

**EFICIÊNCIA FOTOSSINTÉTICA E PROTEÇÃO OXIDATIVA EM MUDAS DE
CAJUEIRO ANÃO SUBMETIDAS AO ESTRESSE SALINO**

ANSELMO FERREIRA DA SILVA

**UNIVERSIDADE ESTADUAL DA PARAÍBA
CAMPINA GRANDE – PB**

FEVEREIRO DE 2016

**EFICIÊNCIA FOTOSSINTÉTICA E PROTEÇÃO OXIDATIVA EM MUDAS DE
CAJUEIRO ANÃO SUBMETIDAS AO ESTRESSE SALINO**

ANSELMO FERREIRA DA SILVA

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Agrárias da Universidade Estadual da Paraíba/Embrapa Algodão, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ciências Agrárias/Área de concentração: Agricultura Familiar e sustentabilidade.

Orientador: Prof. Dr. Josemir Moura Maia

Coorientador: Prof. Dr. Alberto Soares de Melo

CAMPINA GRANDE – PB

FEVEREIRO DE 2016

É expressamente proibida a comercialização deste documento, tanto na forma impressa como eletrônica. Sua reprodução total ou parcial é permitida exclusivamente para fins acadêmicos e científicos, desde que na reprodução figure a identificação do autor, título, instituição e ano da dissertação.

S586e Silva, Anselmo Ferreira da.
Eficiência fotossintética e proteção oxidativa em mudas de cajueiro anão submetidas ao estresse salino [manuscrito] / Anselmo Ferreira da Silva. - 2016.
93 p. : il.

Digitado.
Dissertação (Programa de Pós-Graduação em Ciências Agrárias) - Universidade Estadual da Paraíba, Pró-Reitoria de Pós-Graduação e Pesquisa, 2016.
"Orientação: Prof. Dr. Josemir Moura Maia, Pró-Reitoria de Pós-Graduação e Pesquisa".

1. Salinidade. 2. Anacardium occidentale. 3. Fotossíntese.
4. Estresse oxidativo. 5. Cajueiro. I. Título.

21. ed. CDD 583.77

**EFICIÊNCIA FOTOSSINTÉTICA E PROTEÇÃO OXIDATIVA EM MUDAS DE
CAJUEIRO ANÃO SUBMETIDAS AO ESTRESSE SALINO**

ANSELMO FERREIRA DA SILVA

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Agrárias da Universidade Estadual da Paraíba/Embrapa Algodão, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ciências Agrárias/Área de concentração: Agricultura Familiar e Sustentabilidade.

Apresentada em 25 de fevereiro de 2016

Banca Examinadora:



Prof. Silvanda de Melo Silva (D.Sc. Horticultura) – UFPB

Examinador



Prof. Carlos Henrique Salvino Gadêlha Meneses (D.Sc. Biotecnologia Vegetal) –UEPB

Examinador



Prof. Alberto Soares de Melo (D.Sc. Recursos Naturais) - UEPB

Coorientador



Prof. Josemir Moura Maia (D.Sc. Bioquímica) - UEPB

Orientador

A minha mãe Maria do Socorro Ferreira da Silva, meu pai Ariston Custódio da Silva e aos meus irmãos Airton e Állisson Rafael pela dedicação, companheirismo e amizade e por trilharem meus caminhos e mostrar-me como transformar obstáculos em oportunidades e aos demais Familiares por todo apoio moral.

DEDICO

A meu Deus, pai todo poderoso. No qual serei eternamente grato, por me disponibilizar a chance de concluir mais essa etapa, e em segurar a minha sobrinha Anna Luísa nos seus braços, me proporcionando todo sorriso, alegria e coragem, favorecendo essa conquista.

OFEREÇO

AGRADECIMENTOS

Primeiramente, a Deus pela proteção, saúde, força para estudar, fé, coragem e concepção de uma oportunidade para realizar minha missão na terra, além de iluminar meus caminhos mostrando-me sempre a trilha para alcançar a felicidade.

Ao meu pai Ariston Custodio da Silva, a minha mãe Maria do Socorro Ferreira da Silva, aos meus irmãos Airton Ferreira da Silva e Állisson Rafael Ferreira da Silva, pela verdadeira felicidade, amor, paz, harmonia e no momento que ocasiona um fracasso, me oferecem um consolo e uma segurança que não se encontram em qualquer outro lugar.

