias sob estresse salino. Vários outros autores constataram a limitação dos parâmetros fotossintéticos em função do aumento da salinidade, como em pinhão-manso (SILVA *et al.*, 2011), citrus (LOPÉZ-CLIMENT *et al.*, 2008), feijão-de-corda (ASSIS JUNIOR *et al.*, 2007) e cajueiro anão-precoce (BEZERRA *et al.*, 2003). Em adição ao decréscimo dos parâmetros fotossintéticos podemos constatar que a diminuição na área foliar (Figura 2), causada pelos crescentes níveis de salinidade, diminuiu consideravelmente a área destinada ao processo fotossintético, tornando menor a capacidade produtiva dos genótipos.

Na figura 5 pode ser observado que os teores relativos de clorofila tiveram um discreto aumento quando as plantas foram submetidas a níveis crescentes de salinidade, sendo que tanto na condição controle como na condição de estresse, o genótipo P 76 seguido do P 298 foram os que apresentaram os maiores valores de índice SPAD em comparação com os outros genótipos. De modo geral, as plantas quando são submetidas a estresses abióticos apresentam reduções no conteúdo de clorofila (DEBOUBA *et al.*, 2006). Entretanto, também podem ocorrer aumentos na concentração de clorofilas dependendo do nível de sal no qual a planta está exposta (MA *et al.*, 1997). Jamil *et al.* (2007) afirmam que normalmente ocorre redução nos teores de clorofila em plantas sensíveis à salinidade, enquanto que ocorre o inverso em plantas mais tolerantes. Porém, Coelho (2013), trabalhando também com genótipos de sorgo forrageiro, verificou que a salinidade não afetou os teores de clorofila dos genótipos avaliados, em que os níveis de clorofila permaneceram praticamente constantes nessas plantas. Graciano *et al.* (2011), por sua vez, também verificaram que houve incremento nos teores de clorofila de folhas de amendoim com o aumento da salinidade, sendo relacionado como um mecanismo compensatório para manter o crescimento e a produção ao possibilitar o aumento da eficiência fotossintética.

4.4 Potencial osmótico foliar e teor relativo de água

Na tabela 6 encontra-se a análise de variância para o potencial osmótico e o teor relativo de água de plantas de sorgo sacarino. Observou-se que houve efeito isolado da salinidade e do genótipo para o potencial osmótico das plantas, não havendo efeito conjunto entre os tratamentos. Já para o teor relativo de água não houve efeito significativo dos tratamentos estudados.

Figura 5 – Teores relativos de clorofila de quatro genótipos de sorgo forrageiro/sacarino (CSF 11, CSF 15, P 76 e P 298) submetidos a níveis crescentes de salinidade, expressos em termos de condutividade elétrica da água de irrigação (CEa). Medição realizada após 40 dias de estresse.

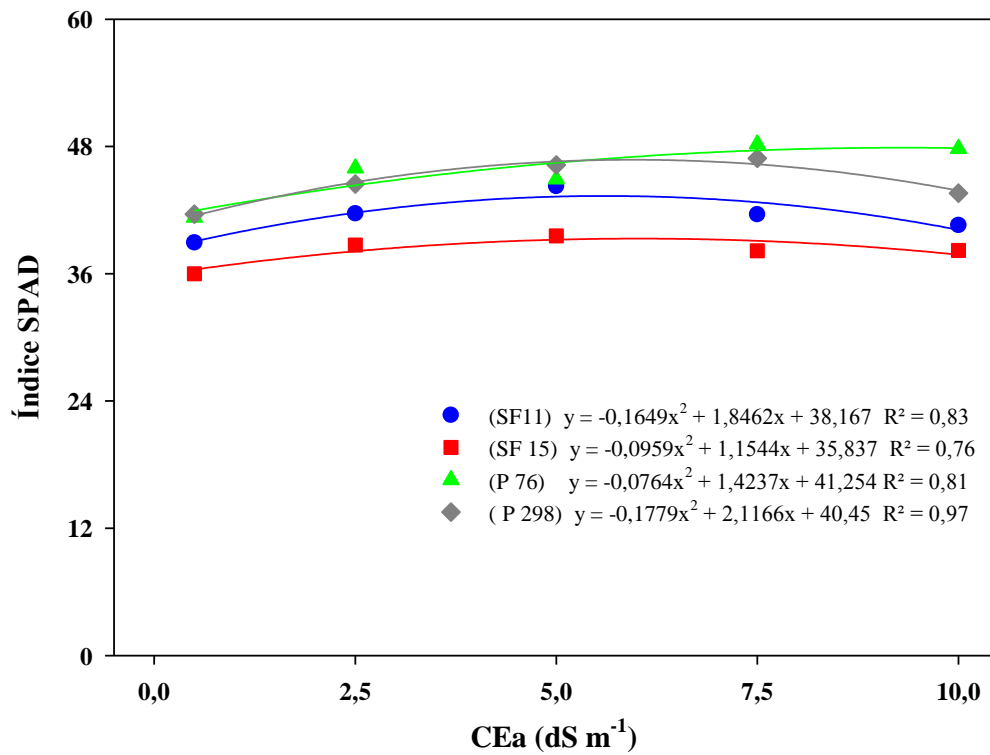


Tabela 6 - Valores dos quadrados médios do potencial osmótico (Ψ_s) e do teor relativo de água (TRA) de plantas de sorgo sacarino submetidas a níveis crescentes de salinidade.

Variáveis	Quadrado médio			
	Salinidade (S)	Genótipo (G)	(SXG)	Resíduo
Ψ_s	0,3919 ^{**}	0,3997 ^{**}	0,0161 ^{ns}	0,088
TRA	3,71 ^{ns}	3,19 ^{ns}	3,52 ^{ns}	8,22

* Diferença significativa a 5% pelo teste F

** Diferença significativa a 1% pelo teste F

^{ns} não significativo

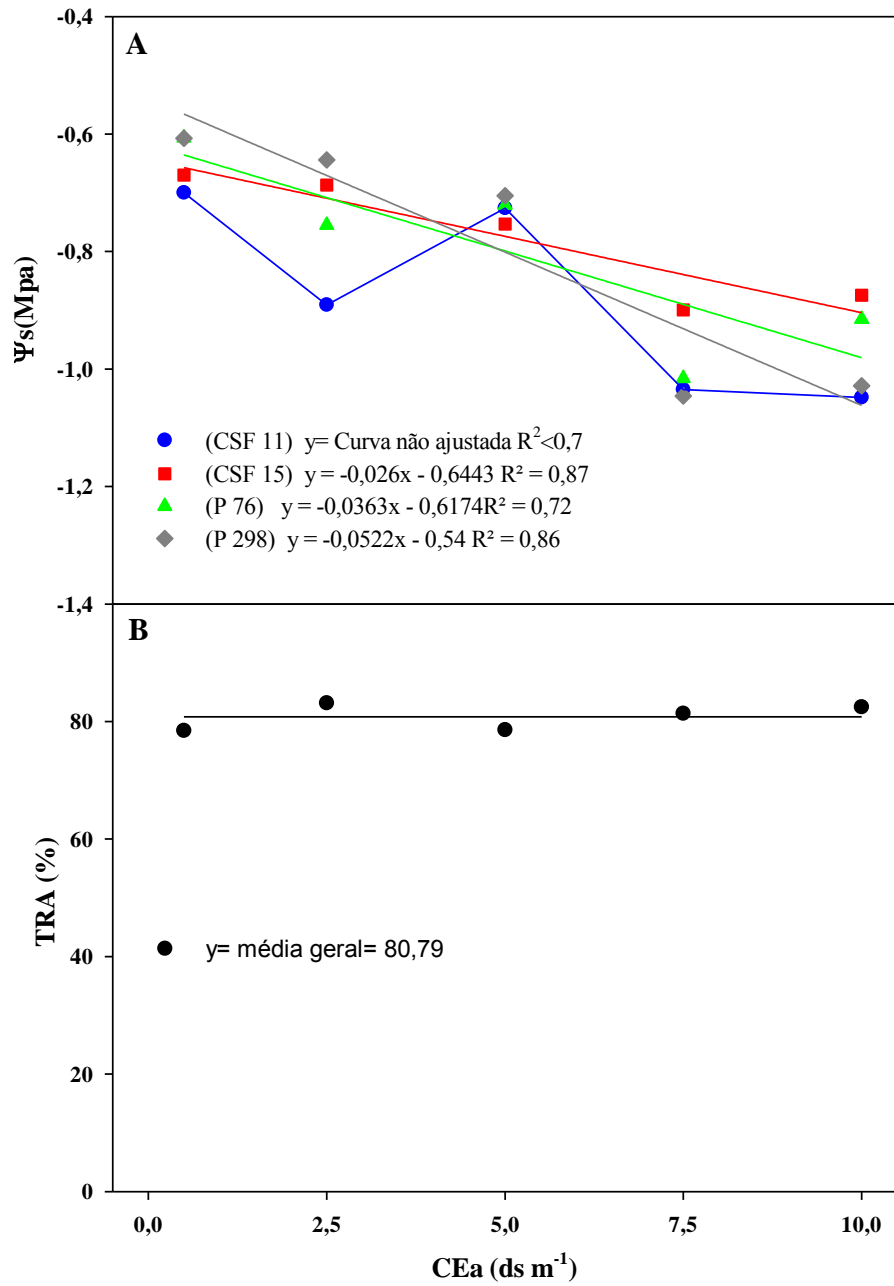
Os efeitos da salinidade no potencial osmótico foliar de genótipos de sorgo são apresentados na Figura 6A. De maneira geral, o estresse salino acarretou uma redução do potencial osmótico foliar em todos os genótipos estudados. Foi observado que as plantas apresentaram uma redução linear do potencial osmótico devido às doses crescentes de sais na água de irrigação, com exceção do genótipo CSF 11 que apresentou um aumento do potencial osmótico quando as plantas foram irrigadas com água salina com CEa de 5,0 dS m⁻¹. Oliveira *et al.* (2013) também verificou reduções no potencial osmótico foliar em plantas de duas espécies de sorgo forrageiro, quando elas foram submetidas a cinco tratamentos salinos.

A redução do potencial osmótico foliar em plantas sob estresse salino tem como principal causa a absorção dos íons Na⁺ e Cl⁻, em associação com diferentes classes de solutos orgânicos que são acumulados e contribuem para o ajustamento osmótico (STRANGE, 2004; SILVEIRA *et al.*, 2009)

O teor relativo de água (TRA) nas folhas não foi afetado pela salinidade e nem foram observadas diferenças entre os genótipos estudados, os quais atingiram valores médios em torno de 81% (Figura 6B). Outros autores trabalhando com níveis de estresse salino semelhantes aos aqui utilizados, também observaram que o TRA não foi alterado pela salinidade (CAMARGO *et al.*, 2008; FERREIRA-SILVA, 2008), o que sugere que as plantas desenvolvem efetivos mecanismos de ajustamento osmótico, através da compartimentalização de íons tóxicos no vacúolo ou pela síntese de solutos orgânicos no citosol. Através desse ajustamento, as plantas conseguem manter altos valores de TRA, associados a baixos valores de potencial hídrico foliar (BONIFACIO, *et al.*, 2014).

Figura 6- Potencial osmótico foliar (Ψ_s , A) e teor relativo de água (TRA, B) de quatro genótipos de sorgo forrageiro/sacarino (CSF 11, CSF 15, P 76 e P 298) submetidos a níveis

crecentes de salinidade por 45 dias, expressos em termos de condutividade elétrica da água de irrigação (CEa).



4.5 Solutos inorgânicos

4.5.1 Teores de Na⁺, K⁺ e relação Na⁺/K⁺

Os teores de Na⁺, K⁺ e relação Na⁺/K⁺ em folhas e raízes de sorgo sacarino foram significativamente afetados pela salinidade e pelos genótipos estudados, sendo também observada interação entre os dois fatores (Tabela 7).

Tabela 7 - Valores dos quadrados médios dos teores de Na⁺, K⁺ e relação Na⁺/K⁺ de plantas de sorgo sacarino submetidas a níveis crescentes de salinidade.

Variáveis	Quadrado médio				
	Salinidade (S)	Genótipo (G)	(SXG)	Bloco	Resíduo
<i>Folha</i>					
Na ⁺	12278,74**	4396,67**	2642,77**	586,59 ^{ns}	704,60
K ⁺	94406,72**	59901,21**	36158,46**	2814,0 ^{ns}	4620,16
Na ⁺ /K ⁺	0,090**	0,010*	0,012**	0,001 ^{ns}	0,002
<i>Raiz</i>					
Na ⁺	2821206,0**	325098,93**	83360,20*	321,89,97 ^{ns}	27790,60
K ⁺	10830,51**	4871,35**	10075,88**	418,11 ^{ns}	674,08
Na ⁺ /K ⁺	703,70**	59,83**	11,98**	3,09 ^{ns}	2,59

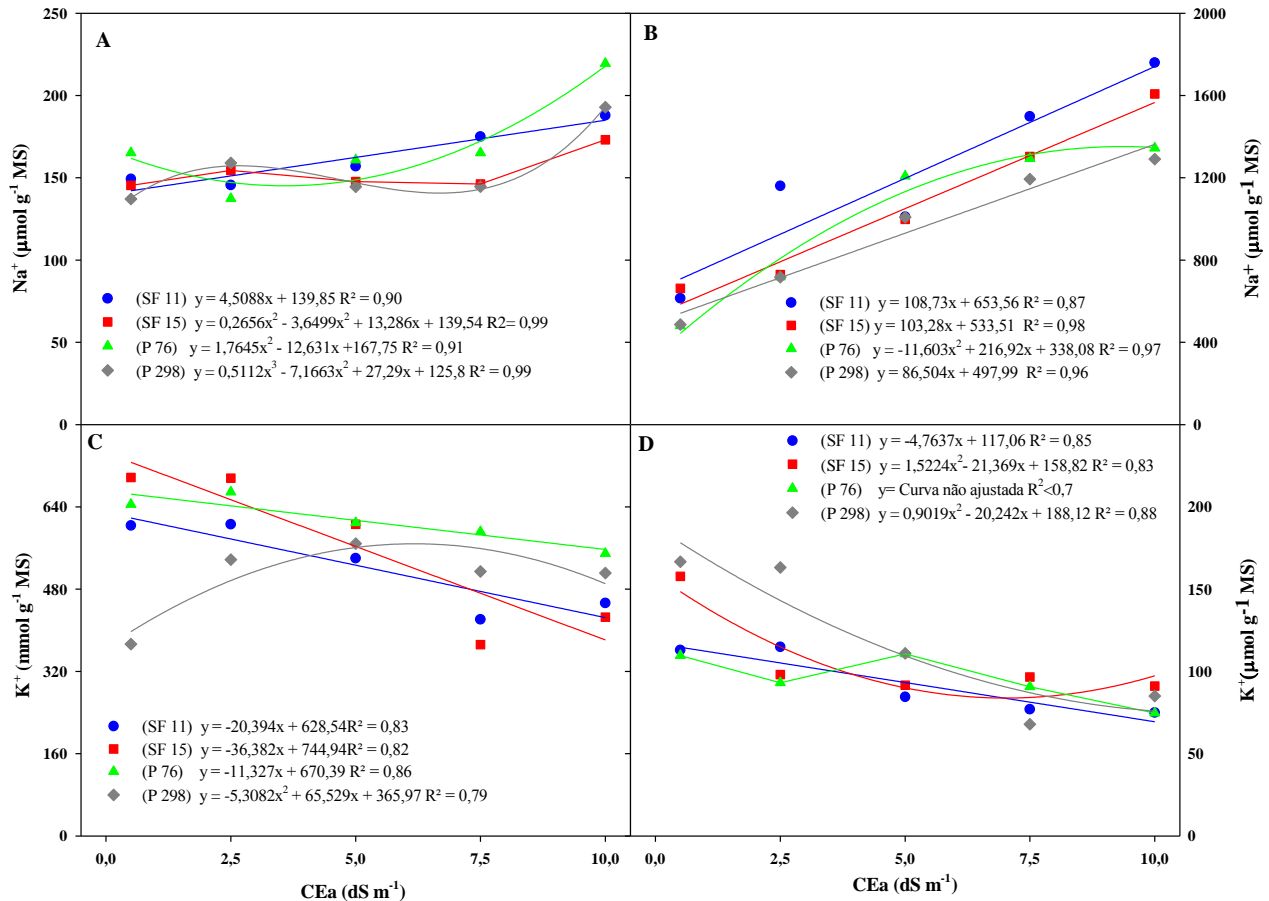
* Diferença significativa a 5% pelo teste F

** Diferença significativa a 1% pelo teste F

^{ns} não significativo

Como verificado, a salinidade afetou a absorção de íons Na⁺ e K⁺ dos diferentes genótipos de sorgo forrageiro (Figura 7). Nas folhas (Figura 7A), os teores de Na⁺ foram aumentados com os níveis crescentes de estresse, sendo que as plantas do genótipo P 76 apresentaram maiores teores desse íon quando submetidas ao mais alto nível de salinidade (CEa de 10 dS m⁻¹), apresentando um aumento de 34% em relação ao controle. Entretanto, o genótipo CSF 15 foi o que apresentou os menores teores de íon Na⁺ em suas folhas, apresentando um aumento de 29%, em relação ao tratamento de mais baixa salinidade (controle). Nas raízes, as concentrações de Na⁺ foram bem maiores em relação às folhas (Figura 7B). Observou-se que a salinidade aumentou os níveis de Na⁺ nas raízes em todos os

Figura 7 – Teores de Na^+ em folhas (A) e raízes (B) e de K^+ em folhas (C) e raízes (D) de quatro genótipos de sorgo forrageiro/sacarino (CSF 11, CSF 15, P 76 e P 298) submetidos a níveis crescentes de salinidade por 45 dias, expressos em termos de condutividade elétrica da água de irrigação (CEa).



genótipos estudados. Porém, ao contrário do que ocorreu nas folhas, os genótipos CSF 11 e CSF 15 foram os que apresentaram maiores teores de Na^+ nas raízes, enquanto que os genótipos P 76 e P 298 apresentaram os menores valores deste íon. Isto demonstra que os genótipos que acumularam mais Na^+ nas raízes apresentaram, portanto, menores teores deste íon na parte aérea das plantas.

Como já mencionado, um maior acúmulo de Na^+ foi observado nas raízes em comparação com as folhas. Isto demonstra a capacidade da planta de sorgo de controlar o transporte deste íon para os tecidos fotossintetizantes. Segundo Munns e Tester (2008), a habilidade das plantas em limitar a absorção e/ou transporte de íons da zona radicular para a parte aérea, evitando assim a sua acumulação em níveis que excedam a habilidade das células em compartimentá-los no vacúolo, constitui-se em um mecanismo de tolerância à salinidade em glicófilas. Sousa *et al.* (2010) e Freitas *et al.* (2011) também verificaram aumentos nos teores de Na^+ em plantas de sorgo submetidas a níveis crescentes de salinidade, sendo esse aumento mais significativo nas raízes.

Uma inadequada compartimentalização do Na^+ entre o citosol e o vacúolo leva a uma desidratação e conseqüente diminuição da turgescência da célula, o que pode provocar morte celular em folhas e ramos (MARSCHNER, 1995). Portanto, pode-se sugerir que a boa retenção desse íon nas raízes, associada a outros mecanismos de proteção, como por exemplo, a produção de altos níveis de antioxidantes (ASHRAF, 2002), podem contribuir para sua maior tolerância à salinidade.

Diferentemente do que foi observado com o Na^+ , o estresse salino reduziu, de maneira geral, os teores de K^+ em plantas de sorgo com o aumento da salinidade (Figura 7C). Em folhas, observou-se uma maior queda no teor de K^+ no genótipo CSF 15, sendo esta redução de 47% nas plantas submetidas ao mais alto nível de estresse salino, em comparação às plantas controle. Nas raízes, os teores de K^+ foram consideravelmente menores do que nas folhas, porém, também, se mostraram com valores decrescentes com o aumento da salinidade (Figura 7D). O genótipo P 298 apresentou maiores reduções nos teores de K^+ em comparação aos demais genótipos, enquanto que o genótipo CSF 15 foi o q apresentou maiores teores deste íon quando submetidos a diferentes níveis de estresse salino. Porém é interessante ressaltar que os genótipos CSF 11 e P 76 foram os que apresentaram menores reduções de K^+ ao elevar-se o nível de estresse nas plantas. As reduções desse soluto nas raízes podem sugerir uma maior translocação desse íon essencial para as folhas, a fim de assegurar um melhor ajustamento osmótico das mesmas, além de manter a capacidade fotossintética por sua importância na síntese de proteínas e ativação enzimática (TAIZ; ZEIGER, 2013).

Além do sorgo (NETONDO *et al.*, 2004; FREITAS *et al.*, 2011), reduções nos teores de K^+ nas folhas e nas raízes já foram encontrados em diversas outras culturas, tais como no milho (AZEVEDO NETO *et al.*, 2004; FEIJÃO *et al.*, 2013), pinhão manso (SILVA *et al.*, 2009), feijão-de-corda (ARAÚJO, 2011) e girassol (SILVA *et al.*, 2014).

Segundo Hasegawa *et al.* (2000), os teores de K^+ podem ter sido reduzidos pelas altas concentrações de Na^+ , em função do antagonismo que existe entre os dois íons. No entanto, Lacerda *et al.* (2006) afirmam que os teores de K^+ nas folhas de plantas estressadas podem aumentar ou diminuir, em função do tempo de estresse e da idade da folha analisada.

A relação Na^+ / K^+ em folhas e raízes foi significativamente aumentada com os níveis crescentes de salinidade em todos os genótipos de sorgo avaliados (Figura 8). Entretanto, observa-se que, nas folhas, os genótipos CSF 11 e CSF 15 foram os que apresentaram maiores valores desta relação no mais elevado nível de salinidade, sendo os aumentos, em relação aos controles, de 97% e 136% respectivamente (Figura 8A). Para as raízes, o genótipo CSF 11 também apresentou maiores relações Na^+ / K^+ . É possível observar que, para todos os genótipos, as raízes apresentaram uma maior relação Na^+ / K^+ em comparação com as folhas, devido ao maior acúmulo do íon Na^+ neste órgão da planta (Figura 8 B). Lacerda *et al.* (2001) trabalhando também com sorgo, observaram que, sob condições salinas, a relação Na^+ / K^+ foi quase duas vezes maior nos limbos foliares do genótipo sensível em relação ao tolerante.

4.5.2 Teores de Cl^- , NO_3^- e relação Cl^- / NO_3^-

Os níveis crescentes de salinidade e os diferentes genótipos afetaram significativamente os teores de Cl^- , NO_3^- e a relação Cl^- / NO_3^- em folhas e raízes de sorgo sacarino, porém não foi observado o efeito conjunto dos fatores para o teor de NO_3^- nas folhas (Tabela 8).

Na figura 9 estão representados os teores de Cl^- e NO_3^- em folhas e raízes de plantas de sorgo submetidas a níveis crescentes de salinidade. Observa-se que, de maneira geral, houve um incremento do íon Cl^- com o aumento da salinidade em todos os genótipos estudados. Nas folhas, por exemplo, os genótipos P 76 e P 298 apresentaram maiores teores de Cl^- no maior nível de estresse salino (CEa 10 dS m^{-1}) com aumentos de 57% e 36% em relação ao controle, respectivamente (Figura 9A). Os genótipos CSF 11 e CSF 15 apresentaram, portanto, menores teores deste íon em suas folhas, sendo que o conteúdo de Cl^- no genótipo CSF 15 permaneceu praticamente inalterado.

Figura 8 – Relação Na^+/K^+ em folhas (A) e raízes (B) de quatro genótipos de sorgo forrageiro/sacarina (CSF 11, CSF 15, P 76 e P 298) submetidos a níveis crescentes de salinidade por 45 dias, expressos em termos de condutividade elétrica da água de irrigação (CEa).

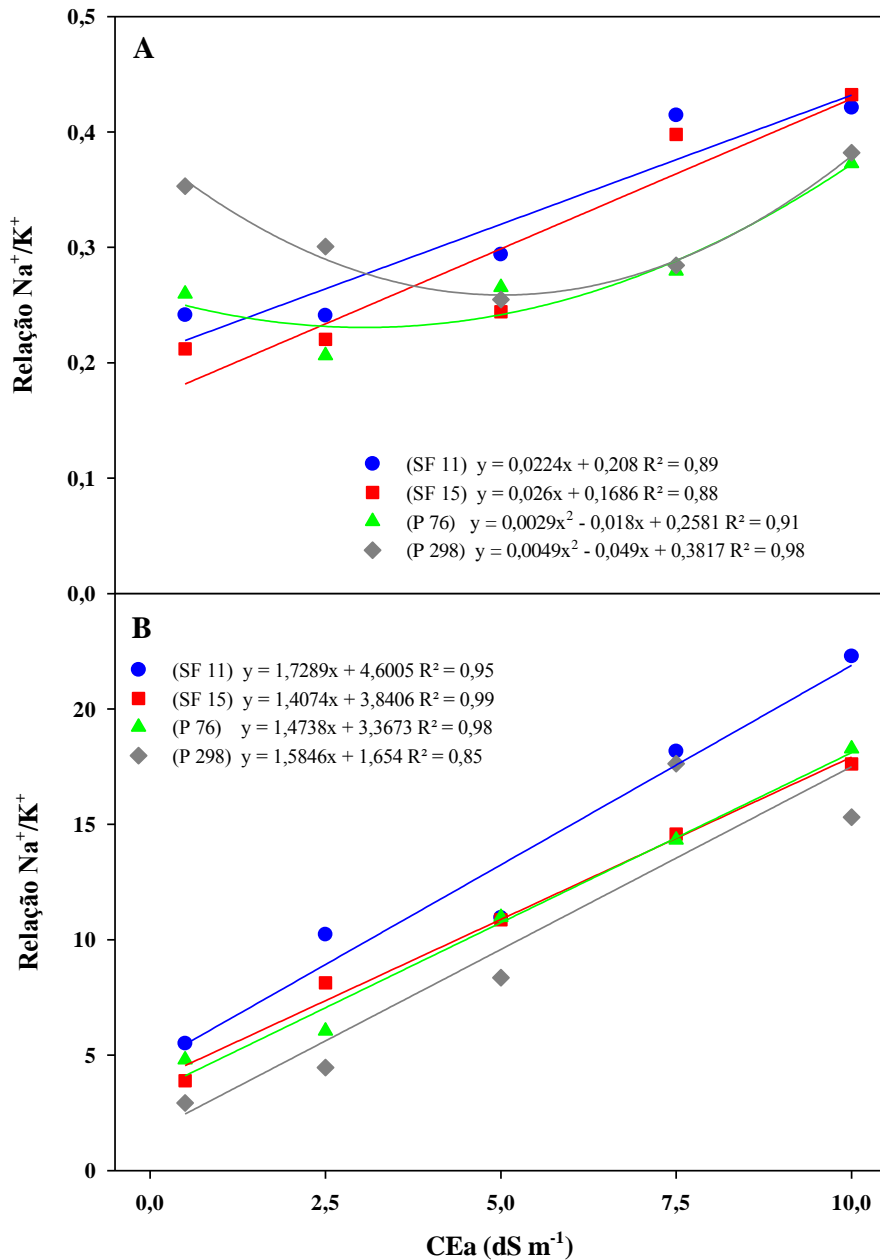


Figura 9 - Teores de Cl^- em folhas (A) e raízes (B) e teores de NO_3^- em folhas (C) e raízes (D) de quatro genótipos de sorgo forrageiro/sacarinao (CSF 11, CSF 15, P 76 e P 298) submetidos a níveis crescentes de salinidade por 45 dias, expressos em termos de condutividade elétrica da água de irrigação (CEa).