A Libório e Damião, no qual não mediram esforços para ajudar a mim e a minha família, em um dos momentos mais crucias em nossas vidas. Além de favorecer todo amparo, confiança, amizade, solidariedade e companheirismo.

Aos meus sobrinhos Luís Eduardo e Anna Luísa, por todo sorriso e alegria a cada vez que os vejo.

A minha tia Ana Osmar Ferreira da Silva C (*in memoriam*), embora fisicamente ausente, sentia sua presença ao meu lado, dando-me força.

E aos demais familiares pela ajuda, apoio moral e aos momentos vivenciados.

Ao meu orientador Josemir Moura Maia que foi fundamental para a realização deste trabalho, sugerindo leituras e ensinamentos ao longo dessa orientação, e por toda dedicação, apoio, paciência, companheirismo e amizade, no qual sempre me tratou como companheiro de trabalho e nunca como “professor/aluno”. Pela oportunidade de integrar o corpo executivo do Laboratório de Tecnologias da Produção Vegetal (LAPROV), proporcionando-me conhecimentos técnicos científicos.

Ao coorientador Alberto Soares de Melo, pelos ensinamentos e companheirismo.

Aos meus professores do Mestrado em Ciências Agrárias: Pedro Dantas, Germano Vêras, Alberto Soares de Melo, Carlos Henrique Salvino Gadelha Meneses, Josemir Moura Maia e Liziane Maria de Lima, pelos ensinamentos passados durante o período das disciplinas.

Aos integrantes do: Laboratório de Tecnologias da Produção Vegetal (LAPROV) em especial Emannuella, Valéria e Gisele, pelo companheirismo e enorme auxílio.

A Universidade Estadual da Paraíba – UEPB, pela aprendizagem e oportunidades concedidas.

A todos os amigos e funcionários do Campus IV da UEPB.

Ao Professor Sérgio Luiz Ferreira da Silva, por toda orientação, companheirismo, incentivo e auxílio laboratorial. Aos integrantes da equipe de fisiologia vegetal do laboratório do PPGPV de Serra Talhada-PE, e em especial, Carlos, Eugênio, Adaan, Edson e as “enzimetes” Andressa e Carla pelo companheirismo, amizade e enorme ajuda na condução do experimento.

Aos meus companheiros Pedro e Ygor pelo apoio e contribuição prestada.

A UFRPE (UAST), por disponibilizar a realização do experimento e conceder experiência.

Aos amigos da Pós-graduação: Walmir, Ubieli, Emannuella, Antônio, Carisa, Rayssa e a todos que conviveram comigo na UEPB, pelos momentos de trabalho, alegria, colaboração e companheirismo.

Ao secretário Danilo do Mestrado em Ciências que sempre atendia as minhas solicitações.

A Coordenação do Curso de Pós-Graduação em Ciências Agrárias, pela oportunidade de realização do curso. E à Pró-Reitoria de Pós-Graduação e Pesquisa, sempre apoiando e incentivando no que for preciso nos programas de pós-graduação.

A CAPES pela bolsa de estudo concedida.

Aos meus amigos Ataanison, Frankailma, Anderson, Rodrigo, Irina, Tássio, Juliana, Fernanda, Leonardo, Gaby e Juliana Tenório que compartilharam comigo a vivência fora da vida acadêmica, mostraram forte companheirismo e amizade.

Em especial a Ataanison, por ser meu design gráfico “particular”, auxiliando-me para que meus trabalhos fiquem com um toque especial. E a Juliana Tenório por toda motivação e dedicação para a consignação de critérios essenciais, proporcionando-me enorme ajuda em minha conclusão de pós-graduação e nos momentos de maiores dificuldades.

Aos meus companheiros de casa Ciro e Cezar (Campina Grande-PB) e Pedro e Eugênio (Serra Talhada-PE).

Enfim a todos os meus amigos e familiares que contribuíram diretamente ou indiretamente para a realização deste trabalho.

Muito Obrigado!

Que os vossos esforços desafiem as impossibilidades, lembrai-vos de que as grandes coisas do homem foram conquistadas do que parecia impossível.

(Charles Chaplin)

SUMÁRIO

	Pag.
LISTA DE FIGURAS	viii
LISTA DE ABREVIATURAS	xi
RESUMO	xiii
ABSTRACT	xv
1. INTRODUÇÃO	20
1.1. Objetivo Geral.....	22
1.2. Objetivos Específicos.....	22
2. REVISÃO DE LITERATURA	24
2.1. Importância do Cajueiro para o Nordeste.....	24
2.2. Estresses Abióticos no Nordeste.....	25
2.3. Fisiologia do Cajueiro Sob Salinidade.....	27
2.4. Respostas Fotossintéticas e Antioxidativas em Plantas Submetidas ao Estresse Salino.....	30
2.4.1. Fotossíntese.....	30
2.4.2. Estresse Oxidativo.....	32
3. MATERIAL E MÉTODOS	35
3.1. Obtenção do Material Vegetal.....	35
3.2. Condução dos Ensaios e Aplicação de Tratamentos.....	35
3.3. Delineamento Estatístico e Análise dos Dados.....	36
3.4. Avaliações.....	38
3.4.1. Trocas Gasosas e Fluorescência da Clorofila <i>a</i>	38
3.4.2. Indicadores Bioquímicos de Danos Oxidativos.....	39
Determinação do Conteúdo de H ₂ O ₂	39

Peroxidação de Lipídios (TBARS).....	40
3.4.3. Antioxidantes Enzimáticos e Não-Enzimáticos.....	40
Extração de Proteínas.....	40
Atividade da Enzima Dismutase do Superóxido (SOD).....	41
Atividade da Enzima Peroxidase de Ascorbato (APX).....	41
Atividade da Enzima Peroxidase de Fenóis (POX).....	41
Conteúdos de Ascorbato Reduzido (ASC).....	42
Conteúdos de Glutathiona Reduzida (GSH).....	42
3.4.4. Outras Medidas.....	43
Crescimento pela Massa Fresca.....	43
Conteúdos de Na ⁺ e K ⁺	43
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	44
4.1. Parâmetros de Crescimento e Conteúdo Iônico.....	44
4.2. Marcadores do Metabolismo Fotossintético.....	50
4.3. Marcadores de Estresse Oxidativo e Defesa Antioxidante.....	58
5. CONCLUSÕES.....	69
6. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	70

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** – Mapa mundi destacando em preto as áreas afetadas pela salinidade no solo. Destacou-se com a seta vermelha a região do semiárido brasileiro (SZABOLCS, 1985)..... 27
- Figura 2** – Abordagem simplificada das fases fotoquímica e bioquímica da fotossíntese. Os elétrons são captados através da fotólise da água e conduzidos ao fotossistema II. A luz solar então energiza os elétrons, os quais são transferidos até o citocromo b6/f, promovendo o bombeamento de hidrogênio, produzindo do gradiente eletroquímico necessário para a produção de adenosina trifosfato (ATP), fosforilando a adenosina difosfato (ADP). O ATP produzido é utilizado principalmente no ciclo de Calvin para fixação do CO₂ atmosférico (TAIZ e ZEIGER, 2013)..... 30
- Figura 3** – Abordagem simplificada da defesa antioxidativa. O superóxido produzido a partir da reação do oxigênio com elétrons desviados da cadeia transportadora de elétrons (CTE) é convertido a H₂O₂ pela dismutase de superóxido (SOD). O H₂O₂ é então convertido a H₂O e O₂ por uma das três enzimas: peroxidase de ascorbato (APX); Catalase (CAT) e Peroxidase de fenóis (POX). O excesso de O²⁻ e/ou H₂O₂ ocasionado pela ineficiência da remoção dessas espécies reativas de oxigênio pode causar danos oxidativos generalizados (MAIA et al., 2012)..... 32
- Figura 4** – Mudanças de cajueiro anão precoce, próximas aos 30 dias de exposição ao estresse salino. Serra Talhada-PE, 2016 36
- Figura 5** - Croqui da área experimental. Serra Talhada-PE, 2016..... 37
- Figura 6** - Sistema Portátil de Fotossíntese (LI-6400XT, LI-COR, EUA). Serra Talhada-PE, 2016..... 39
- Figura 7** – Massa fresca folha (A), massa fresca caule (B), massa fresca raiz (C) e razão parte aérea/raiz (D) em clones de cajueiro anão precoce (CCP 76 e CCP 09), cultivados sob condição controle e tratadas com doses de 0, 25, 50, 75 e 100 mM de NaCl por 30 dias. As