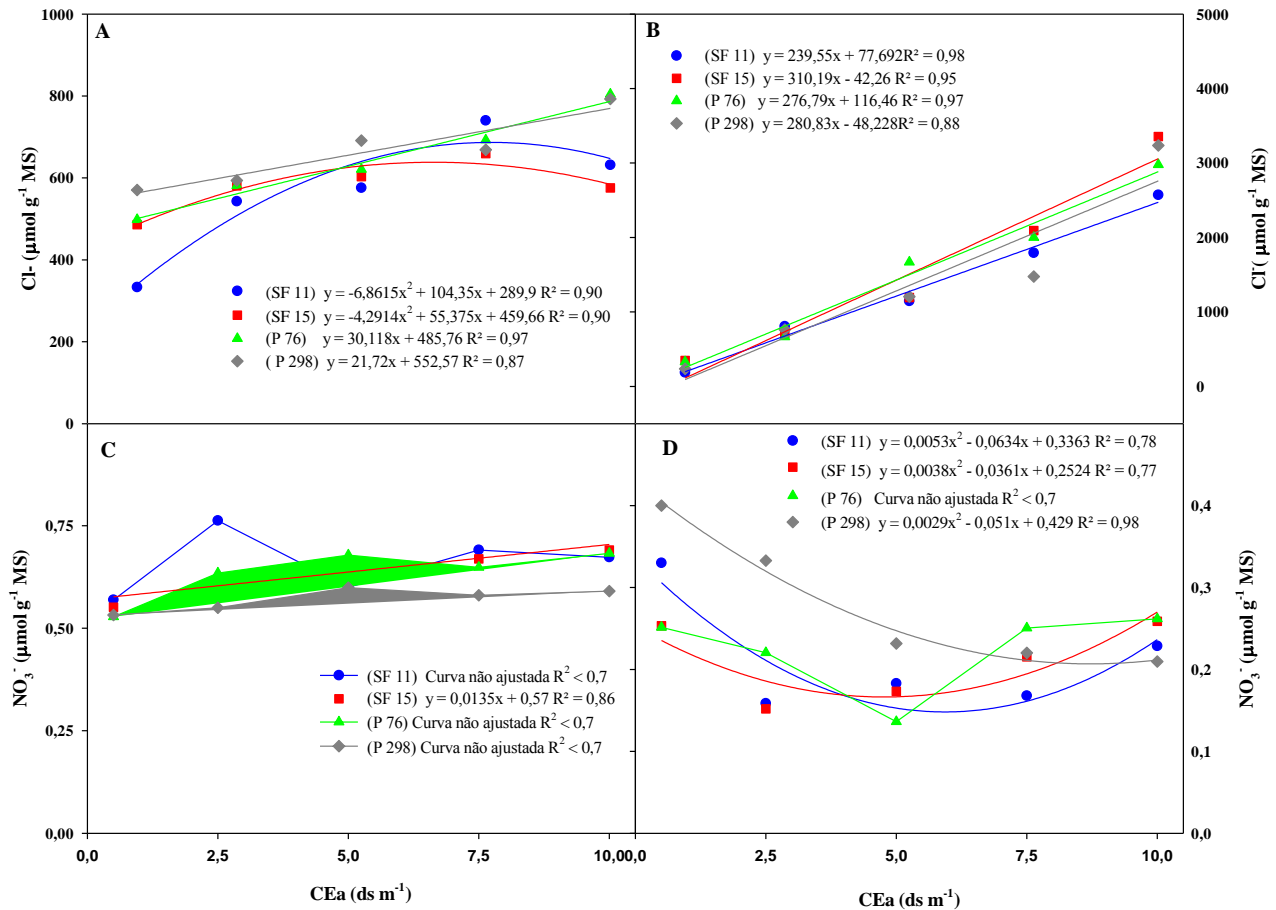


Tabela 8 - Valores dos quadrados médios dos teores de Cl^- , NO_3^- e relação $\text{Cl}^-/\text{NO}_3^-$ de plantas de sorgo sacarino submetidas a níveis crescentes de salinidade.

Variáveis	Quadrado médio				
	Salinidade (S)	Genótipo (G)	(SXG)	Bloco	Resíduo
<i>Folha</i>					
Cl^-	175888,71**	55087,86**	20458,53**	7500,94 ^{ns}	7962,94
NO_3^-	0,042**	0,036**	0,0087 ^{ns}	0,048 ^{ns}	0,005
$\text{Cl}^-/\text{NO}_3^-$	135276,25**	567917,71**	48466,87**	89084,82**	19046,37
<i>Raiz</i>					
Cl^-	22866562,4**	338271,59**	247834,55**	58,550,33 ^{ns}	43826,18
NO_3^-	0,046**	0,025**	0,013**	0,008**	0,001
$\text{Cl}^-/\text{NO}_3^-$	367909063,1**	8311759,9**	21504941,8**	2738447,4 ^{ns}	1228398,5

* Diferença significativa a 5% pelo teste F

** Diferença significativa a 1% pelo teste F

^{ns} não significativo

Em contraste com o observado nas folhas, os aumentos dos teores de Cl^- nas raízes foram bem mais expressivos nesta parte da planta, indicando um acúmulo maior deste íon nas raízes de plantas de sorgo (Figura 9B). Nesta parte da planta, observa-se que os genótipos se comportaram de maneira bem semelhante, apresentando aumentos lineares nos níveis crescentes de salinidade. No último nível de salinidade, as concentrações de Cl^- foram 8 a 12 vezes maiores em relação às plantas controle. Miranda *et al.* (2013), trabalhando também com plantas de sorgo forrageiro, verificou uma aumento considerável nos teores de Cl^- tanto na parte aérea como nas raízes de plantas submetidas a estresse salino com NaCl a 75 mM, porém, assim como observado neste trabalho, os aumentos nos teores de Cl^- foram bem mais pronunciados nas raízes do que na parte aérea das plantas.

Muitos trabalhos têm observado o acúmulo dos íons sódio e cloreto em plantas submetidas à salinidade (COSTA *et al.*, 2003; PRAXEDES *et al.*, 2010; CUNHA *et al.*, 2013), sendo os genótipos mais tolerantes ao estresse salino aqueles que apresentam menor acúmulo desse íon, principalmente na parte aérea (AMOR *et al.*, 2000; SANCHEZ *et al.*, 2002; JUAN *et al.*, 2005). O controle do transporte de íons (principalmente Na^+ e Cl^-) por intermédio das raízes tem sido proposto como uma característica importante de tolerância em glicófilas (MUNNS, 2002).

O conteúdo de NO_3^- em folhas e raízes de plantas de sorgo está representado na figura 9 (C e D). Nas folhas, é possível observar que, de maneira geral, todos os genótipos mantiveram suas concentrações de nitrato praticamente constantes, mesmo quando submetidos ao maior nível de salinidade, porém ao compararmos os genótipos, percebe-se que o P 298 apresentou os menores valores nos teores desse íon (Figura 9C). Já nas raízes, observa-se que os teores de nitrato foram reduzidos (genótipos P 298 e CSF 11) ou apresentaram pequenos aumentos (genótipos CSF 15 e P 76) no mais alto nível de salinidade da água de irrigação (Figura 9D). Nesse mesmo nível de salinidade, o genótipo P 298 apresentou menores concentrações de NO_3^- . Reduções graduais nos níveis de nitrato também foram observadas por Freitas *et al.* (2011) com a intensificação do estresse salino em plantas de algodão e sorgo.

O decréscimo da concentração de NO_3^- pode ser atribuída à competição entre o Cl^- e o NO_3^- pelos transportadores de NO_3^- (DEANE-DRUMOND, 1986) e/ou uma inativação dos transportadores de NO_3^- causada pelos efeitos tóxicos do estresse salino (LIN; SANDRA; SCHUMAKER, 1997).

A relação $\text{Cl}^-/\text{NO}_3^-$, de modo geral, foi gradativamente aumentada pelas doses crescentes de sais na água de irrigação, tanto nas folhas como nas raízes, em todos os genótipos estudados (Figura 10). Nas folhas, observa-se que o P 298, seguido do P 76 foram os genótipos que apresentaram maiores relações $\text{Cl}^-/\text{NO}_3^-$ no último nível de salinidade. Nas raízes, semelhantemente ao observado nas folhas, os maiores valores desta relação ocorreram no genótipo P 298. Feijão *et al.* (2013), avaliando o efeito do nitrato em plantas de milho submetidas à salinidade, também verificou aumentos nas relações $\text{Cl}^-/\text{NO}_3^-$ em todas as partes das plantas de milho avaliadas, porém foi observado que o aumento da concentração de NO_3^- no meio de cultivo reduziu a absorção e o acúmulo de Cl^- e, conseqüentemente, as relações $\text{Cl}^-/\text{NO}_3^-$.

4.6 Solutos orgânicos

Na tabela 9 se encontra a análise de variância para os dados de solutos orgânicos. Os teores de carboidratos solúveis foram afetados significativamente apenas pela salinidade. Já para os demais solutos (N-aminossolúveis, proteínas solúveis e prolina) houve efeito significativo da salinidade e dos genótipos estudados, ocorrendo também um efeito conjunto entre os fatores.

Figura 10 – Relação $\text{Cl}^-/\text{NO}_3^-$ em folhas (A) e raízes (B) de quatro genótipos de sorgo forrageiro/sacarina (CSF 11, CSF 15, P 76 e P 298) submetidos a níveis crescentes de salinidade por 45 dias, expressos em termos de condutividade elétrica da água de irrigação (CEa).

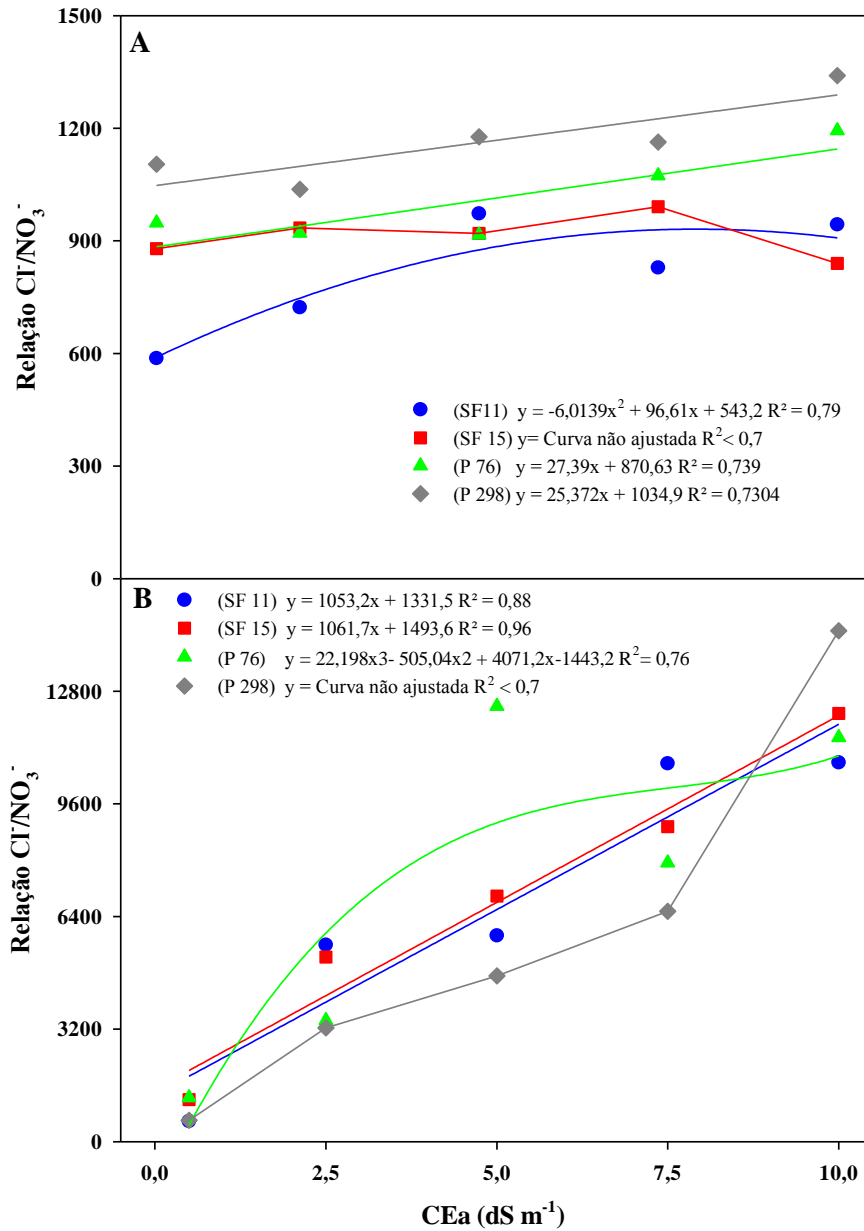


Tabela 9 - Valores dos quadrados médios de carboidratos solúveis, N-aminossolúveis, proteínas solúveis e prolina de plantas de sorgo sacarino submetidas a níveis crescentes de salinidade.

Variáveis	Quadrado médio				
	Salinidade (S)	Genótipo (G)	(SXG)	Bloco	Resíduo
Carboidratos	3045,60**	133,83 ^{ns}	60,99 ^{ns}	1364,02**	130,36
N-aminossolúveis	3106,24**	90,29**	61,82**	4,34 ^{ns}	11,67
Proteínas	17,93**	7,47**	4,53**	0,06 ^{ns}	0,09
Prolina	2,68**	1,48**	0,41**	0,06 ^{ns}	0,08

* Diferença significativa a 5% pelo teste F

** Diferença significativa a 1% pelo teste F

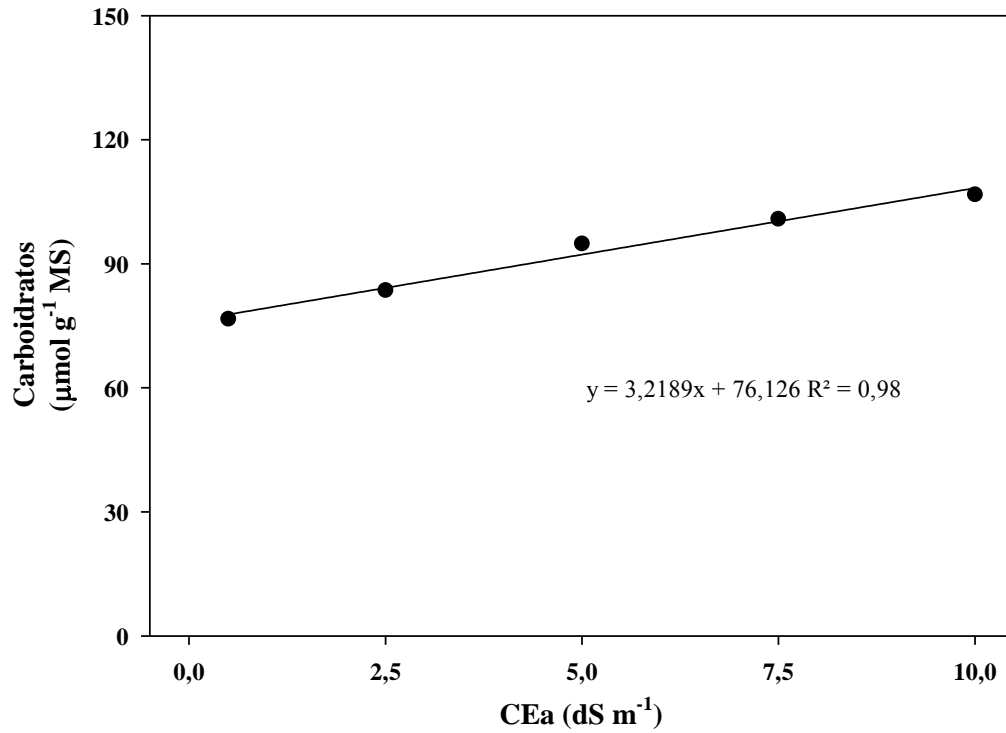
^{ns} não significativo

4.6.1 Carboidratos solúveis

A salinidade aumentou linearmente os teores de carboidratos solúveis em plantas de sorgo, porém não houve diferenças significativas entre os genótipos estudados, sendo assim, para esta análise, apenas uma curva de regressão representou a resposta de todos os genótipos ao estresse salino (Figura 11). Em comparação com as plantas controle, as plantas submetidas ao nível mais elevado de salinidade apresentaram um aumento de 39,3% nos teores deste soluto. Oliveira *et al.* (2013) também observaram aumentos nos teores de carboidratos solúveis em *Sorghum bicolor* submetidos a níveis crescentes de salinidade. Esses aumentos também foram constatados por Albuquerque *et al.* (2013) em folhas de feijão-de-corda que constataram um aumento linear dos teores desses osmólitos em resposta ao estresse salino.

Esse incremento nos teores de carboidratos solúveis sugere uma resposta da planta ao estresse, uma vez que seu acúmulo contribui para o ajustamento osmótico, reserva de carbono, além de atuar no combate aos radicais livres (PARIDA; DAS, 2005). De acordo com Koyro (2006) a habilidade da halófila *Plantago coronopus* (L.) para enfrentar a salinidade está relacionada com a manutenção de altos níveis de carboidratos solúveis, os quais serviriam tanto para o ajustamento osmótico como para estabilização de estruturas celulares, ou seja, funcionaria como um osmoprotetor.

Figura 11 – Teores de carboidratos solúveis em folhas de quatro genótipos de sorgo forrageiro/sacarino (CSF 11, CSF 15, P 76 e P 298) submetidos a níveis crescentes de salinidade por 45 dias, expressos em termos de condutividade elétrica da água de irrigação (CEa).



4.6.2 N-aminossolúveis

Os teores de N-aminossolúveis, para todos os genótipos de sorgo estudados, aumentaram linearmente com o aumento da salinidade (Figura 12). No mais alto nível de salinidade (CEa de 10 dS m⁻¹), os genótipos e CSF 11 e P 298 apresentaram maiores valores desse soluto em relação aos demais genótipos, apresentando aumentos de 260 e 286%, respectivamente, quando comparadas às plantas controle. Freitas *et al.* (2011) também observou aumentos na concentração desses solutos em plantas de sorgo no tratamento de mais alta salinidade (CEa 8,0 dS m⁻¹). Em contraste a esses resultados, Miranda *et al.* (2013) observou reduções nos teores de N-aminossolúveis na parte aérea de plantas de sorgo submetidas a dois tempos de estresse salino, independente da fonte de N utilizada (nitrato ou amônio).

O acúmulo de N-aminossolúveis, muitas vezes expressos como aminoácidos livres, em plantas sob estresse salino, é uma resposta frequentemente relatada, sendo observado tanto em espécies sensíveis como nas tolerantes aos sais (CHINNUSAMY; JAGENDORF; ZHU, 2005; DLUZNIIEWSKA *et al.*, 2007). No entanto, a função da maior parte dos aminoácidos livres acumulados permanece obscura, mas provavelmente grande parte desses compostos tenha papel relacionado à osmoproteção (DLUZNIIEWSKA *et al.*, 2007), ao suprimento de N ou para aliviar os efeitos do estresse oxidativo por eliminar espécies reativas de oxigênio (MANSOUR, 1998), podendo ainda funcionar como um dreno para o excesso de N acumulado devido à redução no crescimento (KANT *et al.*, 2007).

4.6.3 Proteínas solúveis

Na figura 13 estão representados os teores de proteínas solúveis de plantas de sorgo submetidas à salinidade. De modo geral, é possível afirmar que a salinidade aumentou os teores de proteínas solúveis nas plantas, porém esse aumento não foi tão expressivo como nos outros solutos orgânicos analisados, de modo que o genótipo CSF 11 apresentou aumentos no decorrer do estresse, entretanto, no mais alto nível de salinidade as plantas apresentaram os mesmos teores de proteínas em relação às plantas controle. Os genótipos CSF 15 e P 298 foram os que apresentaram maiores teores deste soluto quando submetidos ao maior nível de estresse salino. Aumentos nos teores de proteínas solúveis também foram detectados por Oliveira *et al.* (2006) na maioria dos genótipos de sorgo submetidos a níveis crescentes de salinidade. Contudo, Calvet *et al.* (2013), trabalhando com feijão de corda sob

Figura 12 - Teores N-aminossolúveis em folhas de quatro genótipos de sorgo forrageiro/sacarino (CSF 11, CSF 15, P 76 e P 298) submetidos a níveis crescentes de salinidade por 45 dias, expressos em termos de condutividade elétrica da água de irrigação (CEa).

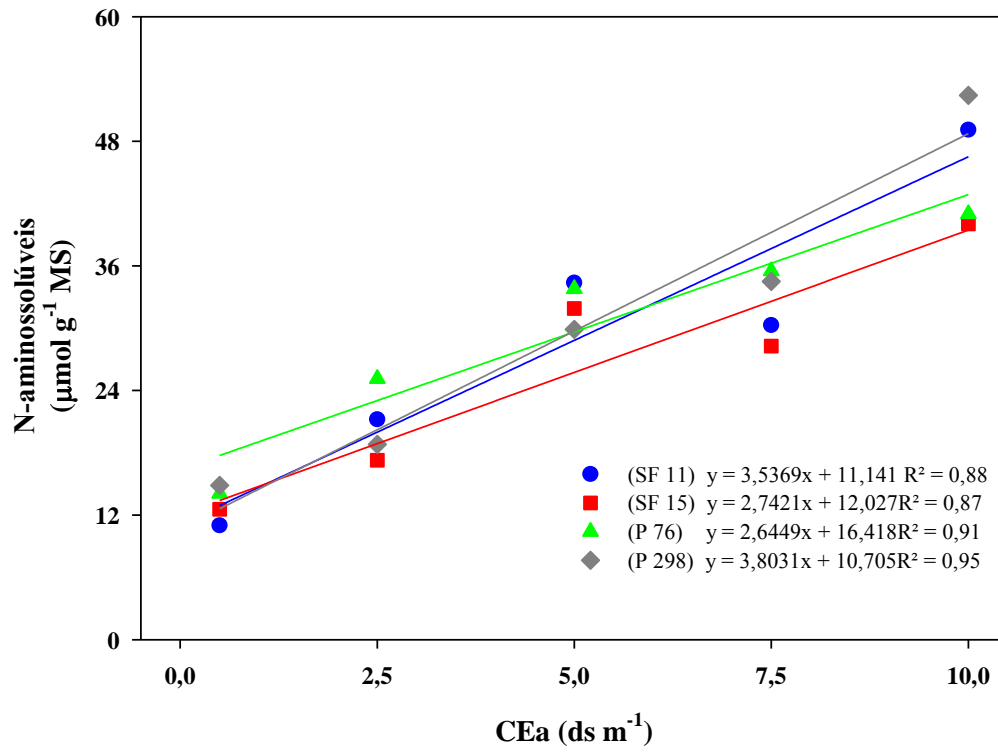
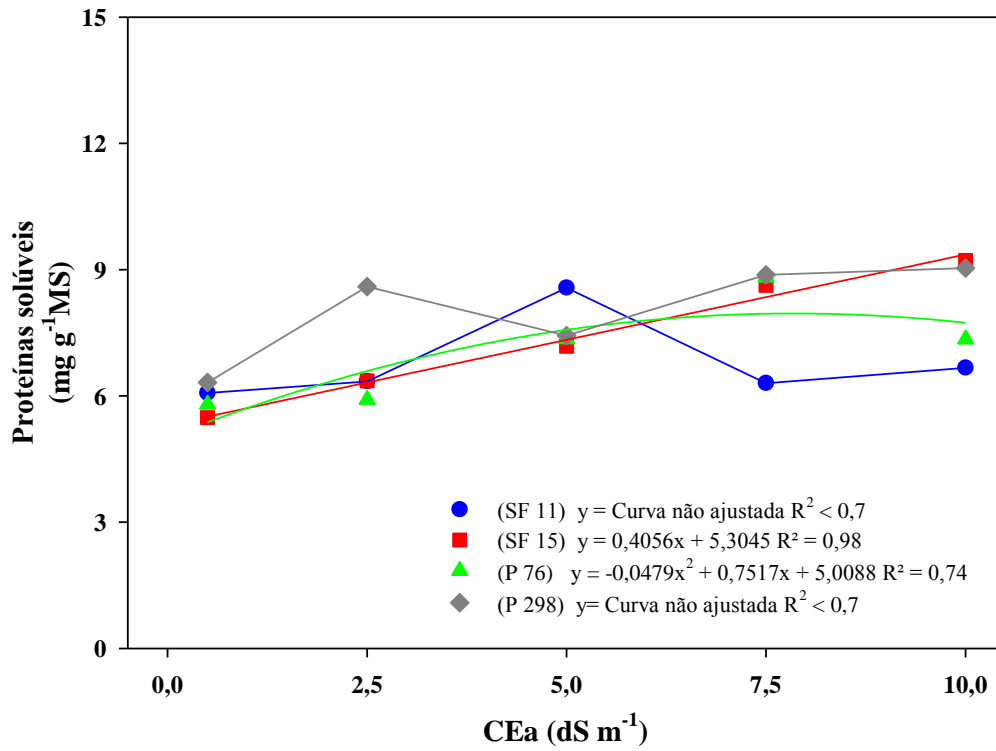


Figura 13 - Teores de proteínas solúveis em folhas de quatro genótipos de sorgo forrageiro/sacarino (CSF 11, CSF 15, P 76 e P 298) submetidos a níveis crescentes de salinidade por 45 dias, expressos em termos de condutividade elétrica da água de irrigação (CEa).



estresse salino, verificaram que o teor de proteínas solúveis foram reduzidos pela salinidade, tanto nas folhas quanto nas raízes.

É comum a salinidade influenciar a concentração de proteínas solúveis, podendo reduzir ou aumentar em resposta a esse estresse (ABD-EL-BAKI *et al.*, 2000). No presente trabalho, as concentrações de proteínas solúveis em genótipos de sorgo foram discretamente elevadas pelas doses crescentes de salinidade.