- letras sobre as barras indicam diferenças significativas testadas por Tukey ($p \leq 0,05$), sendo as letras minúsculas relacionadas aos clones e as maiúsculas às doses..... 45
- Figura 8** – Conteúdo de Na^+ (A), K^+ (B) em folhas, Na^+ (C), K^+ (D) nos caules e Na^+ (E) e K^+ (F) em raízes, de clones de cajueiro anão precoce (CCP 76 e CCP 09), cultivados sob doses de 0, 25, 50, 75 e 100 mM de NaCl por 30 dias. As letras sobre as barras indicam diferenças significativas testadas por Tukey ($p \leq 0,05$), sendo as letras minúsculas relacionadas aos clones e as maiúsculas às doses..... 47
- Figura 9** – Relação K^+/Na^+ em folhas (A), caules (B) e raízes (C) de clones de cajueiro anão precoce (CCP 76 e CCP 09), cultivados sob condição controle e tratadas com doses de 0, 25, 50, 75 e 100 mM de NaCl por 30 dias. As letras sobre as barras indicam diferenças significativas testadas por Tukey ($p \leq 0,05$), sendo as letras minúsculas relacionadas aos clones e as maiúsculas às doses..... 49
- Figura 10** – Taxa de assimilação de CO_2 (P_N) (A), concentração intercelular de CO_2 (C_I) (B), eficiência máxima de carboxilação (P_N/C_I) (C) e condutância estomática (g_s) (D) em folhas dos clones de cajueiro anão precoce (CCP 76 e CCP 09), cultivados sob condição controle e tratadas com doses de 0, 25, 50, 75 e 100 mM de NaCl por 30 dias. As letras sobre as barras indicam diferenças significativas testadas por Tukey ($p \leq 0,05$), sendo as letras minúsculas relacionadas aos clones e as maiúsculas às doses..... 52
- Figura 11** – Taxa de transpiração (E) (A), eficiência de uso de água (P_N/E) (B), taxa aparente de transporte e elétrons (ETR) (C) e excesso de elétrons para a fotossíntese (ETR/P_N) (D) em folhas dos clones de cajueiro anão precoce (CCP 76 e CCP 09), cultivados sob condição controle e tratadas com doses de 0, 25, 50, 75 e 100 mM de NaCl por 30 dias. As letras sobre as barras indicam diferenças significativas testadas por Tukey ($p \leq 0,05$), sendo as letras minúsculas relacionadas aos clones e as maiúsculas às doses..... 55
- Figura 12** – Eficiência quântica máxima do fotossistema II (F_v/F_m) (A), eficiência quântica do fotossistema II ($\Delta F/F_m'$) (B), quenching fotoquímico (qP) (C) e Quenching não fotoquímico (NPQ) (D) em folhas dos clones de cajueiro anão precoce (CCP 76 e CCP 09), cultivados sob condição controle e tratadas com doses de 0, 25, 50, 75 e 100 mM de NaCl por 30 dias. As letras sobre as barras indicam diferenças significativas testadas por Tukey ($p \leq 0,05$), sendo as letras minúsculas relacionadas aos clones e as maiúsculas às doses..... 58
- Figura 13** – Concentração de H_2O_2 (A) e peroxidação de lipídios (TBARS) (B), em folhas dos clones de cajueiro anão precoce (CCP 76 e CCP 09), cultivados sob condição controle e

tratadas com doses de 0, 25, 50, 75 e 100 mM de NaCl por 30 dias. As letras sobre as barras indicam diferenças significativas testadas por Tukey ($p \leq 0,05$), sendo as letras minúsculas relacionadas aos clones e as maiúsculas às doses..... 60

Figura 14 – Conteúdo de proteínas (Bradford), em folhas dos clones de cajueiro anão precoce (CCP 76 e CCP 09), cultivados sob condição controle e tratadas com doses de 0, 25, 50, 75 e 100 mM de NaCl por 30 dias. As letras sobre as barras indicam diferenças significativas testadas por Tukey ($p \leq 0,05$), sendo as letras minúsculas relacionadas aos clones e as maiúsculas às doses..... 62