4.6.4 Prolina livre

Os teores de prolina livre, de maneira geral, foram aumentados pela salinidade em todos os genótipos estudados (Figura 14), Contudo os genótipos apresentaram comportamentos diferentes. Enquanto o CSF 11 e o CSF 15 apresentaram curvas de regressão do 3º, os outros dois genótipos variaram com a salinidade de acordo com uma equação de regressão do 2º grau. No mais elevado nível de salinidade, os genótipos CSF 11, P 76, P 298 apresentaram praticamente os mesmos teores de prolina, se destacando do genótipo CSF 15 que apresentou os menores valores deste soluto. Oliveira *et al.* (2006) avaliando também diferentes genótipos de sorgo forrageiro sob estresse salino, detectaram incrementos nos teores de prolina em três genótipos (CSF-5, CSF-6 e CSF-9) a partir da CEa de 10 dS m⁻¹.

Algumas plantas quando submetidas ao estresse salino acumulam prolina, entretanto, ainda não está esclarecido até que ponto esse acúmulo contribui de fato para a resistência ao estresse ou se é um mero sintoma de distúrbio metabólico (WILLADINO; CAMARA, 2010). Em contrapartida, Szabados e Savouré (2009) afirmam que a prolina tem mostrado funcionar como uma chaperona molecular, capaz de proteger a integridade de proteínas e aumentar a atividade de enzimas responsáveis pela eliminação das espécies reativas de oxigênio.

4.7 Atividade das enzimas do estresse oxidativo

Para todas as enzimas antioxidativas avaliadas (SOD, CAT e APX) observou-se que além da salinidade, houve diferença significativa entre os genótipos estudados, sendo também verificado uma interação entre os dois fatores para estas variáveis (Tabela 10).

Figura 14 - Teores de prolina livre em folhas de quatro genótipos de sorgo forrageiro/sacarino (CSF 11, CSF 15, P 76 e P 298) submetidos a níveis crescentes de salinidade por 45 dias, expressos em termos de condutividade elétrica da água de irrigação (CEa).

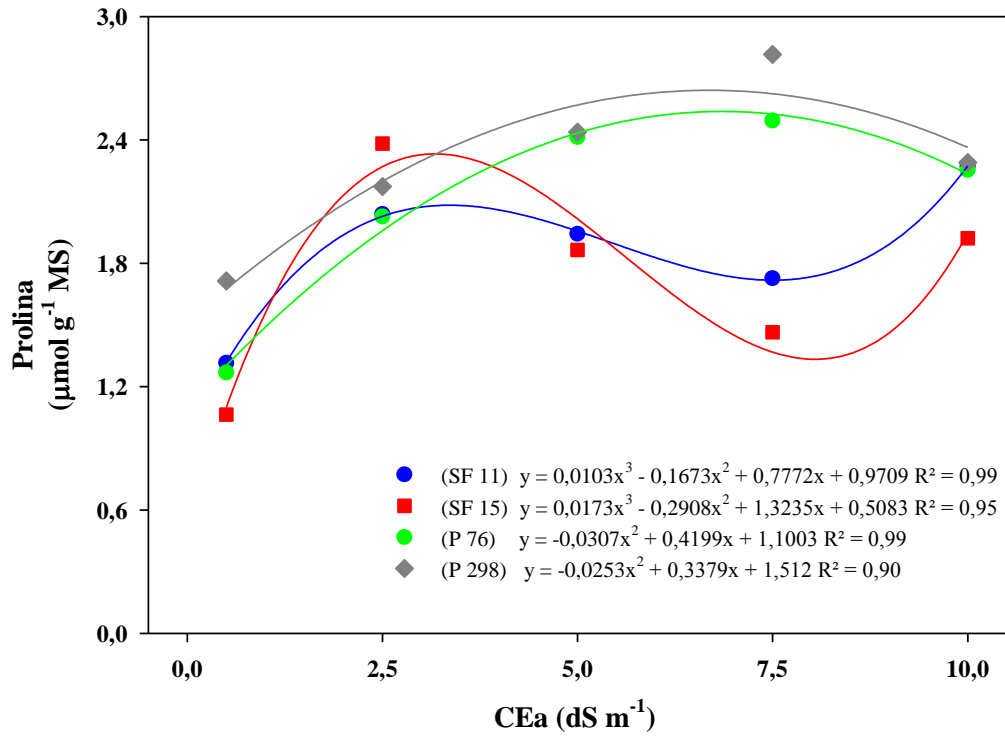


Tabela 10 - Valores dos quadrados médios de carboidratos solúveis, N-aminossolúveis, proteínas solúveis e prolina de plantas de sorgo sacarino submetidas a níveis crescentes de salinidade.

Variáveis	Quadrado médio				
	Salinidade (S)	Genótipo (G)	(SXG)	Bloco	Resíduo
SOD	32869,09**	52781,68**	11038,66**	2101,53 ^{ns}	1698,20
CAT	3277,29**	7699,64**	3499,03**	129,83 ^{ns}	82,27
APX	0,49**	0,08**	0,04**	0,001 ^{ns}	0,003

* Diferença significativa a 5% pelo teste F

** Diferença significativa a 1% pelo teste F

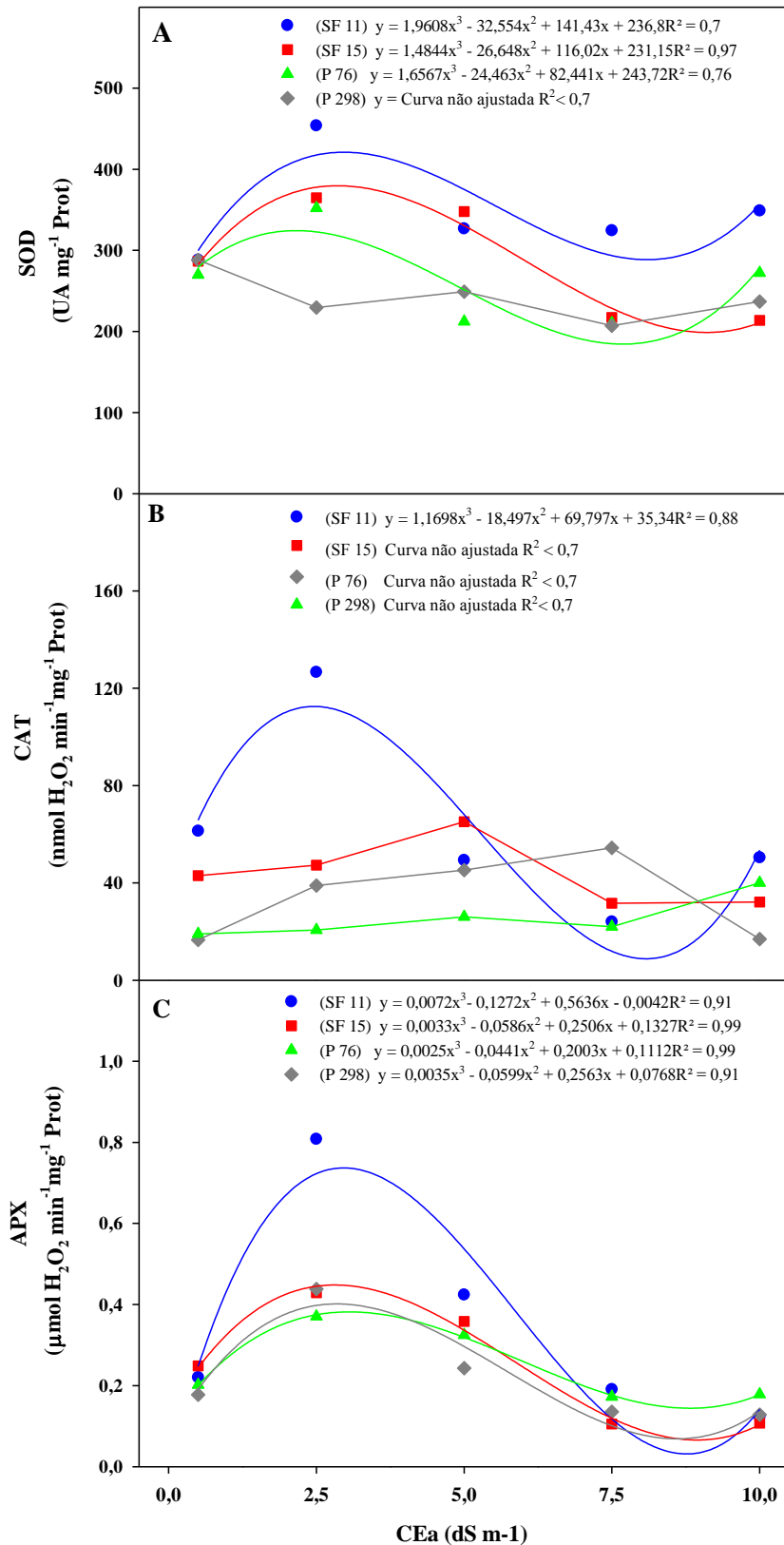
^{ns} não significativo

4.7.1 Dismutase do Superóxido (SOD)

A atividade da SOD foi afetada pela salinidade em todos os genótipos de sorgo estudados (Figura 15A). De maneira geral, a análise de regressão mostrou curvas cúbicas, com exceção para o genótipo P 298, no qual não foi possível encontrar-se uma curva ajustada estatisticamente. No segundo nível de estresse salino (CEa de 2,5 dS m⁻¹) houve uma aumento na atividade da SOD, decrescendo com o aumento da salinidade, porém voltando a se elevar no último nível de estresse (CEa de 10,0 dS m⁻¹). O genótipo CSF 11 se destacou dos demais, apresentando maiores atividades dessa enzima em todos os níveis de salinidade. Enquanto que as plantas do genótipo P 298, seguido do CSF 15, apresentaram as menores atividades da SOD (Figura 15A).

A SOD é a primeira linha de defesa contra o radical superóxido, eliminando-o e produzindo H₂O₂. Alguns autores observaram declínio na atividade da SOD (LIANG *et al.*, 1999; SAVOURE *et al.*, 1999; AZEVEDO NETO *et al.*, 2006), enquanto que outros encontraram aumentos (MANCHANDIA *et al.*, 1999; BENAVIDES *et al.*, 2000; ZHANG *et al.*, 2006) em plantas expostas ao estresse salino. A redução na atividade da SOD foi encontrada principalmente em plantas sensíveis, enquanto que em plantas resistentes foram observados aumentos (SREENIVASULU *et al.*, 2000).

Figura 15 - Atividade das enzimas dismutase do superóxido (SOD, A), catalase (CAT, B) e peroxidase do ascorbato (APX, C) em folhas de quatro genótipos de sorgo forrageiro/sacarino (CSF 11, CSF 15, P 76 e P 298) submetidos a níveis crescentes de salinidade por 45 dias, expressos em termos de condutividade elétrica da água de irrigação (CEa).



4.7.2 Catalase (CAT)

As respostas dos genótipos de sorgo em termos de atividade da CAT apresentaram, de modo geral, dados bem dispersos com o aumento do estresse salino, resultando em três curvas não ajustadas estatisticamente (Figura 15B). Apenas no genótipo CSF 11 os valores de atividade se ajustaram em uma curva de regressão (que se mostrou cúbica), com um máximo de atividade a uma CEa de 2,5 dS m⁻¹. Além disso, esse genótipo foi o que apresentou o mais elevado valor de atividade no mais alto nível de salinidade (CEa de 10,0 dS m⁻¹) em relação aos outros genótipos. Por outro lado, as plantas do genótipo P 298 apresentaram os menores valores para esta atividade enzimática no nível mais elevado de salinidade (CEa 10,0 de dS m⁻¹). Silva *et al* (2015), trabalhando com plantas de girassol, observaram que a atividade da CAT foi aumentada com a salinidade nas folhas, porém, nas raízes ela sofreu redução.

Decréscimo na atividade da CAT promove acúmulo de H₂O₂, aumentando a peroxidação de lipídios e danos às membranas de plantas sob estresse. Desta forma, o aumento na atividade da CAT é importante para eliminar o acúmulo de H₂O₂ e assim reduzir a peroxidação de lipídios (VAIDYANATHAN *et al.*, 2003; EYIDOGAN; OZ, 2007). Nesse aspecto, os genótipos CSF 11 e CSF 15 apresentaram melhor desempenho.

4.7.3 Peroxidase do ascorbato (APX)

Os resultados da atividade específica da APX em folhas de plantas de sorgo estão representados na Figura (15C). Os genótipos avaliados responderam de maneira semelhante quando submetidos a níveis crescentes de salinidade, com curvas de regressão do 3º, no qual se observou um máximo de atividade em torno de 2,5 dS m⁻¹; porém, na mais alta dose de salinidade os valores de atividade foram semelhantes ao do controle. O genótipo CSF 11 se destacou dos demais, apresentando valores de atividade da APX superiores àqueles dos outros genótipos, principalmente na CEa de 2,5 dS m⁻¹, fato também observado para a atividade da CAT. Costa *et al.* (2005) trabalhando com dois genótipos de sorgo com diferentes graus de tolerância à salinidade, observaram que a atividade da APX foi diferencialmente afetada pelo estresse salino. Enquanto no genótipo sensível houve decréscimos, no genótipo tolerante observaram-se aumentos nas atividades dessa enzima em resposta a salinidade.

A APX desempenha papel chave no ciclo ascorbato-glutationa e na eliminação de H_2O_2 nos cloroplastos e citosol, sendo que mudanças na atividade dessa enzima estão estritamente correlacionadas com a tolerância das plantas ao estresse oxidativo (LEE *et al.*, 2001; SUDHAKAR *et al.*, 2001).

Neste estudo, pode-se observar que, de maneira geral, o sistema antioxidante de plantas de sorgo, foi mais eficiente nos níveis iniciais do estresse salino, apresentando aumentos nas atividades enzimáticas no nível de salinidade com CEa de $2,5 \text{ dS m}^{-1}$, sendo esses aumentos mais pronunciados para o genótipo CSF 11. No entanto, essas atividades foram diminuindo com o aumento da salinidade na água de irrigação.

5 CONCLUSÕES

- A salinidade afetou negativamente todos os parâmetros de crescimento avaliados nos quatro genótipos de sorgo estudados, sendo esse efeito mais acentuado em plantas do genótipo P 298, o qual apresentou maiores reduções nas medidas de crescimento, indicando sua maior susceptibilidade ao estresse salino. Por outro lado, o genótipo CSF 11 foi o que apresentou menores reduções quando submetidos a níveis crescentes de salinidade, sendo, portanto, dentre os genótipos estudados o mais tolerante à salinidade;
- O potencial osmótico foliar mostrou-se decrescente com a salinidade, enquanto o teor relativo de água foliar foi mantido sob essas condições, sinalizando que as plantas desenvolveram mecanismos de ajustamento osmótico;
- O estresse salino ocasionou danos ao aparato fotossintético, causando reduções semelhantes na fotossíntese dos quatro genótipos de sorgo estudados, que se deveu a fatores não estomáticos;
- A salinidade provocou distúrbios nutricionais consideráveis nas plantas de sorgo, causando grandes aumentos nos teores dos íons tóxicos, Na^+ e Cl^- , e reduções nos teores de K^+ . As plantas de sorgo possuem mecanismos que limitam o transporte excessivo de íons tóxicos das raízes para as folhas, evitando assim, danos maiores nos tecidos fotossintéticos;
- De modo geral, para todos os genótipos em estudo, os solutos orgânicos tiveram seus teores aumentados pela salinidade, o que deve ter contribuído para minorar os efeitos da salinidade nas relações hídricas da planta e/ou na proteção oxidativa;
- O sistema antioxidante de plantas de sorgo foi mais eficiente nos níveis iniciais do estresse salino, apresentando aumentos nas atividades enzimáticas no nível de salinidade com CEa de $2,5 \text{ dS m}^{-1}$, e isso ocorreu principalmente naquelas plantas do genótipo CSF 11.

REFERÊNCIAS

- ABD-EL BAKI, G.K.; SIEFRITZ, F.; MAN, H.M.; WEINER, H.; KALDENHOFF, R.; KAISER, W.M. Nitrate reductase in *Zea mays* L. under salinity. **Plant, Cell and Environment**, v. 23, p. 515-521, 2000.
- ADAMS, P.; THOMAS, J.C.; VERNON, D.M; BOHNERT, H.J.; JENSEN, R.G. Distinct cellular and organismic responses to salt stress. **Plant and cell physiology**, 33: 1212-1223. 1992.
- ALBUQUERQUE, E. R.G.; COELHO, J. B. M.; BEZERRA NETO. E.; SOUZA, L. M. Solutos compatíveis em feijão vigna cultivado hidroponicamente sob estresse salino II **Congresso Nacional de feijão caupi**. Recife- P. Anais. 2013.
- ALSCHER, R. G.; ERTURK N.; HEATH L. S. Role of superoxide dismutases (SODs) in controlling oxidative stress in plants. **Journal of Experimental Botany**. v. 53, p. 1331-1341, 2002.
- AMOR, F.M.D.; SANCHEZ, M.C.R.; MARTINEZ, V.; CERDA, A. Gas Exchange, water relations, and ion concentrations of salt-stressed tomato and melon plants. **Journal of Plant Nutrition**, v.23, n.09, p. 1315-1325, 2000.
- AQUINO, A.J.S.; LACERDA, C.F.; BEZERRA, M.A.; GOMES FILHO, E.; COSTA, R.N.T. Crescimento, partição de matéria seca e retenção de Na⁺ e Cl⁻ em dois genótipos de sorgo irrigados com águas salinas. **Revista Brasileira de Ciências do Solo**, v. 31, p. 961-971, 2007.
- ARAÚJO, G. S. **Estudos fisiológicos e bioquímicos em dois cultivares de feijão-de-corda com tolerância diferencial à salinidade, submetidos a doses crescentes de NaCl**. 2011. 59p. Monografia (Graduação em Agronomia) – Centro de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, 2012.
- ARORA, A.; SAIRAM, R.K.; SRIVASTAVE, G. C. Oxidative stress and antioxidative systems in plants. **Current Science** v. 82, p. 1227–1238, 2002.
- ASADA, K. Ascorbate peroxidase: a hydrogen peroxide-scavenging Enzyme in plants. **Physiologia Plantarum**, v. 85, p. 235-241, 1992.
- ASHRAF, M.; HARRIS, P. J. C. Potential biochemical indicators of salinity tolerance in plants. **Plant Science**, v. 166, p. 3-16, 2004.
- ASSIS JÚNIOR, J. O.; LACERDA, C. F.; SILVA, F. B.; SILVA, F.L.B, BEZERRA, M. A.; GHEYI, H. R. Produtividade do feijão-de-corda e acúmulo de sais no solo em função da fração de lixiviação e da salinidade da água de irrigação. **Engenharia Agrícola**. v. 27 p.702-713, Jaboticabal, 2007.
- AYERS, R.S.; WESTCOT, D.W.A. **Qualidade da água na agricultura**. Campina Grande: UFPB, 1999. 153 p. (Estudos FAO: Irrigação e Drenagem,29. 1999.
- AZEVEDO NETO A. D., PRICO J. T., ENEAS-FILHO J., BRAGA DE ABREU C.E.,

GOMES-FILHO E. Effect of salt stress on antioxidative enzymes and lipid peroxidation in leaves and roots of salt-tolerant and salt-sensitive maize genotypes. **Plant, Cell and Environment**, 56: 235–241. 2006.

AZEVEDO NETO, A.D.; PRISCO, J.T.; ENÉAS-FILHO, J.; LACERDA, C.F.; SILVA, J.V COSTA, P.H.A.; GOMES-FILHO, E. Effects of salt stress on plant growth, stomatal response and solute accumulation of different maize genotypes. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v.16.31-38, 2004.

AZEVEDO NETO, A.D.; TABOSA, J.N. Estresse salino em plântulas de milho: parte I análise do crescimento. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 4, p. 159-164, 2000.

BATES, L. S.; WALDREN, R.P.; TEARE, I. D. Rapid determination of free proline for water-stress studies. **Plant and Soil**, v. 39, p.205-207, 1973.

BEAUCHAMP, C.; FRICOVICH, I. Superoxide dismutase: improved assays and na assay applicable to acrylamide gels. **Analytical Biochemistry**, v. 44, p. 276-287, 1971.

BENAVIDES, M. P.; MARCONI, P. L.; GALLEGOS, S. M.; COMBA, M. E.; TOMARO, M. L. Relationship between antioxidant defense systems and salt tolerance in *Solanum Tuberosum*. Australian, **Journal of Plant Physiology**, v. 27, p. 273- 278, 2000.

BERNARDO, S.; SOARES, A. A.; MANTOVANI, E. C. **Manual de irrigação**. 8.ed. Viçosa: UFV. 625p. 2008.

BEZERRA, M. A.; OLIVEIRA, R. A.; LACERDA, C. F. DE; PRISCO, J. T.; GOMES-FILHO, E. Fotossíntese de plantas de cajueiro-anão precoce submetidas ao estresse salino. **Proceedings of the Interamerican Society for Tropical Horticulture**, v. 47, p. 149-152, 2003.

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

BONIFACIO, A.; SILVA JUNIOR, G. S.; SILVA, L. E.; RODRIGUES, A. C.; WILLADINO, L. G. ; CAMARA, T. J. R. Respostas fisiológicas e bioquímicas de cultivares de coentro submetidas à salinidade. **II Inovagri International Meeting, 2014**, Fortaleza/CE. Anais 2014.

BOR M, ÖZDEMİR F, TÜRKAN I The effect of salt stress on lipid peroxidation and antioxidants in leaves of sugar beet *Beta vulgaris* L. and wild beet *Beta maritima* L. **Plant Science**, 164:77-74. 2003.

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

CALVET, A. S. F.; PINTO, C. M.; LIMA, R. E. M.; MAIA-JOCA, R. P. M.; BEZERRA, M. A. Crescimento e acumulação de solutos em feijão-caupi Irrigado com águas de salinidade crescente em diferentes fases de desenvolvimento. **Irriga**, v. 18, n. 1, p. 148-159, 2013.

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. **Estresses ambientais: danos e benefícios em plantas**. Recife. MXM Gráfica e Editora. Parte.V, cap.29, p.325. 2005.

CAMARGO, C.E.O., FERREIRA FILHO, A.W.P.; FELÍCIO, J.C.; GALLO, P.B.; LOBATO, M.T.V.; BIUDES, G.B. Desempenho de linhagens de trigo, oriundas de hibridações, em duas condições de cultivo do Estado de São Paulo e tolerância à toxicidade de alumínio em laboratório. **Bragantia**, v.67, p.613-625, 2008.

CATALDO, D. A.; HAROON, M.; SCHRADER, L. E.; YOUNGS, V. L. Rapid colorimetric determination of nitrate in plant tissue by nitration of salicylic acid. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, v. 6, p. 71-80, 1975.

CHARTZOULAKIS, K., LOUPASSAKI, MH. 1997. Effects of NaCl salinity on germination, growth, gas exchange and yield of greenhouse eggplant. **Agric. Water Manage.** 32, 214-225. 1997.

CHINNUSAMY, V.; JAGENDORF, A. & ZHU, J.K. 2005. Understanding and improving salt tolerance in plants. **Crop Science** 45: 437-448.

COELHO, D.S. **Influencia da salinidade nos aspectos nutricionais e morfológicos de genótipos de sorgo forrageiro**. 2013. 85p. (Dissertação de mestrado). Universidade Federal do Vale do São Francisco. Programa de Pós-graduação em Engenharia agrícola. Juazeiro-Bahia, 2013.

CONAB - Companhia Nacional de Abastecimento. **Acompanhamento de safra brasileira: Grãos, safra 2013/2014, oitavo levantamento, Maio 2014** / Companhia Nacional de Abastecimento. – Brasília: Conab, 2014.

CORREIA, K.G.; FERNANDES, P.D.; GHEYI, H.R.; GURGEL, M.T.; RODRIGUES, L.N. Crescimento do amendoimzeiro irrigado com águas salinas. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, v.9, (Suplemento), p.81-85, 2005.

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

COSTA, P.H.A.; AZEVEDO NETO, A.D.A.; BEZERRA, M.A.; PRISCO, J.T.; GOMES-FILHO, E. Antioxidant-enzymatic system of two sorghum genotypes differing in salt tolerance. **Braz. J. Plant Physiology**, 17(4):353-361, 2005.

CUNHA, P.C.; MENDES, B.S.S.; OLIVEIRA FILHO, R.A.; CAMARA, T.R.; WILLADINO, L.G. Crescimento, síntese de solutos orgânicos e equilíbrio iônico de plântulas de pinhão-mansó sob estresse salino. **Revista Caatinga**, Mossoró, v. 26, n. 3, p. 46 – 52. 2013.

DAKER, A. **A água na agricultura; Manual de hidráulica agrícola**. 7.ed. Rio de Janeiro,

RJ: Freitas Bastos, 1988. 543p.

DANTAS, J. A.; BEZERRA NETO, E.; BARRETO, L.P.; SANTOS, M.V.F. Efeito da salinidade sobre o crescimento e composição mineral de seis clones de *Pennisetum*. **Revista Ciência Agrônômica**, v. 37, n. 01, p. 97-101, 2006.

DANTAS, J.P.; MARINHO, F.J.L.; FERREIRA, M.M.M.; AMORIM, M.S.N.; ANDRADE, S.I.O.; SALES, A.L.S. Avaliação de genótipos de feijão-de-corda sob salinidade. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, PB, v. 6, p. 425-430, 2002.

DASH, S.; MOHANTY, N. Response of seedling to heat-stress in cultivars of wheat: growth temperature-dependent differential modulation of photosystem 1 and 2 activity, and foliar antioxidant defense capacity. **Journal of Plant Physiology**, v. 159, p.49-59, 2002.

DAVIES, W. J.; ZHANG, J. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 42, p. 55-76, 1991.

DEANE-DRUMOND, C. E. A comparison of regulatory effects of chloride on nitrate uptake, and of nitrate on chloride uptake into *Pisum sativum* seedlings. **Physiologia Plantarum**, v. 66, p. 115-126, 1986.

DEBOUBA, M.; GOUIA, H.; VALADIER, M. H.; GHORBEL, M. H.; SUZUKI, A. Salinity-induced tissue-specific diurnal changes in nitrogen assimilatory enzymes in tomato seedlings grow under high or low nitrate medium. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 44, p. 409-419, 2006b.

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

DIPAP. Diretoria de pesquisa e desenvolvimento rural. **Aspectos gerais do cultivo do sorgo para o semiárido alagoano**. 2010.

DLUZNIEWSKA, P. *et al.* Nitrogen uptake and metabolism in *Populus × canescens* as affected by salinity. **New Phytologist**, v. 173, n. 02, p. 279-293, 2007.

DUARTE, J.O. **Cultivo do sorgo: Mercado e Comercialização**. 2011. Disponível em: <http://www.cnpms.embrapa.br/publicacoes/sorgo_6_ed/mercado.htm>. Acesso em: 26 abr. 2015.

DUBOIS, M.; GILLES, K. A.; HAMILTON, J. K.; REBERS, P. A.; SMITH, F. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. **Analytical Chemistry**, v. 28, p. 350-356, 1956.

EMBRAPA. **Sistema Embrapa de produção agroindustrial de sorgo sacarino para bioetanol: Sistema BRS1G – Tecnologia Qualidade Embrapa / Editores técnicos: May, A. et al.** Sete Lagoas: Embrapa Milho e Sorgo, 2012. 120 p.

EMBRAPA MILHO E SORGO. **Cultivo do sorgo: Importância econômica. 2000.**

Disponível em: < http://www.cnpms.embrapa.br/publicacoes/sorgo_1_ed/importancia.htm>.

Acesso em: 15 mar. 2015.

EPSTEIN, E.; BLOMM, A. J. Nutrição mineral de plantas: princípios e perspectivas. 2 ed. Londrina, **Editora Planta**, 403p. 2006.

EPSTEIN, E.; NORLYN, J. D.; RUSH, D.W.; KINGSBURY, R. W.; KELLY, D. B.; CUNNINGHAM, G. A.; WRONA, A. F. Saline culture of crops: a genetic approach, **Science**, v. 210, p. 399-404, 1980.

EYIDOGAN F, OZ M-T. Effect of salinity on antioxidant responses of chickpea seedlings. **Acta Physiol. Plant.** 29:485-493. 2007.

FAGERIA, N. K.; SOARES FILHO, W. DOS S.; GHEYI, H. R. Melhoramento genético vegetal e seleção de cultivares tolerantes à salinidade. In: Gheyi, H. R.; Dias, N. da S.; LACERDA, C. F. de (ed.); **Manejo da salinidade na agricultura: Estudos básicos e aplicativos**. Fortaleza: INCT Sal, 2010, cap. 13, p.205-218.

FAO. **Water in agriculture: opportunity untapped**. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2011.

FARIAS, S. G. G. et. al. Estresse salino no crescimento inicial e nutrição mineral de *Gliricídia* (*Gliricidia sepium* (Jacq.) Kunt ex Steud) em solução nutritiva. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 33, p. 1499-1505, 2009.

FEIJÃO, A.R.; MARQUES, E.C; SILVA, J.C.B.; LACERDA, C.F.; PRISCO, J.T.; GOMES FILHO, E. Nitrito modula os teores de cloreto e compostos nitrogenados em plantas de milho submetidas à salinidade. **Bragantia**, Campinas, v. 72, n. 1, p.10-19, 2013.

FERREIRA-SILVA, S.L. **Mecanismos de proteção oxidativa contra estresses isolados e combinados de seca, salinidade e temperatura elevada em cajueiro**. 2008. 162p. Tese (Doutorado em Bioquímica) Universidade Federal do Ceará, Fortaleza. 2008.

FOYER, C.H.; NOCTOR, G. Redox sensing and signaling associated with reactive oxygen in chloroplasts, peroxisomes and mitochondria. **Physiologia Plantarum** 119: 355-364. 2003.

FREITAS, V. S.; ALENCAR, N. L. M.; LACERDA, C. F.; PRISCO, J. T.; GOMES FILHO, E. Changes in physiological and biochemical indicators associated with salt tolerance in cotton, sorghum and cowpea. **African Journal of Biochemistry Research**, v. 5, p. 264-271. 2011.

GAINES, T. P.; PARKER, M. B.; GASCHO, G. J. Automated determination of chlorides in soil and plant tissue by sodium nitrate. **Agronomy Journal**, v. 76, n. 3, p. 371-374, 1984.

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

GILL, S.S.; TUTEJA, N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants, **Plant Physiology**. Biochem., 48: 909-930. 2010.

GLOBO RURAL. **Sorgo sacarino é alternativa para a produção de etanol**. 2011. Disponível em: <<http://revistagloborural.globo.com/Revista/Common/0,,ERT231692-18281,00.html>>. Acesso em: 10 out. 2014.

GRACIANO, E.S.A et al. Crescimento e capacidade fotossintética da cultivar de amendoim 367 BR 1 sob condições de salinidade. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, 368 v.15, n,8, p.794-800, 2011.

GRATTAN, S. R.; GRIEVE, C. M. Salinity-mineral nutrient relations in horticultural crops. **Scientia Horticulturae**, v. 78, p. 127-157, 1999.

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

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

HAVIR, E.; McHALE, N. A. Biochemical and developmental characterization of multiple forms of catalases in tobacco leaves. **Plant Physiology**, v. 84, p. 450-455, 1987.

HENDRY, G.A.F. & PRICE, A.H. Stress indicators: chlorophylls and carotenoids. In: Hendry, G.A.F. and Grime J.P. (Eds.) **Methods in comparative plant ecology**. London: Chapman & Hall, 1993, p.148-152.

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

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

JÁCOME, A. G.; OLIVEIRA, R. H.; FERNANDES, P. D ; GHEYI, H. R ; SOUZA, A. P.; GONÇALVES, A. C. A . Crescimento de genótipos de algodoeiro em função da salinidade da água de irrigação. *Acta Scientiarum (UEM)*, v. 25, p. 305-313, 2003.

JAMIL, M. *et al.* Salinity reduced growth PS2 photochemistry and chlorophyll content in radish. **Scientia Agricola**, v. 64, n. 02, p. 111-118, 2007.

JUAN, M.; RIVEIRO, R.M.; RUIZ, L.R.J.M. Evaluation of some nutritional and biochemical indicators in selecting salt-resistant tomato cultivars. **Environmental and Experimental Botany**, v. 54, n. 3, p. 193-201. 2005.

KANT, S. *et al.* Partial substitution of NO₃⁻ by NH₄⁺ fertilization increases ammonium assimilating enzyme activities and reduces the deleterious effects of salinity on the growth of barley. **Journal of Plant Physiology**, v. 164, n. 03, p.303-311, 2007.

KOYRO, H. W. Effect of salinity on growth, photosynthesis, water relations and solute

composition of the potencial cash crop halophyte *Plantago coronopus* L. **Environmental and Experimental Botany** 56: 136-146. 2006.

KOYRO, H. W.; EISA, S. S. Effect of salinity on composition, viability and germination of seeds of *Chenopodium quinoa* Willd. **Plant and Soil**, v. 302, p. 79-90, 2008.

LACERDA, C. F.; ASSIS JÚNIOR, J. O.; LEMOS FILHO, L. C. A.; GUIMARÃES, F. V. A.; OLIVEIRA, T. S.; GOMES-FILHO, E.; PRISCO, J. T.; BEZERRA, M. A. Morpho-physiological responses of cowpea leaves to salt stress. **Brazilian Journal Plant Physiology**, v. 18, p. 455-465, 2006.

LACERDA, C. F.; CAMBRAIA, J.; CANO, M. A. O.; RUIZ, H. A. Plant growth and solute accumulation and distribution in two sorghum genotypes, under NaCl stress. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v. 13, n. 3, p. 270-284, 2001.

LACERDA, C. F.; CAMBRAIA, J.; CANO, M. A. O.; RUIZ, H. A.; PRISCO, J. T. Solute accumulation and distribution during shoot and leaf development in two sorghum genotypes under salt stress. **Environmental and Experimental Botany**, v. 49, p. 107-120, 2003..

LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos: Ed. Rima Artes e Textos, 531 p., 2000.

LEE, D. H.; KIM, Y. S.; LEE, C. B. The inductive e responses of the antioxidant enzymes by salt stress in the rice *Oryza Sativa* L., **Journal of Plant Physiology**, v. 158, p. 737-745, 2001.

LEONARDO, M.; BROETTO, F.; BÔAS, R.L.V.; ALMEIDA, R.S.; GODOY, L.J.G.; MARCHESE, J.A. Estresse salino induzido em plantas de pimentão e seus efeitos na produção de frutos. **Horticultura Brasileira**. 21:1-4, 2003.

LIANG, Y. C. Effects of silicon on enzyme activity and sodium, potassium and calcium concentration in barely under salt stress, **Plant Soil**, v. 29, p. 217-224, 1999.

LIN, H.; SANDRA, S. S.; SCHUMAKER, K. S. Salt sensitivity and the activities of the H-ATPase in cotton seedlings. **Crop Science**, v. 37, p. 190-197, 1997.

LOPÉZ-CLIMENT, M.F.; ARBONA, V.; PERÉZ- CLEMENTE, R.M.; GOMÉZ-CADENAS, A. Relationship between salt tolerance and photosynthetic machinery performance in citrus. **Environmental and Experimental Botany**, v. 62, p. 176-184, 2008.

LOURENÇÃO, J. L. F; BAGEGA, D. Tecnologias para a Cultura do Sorgo (*Sorghum bicolor* L. Moench). **Tecnologia e Produção: Milho Safrinha e Culturas de Inverno**. 2012.

LÜTTGE, U. Plant cell membranes and salinity: structural, biochemical and biophysical changes. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v. 5, p. 217-224, 1993.

MA, H.C.; FUNG, L.; WANG, S.S; ALTMAN, A.; HUTTERMANN, A. Photosynthetic response of *Populus euphratica* to salt stress. **Forest Ecology and Management**, v. 93, p. 55-61, 1997.

MAGALHÃES, P. C.; DURÃES, F. O. M.; RODRIGUES, J. A. S. **Cultivo do Sorgo – Aspectos gerais dos efeitos ambientais sobre o crescimento do sorgo**. Embrapa Milho e

Sorgo. Sistemas de Produção 2. Sete Lagoas. 2007. Disponível em: <<http://sistemasdeproducao.cnptia.embrapa.br/Fonteshtml/Sorgo/CultivodoSorgo/ambientais.htm>>. Acesso em: 10 abr. 2015.

MAIA, J. M. **Efeito aditivo e interativo de tratamentos de seca e NaCl na resposta antioxidativa de raízes de feijão-de-corda [Vigna unguiculata L.(Waip.)]**. 2004. 126p. (Dissertação de Mestrado). Departamento de Bioquímica e Biologia Molecular, Universidade Federal do Ceara, Fortaleza, CE, 2004.

MALAVOLTA, E.; VITTI, G. C.; OLIVEIRA, S. A. Avaliação do estado nutricional das plantas: princípios e aplicações. **Associação Brasileira para Pesquisa da Potassa e do Fosfato**, Piracicaba. 201p, 1989.

MANCHANDIA, A. M., BANKS, S. W.; GOSSETT, D. R.; LUCAS, M. C.; BELLAIRE, B. A. **The influence of a-amanitin on the induction of antioxidant enzymes during salt stress**, 1999.

MANSOUR, M.M.F. Nitrogen containing compounds and adaptation of plants to salinity stress. **Biologia Plantarum**, v. 43, p. 491–500, 2000.

MANSOUR, M.M.F. Protection of plasma membrane of onion epidermal cells by glycinebetaine and proline against NaCl stress. **Plant Physiol Biochemistry.**, v. 36, p. 767-772, 1998.

MARCHEZAN, E. Resultados do Ensaio Nacional do Sorgo em Santa Maria, RS. Reunião Técnica Anual do Sorgo, XVI, 1987. Pelotas-RS, 1987.

MATOS, F. S.; ROCHA, E. C.; CRUVINEL, C. K. L.; RIBEIRO, R. A.; RIBEIRO, R. P.; TICONO, C. F. Desenvolvimento de mudas de pinhão-manso irrigadas com água salina. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v.37, p.947-954, 2013.

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

MIRANDA, R.S.; ALVAREZ-PIZARRO, J.C.; ARAÚJO, C.M.S.; PRISCO, J.T.; GOMESFILHO, E. Influence of inorganic nitrogen sources on K⁺/Na⁺ 426 homeostasis and salt tolerance 427 in sorghum plants. **Acta Physiologiae Plantarum**, v.35, n.3, p.841-852, 2013.

MITTLER, R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. **Trends in Plant in Science**, v.9, p.405-410, 2002.

MOHAMMAD, M.; SHIBLI, R.; AJOUNI, M.; NIMRI, L. Tomato root and shoot responses to salt stress under different levels of phosphorus nutrition. **Journal of Plant Nutrition**, v. 21, p. 1667- 1680, 1998.

MØLLER, I. M. Plant mitochondria and oxidative stress: Electron transport, NADPH turnover, and metabolism of reactive oxygen species. **Annual Review Plant Physiology and Plant Molecular Biology** v.52, p.561-591, 2001.

- MOREIRA, L. R. Biocombustíveis: abastecer o debate sobre os rumos da política energética. **Revista Principios**. Sao Paulo. Ed. 105, p. 50-54. 2010.
- MUNNS R, TESTER M. Mechanisms of salinity tolerance. **Annual Review of Plant Biology**. 59:651–681. 2000.
- MUNNS, R. Comparative physiology of salt and water stress. **Plant, Cell and Environment**, v. 25, p. 239-250, 2002.
- NAKANO, Y.; ASADA, K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate specific peroxidase in spinach chloroplasts. **Plant Cell Physiology**, v. 22, p. 1068-1072, 1981.
- NETONDO, G.W.; ONYANGO J.C.; BECK, E. Sorghum and salinity: II. Gas exchange and chlorophyll fluorescence of sorghum under salt stress. **Crop Science**, v.44, p. 806-811, 2004.
- NIU, G.-Y., Z.-L. YANG, R. E. DICKINSON; L. E. GULDEN (2005), (SIMTOP) for use in GCMs, *J. Geophys. Res.* Vol. 110, D21106. 2005.
- NOBRE, R. G.; GHEYI, H. R.; SOARES, F. A. L.; CARDOSO, J. A. F. Produção de girassol sob estresse salino e adubação nitrogenada. **Revista Brasileira de Ciência do Ceará**, v. 35, p. 929-937, 2011.
- OLIVEIRA, F.A.; MEDEIROS, J.F.; OLIVEIRA, M.K.T.; LIMA, C.J.G. S.; ALMEIDA JÚNIOR, AMÂNCIO, M.G. Desenvolvimento inicial do milho pipoca irrigado com água de diferentes níveis de salinidade. **Revista Brasileira de Ciências Agrárias**, v.4, n.2, p.149-155, 2009.
- OLIVEIRA, L.A.A. *et al.* Solutos orgânicos em genótipos de sorgo forrageiro sob estresse 405 salino. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.41, n.1, p.31-35, 2006.
- OLIVEIRA, V.P.; MARQUES, E.C.; LACERDA, C.F.; PRISCO, J.T.; GOMES-FILHO, E. Physiological and biochemical characteristics of *Sorghum bicolor* and *Sorghum sudanense* subjected to salt stress in two stages of development. **African Journal of Agricultural Research** Vol. 8, pp. 660-670. 2013
- ORCUTT, D.M.; NILSEN, E.T. **Physiology of plants under stress**. New York: John Willey and Sons, 2000.
- OSMOND, C. B., M. P. AUSTIN, J. A. BILINGS, J. S. BOYER, W. H. DACEY, P. S. NOBERL, S. D. SMITH AND W. E. WINNER, 1987. Stress physiology and the distribution of plants. **Bioscience**, 37: p. 49.
- PACHECO, C. M.; NASCIMENTO, H. H. C.; SILVA, M. A.; SILVA, A. V. G.; PINHEIRO, M. P. N.; NOGUEIRA, R. J. M. C. Trocas gasosas e relações hídricas em mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) submetidas a estresse salino de curta duração. **Anais. 64ª Reunião Anual da SBPC**, 2012.
- PARIDA, A. K.; DAS, A. B. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. **Ecotoxicology and Environment Safety**, v. 60, p. 324-349, 2005.

- PESTANA, M.; DAVID, M.; DE-VARENNES A.; ABADIA, J.; FARIA, E. A. Responses of "Newhall" orange trees to iron deficiency in hydroponics: effects on leaf chlorophyll, photosynthetic efficiency, and root ferric chelate reductase activity. **Journal of Plant Nutrition**, v. 24, p. 1609-1620, 2001.
- PRAXEDES, S. C.; LACERDA, C. F.; DAMATTA, F. M.; PRISCO, J. P.; GOMES FILHO, E. Salt Tolerance is Associated with Differences in Ion Accumulation, Biomass Allocation and Photosynthesis in Cowpea Cultivars. **Journal of Agronomy and Crop Science**, v.196, p.193-204, 2010.
- PRISCO, J. T.; GOMES-FILHO, E. Fisiologia e bioquímica do estresse salino em plantas. In: GHEYI, H. R.; DIAS, N. S.; LACERDA, C. F. (eds.). **Manejo da salinidade na agricultura: Estudos básicos e aplicados**. Fortaleza: INCT Sal, p. 143-159, 2010.
- RENGASAMY, P. World salinization with emphasis on Australia. **Journal of Experimental Botany**, 57, 1017-1023. 2006.
- RHOADES, J.P.; KANDIAH, A. & MASHALI, A.M. The use saline waters for crop production. Roma, FAO, 1992. 133p. (FAO. **Irrigation and Drainage Paper**, 48). 1992.
- RIBEIRO FILHO NM, FLORÊNCIO IM, ROCHA AS, DANTAS JP, FLORENTINO ER, SILVA FLH (2008) Aproveitamento do caldo do sorgo sacarino para produção de aguardente. **Revista Brasileira de Produtos Agroindustriais**. 1:9- 16p. 2008.
- RINNER, K. T., SAURER, M; STREIT, K.; SIEGWOLF, R. T. W. Evaluation of a liquid chromatography method for compound-specific $\delta^{13}\text{C}$ analysis of plant carbohydrates in alkaline media. **Rapid Commun Mass Spectrom**, n. 26, p. 2173-2185, 2012.
- ROMERO-ARANDA, R., SORIA, T., CUARTERO, J. Tomato plant-water uptake and plant-water relationships under saline growth conditions. **Plant Science**. 160, 265-272. 2001.
- RURAL CENTRO. **Sorgo Sacarino: Origem, finalidades e vantagens**. 2012. Disponível em: <<http://ruralcentro.uol.com.br/noticias/sorgo-sacarino-origem-finalidades-e-vantagens-0576>>. Acesso em: 10 out. 2014.
- SAIRAM RK, RAO KV, SRIVASTAVA GC. Differential response of wheat genotypes to long-term salinity stress in relation to oxidative stress, antioxidant activity and osmolyte concentration. **Plant Science**, 163:1037-1046. 2002.
- SAIRAM, R. K.; TYAGI, A. Physiology and molecular biology of salinity stress tolerance in plants. **Current Science**, v. 86, n. 03, p. 407-421, 2004.
- SANCHEZ, F.G.; MARTINEZ, V.; JIFON, J.; SYVERTSEN, J.P.; GROSSER, J.W. Salinity reduces growth, gas exchange, chlorophyll and nutrient concentrations in diploid sour orange and related allotetraploid somatic hybrids. **Journal of Horticultural Science and Biotechnology**, v. 77, n.4, p. 379-386, 2002.
- SAVOURE, A.; THORIM, D.; DAVEY, M.; XUE-JUN, H.; MAURO, S.; VAN-MONTAGU M., INZE, D.; VERBRUGGEN, N. NaCl and CuSO₄ treatments trigger distinct oxidative

defence mechanisms in *Nicotiana plumbaginifolia* L. **Plant, Cell e Environment** v. 22, p. 387-396, 1999.

SAVVAS, D.; STAMATIB, E.; TSIROGIANNISB, I. L.; MANTZOSB, N.; BAROUCHASB, P.E; KATSOULASC, N.; KITTASC; C. Interactions between salinity and irrigation frequency in greenhouse pepper grown in closed-cycle hydroponic systems. **Agricultural Water Management**, v. 91, p. 102-111, 2007.

SCANDALIOS, J. G. Oxygen stress and superoxide dismutases. **Plant Physiol**, v. 101, p. 7-12, 1993.

SERRAJ, R. AND T.R. SINCLAIR. 2002. Osmolyte accumulation: can it really help increase crop yield under drought conditions. **Plant Cell**, v. 25: 333-341.

SHANNON, M.C. **The effects of salinity on cellular and biochemical processes associated with salt tolerance in tropical plants. In Proceedings in plant stress in the tropical environment** (T.L. Davenport & H.M. Harrington, eds.). University of Florida, Kailu-Kona, p.56-63, 1992.

SHARMA, D.P.; RAO, K.V.G.K. Strategy for long term use of saline drainage water for irrigation in semi-arid regions. **Soil & Tillage Research**, Amsterdam, n.4, v.48, p.287-95, 1998.

SHEESEMAN, J.M.;HERENDEEN, L.B.; CHEESEMAN, A.T.; CLOUCH, B.F. Photosynthesis and photoprotection in mangroves under field conditions. **Plant Cell and Environment**, v.20, p. 578-588, 1997.

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

SILVA, E. N.; SILVEIRA, J. A. G.; RODRIGUES, C. R. F.; DUTRA, A. T. B.; ARAGÃO, R. M. Acúmulo de íons e crescimento de pinhão-mansô sob diferentes níveis de salinidade. **Revista Ciência Agronômica**, v. 40, p. 240-246, 2009.

SILVA, K. J.; MENEZES, C. B. de; TARDIN, F. D.; EMYGDIO, B. M.; SOUZA, V. F. de; CARVALHO, G. A. de; SILVA, M. J. Seleção de híbridos de sorgo granífero cultivados no verão em três localidades. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, Sete Lagoas, v. 12, n. 1, p. 44-53, 2013.

SILVA, M. L. S. ; FEIJAO, A. R. ; MARQUES, E. C. ; SILVA, M. L. S. ; GOMES FILHO, E. ; PRISCO, J. T. . Growth, accumulation of solutes and nitrogen metabolism in plants of sunflower under salt stress. In: **II Brazilian Symposium on Salinity & II Brazilian Meeting on Irrigation**, Fortaleza. 2014.

SILVEIRA, J.A.G.; ARAÚJO, S.A.M.; LIMA, J.P.M.S.; VIÉGAS, R.A. Roots and leaves display contrasting osmotic adjustment mechanisms in response to NaCl-salinity in *Atriplex nummularia*. **Environmental and Experimental Botany**, v.66, p.1-8, 2009.

SLAVICK, B. **Methods of Studying Plant Water Relations**. New York: Springer-Verlag, 449 p. 1979.

SOUSA, C. H. C; LACERDA, C. F; BEZERRA, F. M. L.; GOMES FILHO, E; GHEYI, H. R; SOUSA, A. E. C; Sousa, G. G. Respostas morfofisiológicas de plantas de sorgo, feijão-de-corda e algodão sob estresse salino. **Agropecuária Técnica** (UFPB), v. 31, p. 29-36, 2010.

SOUSA, G.G.; VIANA, T.V.A.; LACERDA, C.F.; AZEVEDO, B.M.; SILVA, G.L.; COSTA, F.R.B. Estresse salino em plantas de feijão caupi em solo com fertilizantes orgânicos. **Revista Agro@mbiente**. V.8, n.3, p. 359-367. 2014.

SREENIVASULU N., GRIMM B., WOBUS U., WESCHKE W. Differential response of antioxidant compounds to salinity stress in salt-tolerant and saltsensitive seedlings of foxtail millet (*Setaria italica*). **Physiologia Plantarum**, 109: 435–442. 2000.

SREENIVASULU N.; RAMANJULU, S.; RAMACHANDRA-KINI, K.; PRAKASH, H. S.; SHEKAR-SHETTY, H.; SAVITHRI, H. S.; SUDHAKAR, C. Total peroxidase activity and peroxidase isoforms as modified by salt stress in two cultivars of fox-tail millet with differential salt tolerance. **Plant Science**, Strasbourg, v.141, p.1-9, 1999.

STRANGE, K. Cellular volume homeostasis. **Advances in physiology education**, v.28, p.155-159, 2004.

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

SZABADOS, L.; SAVOURÉ, A. Proline: a multifunctional amino acid. **Trends in plant science**, v. 15, p. 89–97, 2010.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 5 ed. Porto Alegre: Artmed, 2013. 819p.

TARDIN, F.D.; RODRIGUES, J. A. S. Cultivares. In: RODRIGUES, J. A. S. (Ed.). **Cultivo do sorgo**. 4. ed. Sete Lagoas: Embrapa Milho e Sorgo, 2008. (Embrapa Milho e Sorgo. Sistemas de produção).

TAVAKKOLI E, FATEHI F, COVENTRY S, RENGASAMY P, MCDONALD GK. Additive effects of Na⁺ and Cl⁻ ions on barley growth under salinity stress. **Journal of Experimental Botany**. 62:2189-2203. 2011.

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

TRAVASSOS, K.D.; SOARES, F.A.L.; GHEYHI, H.R.; SILVA, D.R.S.; NASCIMENTO, A.K.S.; DIAS, N.S. Produção de aquênio do girassol irrigado com água salobra. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**. Campina Grande, v. 15, p. 371–376, 2011.

UNITED STATES DEPARTMENT OF AGRICULTURE (USDA). **Production, Supply and Distribution**. Disponível em: <<http://www.usda.gov/wps/portal/usda/usdahome>>. Acesso em: 01 set. 2014.

- VAIDYANATHAN, H.; SIVAKUMAR, P.; CHAKRABARSTY, R.; THOMAS, G. Scavenging of reactive oxygen species in NaCl - stressed rice (*Oryza sativa* L.) - differential response in salt-tolerant and sensitive varieties. **Plant Science**, v.165, n. 10, p.1411-1418, 2003.
- WASEL, Y. Biology of Halophytes. **Academic Press**. New York. EEUU, 395 p. 1972.
- WILLADINO, L.; CAMARA, T. R. Tolerância das plantas à salinidade: Aspectos fisiológicos e bioquímicos. **Enciclopédia Biosfera**, v.6, p.1-23, 2010.
- 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. cap. 10, p. 303-330. 2004.
- XIONG L., ZHU J-K. **Salt-stress signal transduction**. (1):165–197. In: SCHEEL. D and WASTERNACK. C (eds). Plant Signal Transduction. Frontiers in Molecular Biology Series. Oxford University. 2002.
- YANCEY, P. H.; CLARK, M. E.; HAND S. C.; BOWLUS, R. D.; SOMERO, G. N. Living with water stress: evolution of osmolyte sustems, **Science**, v. 217, p. 1214-1222, 1982.
- YEMM, E. W.; COCKING, E. C. The determination of aminoacid with ninhydrin. **Analyst**, v. 80, p. 209-213, 1955.
- ZHANG, A.; JIANG, M.; ZHANG, J.; TAN, M.; HU, X. Mitogen-actived protein kinase is involved in abscisic acid-induced antioxidant defense and acts downstream of reactive oxygen species production in leaves of maize plants. **Plant Physiology**, v. 141 p. 475-487, 2006.
- ZHONGHUA, T.; YANJU, L.; XIAORUI, G. YNANGANG, Z. The combined effects of salinity and nitrogen forms on *Catharanthes roseus*: the role of. Internal ammonium and free amino acids during salt stress. **Journal of Plant Nutrition and Soil Science**. 174: 135-144. 2011.
- ZHU, J. -K. Regulation of ion homeostasis under salt stress. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 6, p. 441-445, 2003.