Figura 15 – Concentração de ascorbato (ASC) (A) e concentração de glutathiona redutase (GSH) (B), em folhas dos clones de cajueiro anão precoce (CCP 76 e CCP 09), cultivados sob condição controle e tratadas com doses de 25, 50, 75 e 100 mM de NaCl por 30 dias. As letras sobre as barras indicam diferenças significativas testadas por Tukey ($p \leq 0,05$), sendo as letras minúsculas relacionadas aos clones e as maiúsculas às doses..... 65

Figura 16 – Dismutase do superóxido (SOD) (A), peroxidase do ascorbato (APX) (B) e peroxidase de fenóis (POX) (C), em folhas dos clones de cajueiro anão precoce (CCP 76 e CCP 09), cultivados sob condição controle e tratadas com doses de 25, 50, 75 e 100 mM de NaCl por 30 dias. As letras sobre as barras indicam diferenças significativas testadas por Tukey ($p \leq 0,05$), sendo as letras minúsculas relacionadas aos clones e as maiúsculas às doses..... 68

LISTA DE ABREVIATURAS

CAT	Catalase
APX	Ascorbato peroxidase
POX	Peroxidase de fenóis
SOD	Superóxido dismutase
ASC	Ascorbato
GSH	Glutationa redutase
EROs	Espécies reativas de oxigênio
O₂^{•-}	Superóxido de hidrogênio
H₂O₂	Peróxido de hidrogênio
OH[•]	Hidroxil
HO₂[•]	Perhidroxila
¹O₂	Oxigênio singleto
ROO[•]	Radicais peroxil
O₂	Oxigênio
XO	Corante alaranjado de xilenol
MFF	Massa fresca folha
MFC	Massa fresca caule
MFR	Massa fresca raiz
PA/R	Razão parte aérea/raiz
P_N	Taxa de assimilação de CO ₂
C_I	Concentração intercelular de CO ₂
P_N/C_I	eficiência máxima de carboxilação
E	Taxa de transpiração
P_N/E	Eficiência de uso de água
ETR	Taxa aparente de transporte e elétrons

ETR/P_N	Excesso de elétrons para a fotossíntese
F_v/F_m	Eficiência quântica máxima do fotossistema II
ΔF/F_m'	Eficiência quântica do fotossistema II
qP	Quenching fotoquímico
NPQ	Quenching não fotoquímico
TBARS	Peroxidação de lipídios
TCA	Ácido Tricloroacético
NBT	Nitroblue Tetrazolium
DTNB	5,5' ácido ditio-bis-nitrobenzóico
RN	Redutase de nitrato
GS	Glutamina sintetase
Na⁺	Sódio
K⁺	Potássio
Cl⁻	Cloro
NaCl	Cloreto de sódio
ATP	Trifosfato de adenosina
PS	Fotossistema
CO₂	Gás carbônico

RESUMO

SILVA, ANSELMO FERREIRA DA M.Sc., Universidade Estadual da Paraíba/Embrapa Algodão, FEVEREIRO de 2016. **Eficiência Fotossintética e Proteção Oxidativa em Mudanças de Cajueiro Anão Submetidas ao Estresse Salino.** Campina Grande, PB, 2015. 93 p. Dissertação (Pós-Graduação em Ciências Agrárias). Orientador: Prof. Dr. Josemir Moura Maia. Coorientador: Prof. Dr. Alberto Soares de Melo.

Os estresses abióticos são responsáveis pela perda de produção agrícola no mundo inteiro especialmente nas regiões semiáridas, onde prevalecem condições adversas como temperaturas elevadas associadas à seca, salinidade e radiação solar excessiva. Esses fatores, isoladamente ou em combinação, causam distúrbios intensos no metabolismo vegetal. A salinidade, especificamente, causa intensa redução da capacidade fotossintética, o que ocorre associado com a indução de danos oxidativos celulares. Nesse contexto, propôs-se avaliar a eficiência da fotossíntese e proteção oxidativa, processos metabólicos essenciais para a produtividade vegetal, em mudas de cajueiro anão precoce submetidas ao estresse salino. O estudo foi conduzido com plântulas, obtidas de sementes, utilizando duas progênies de cajueiro anão precoce (CCP 09 e CCP 76). As plântulas foram submetidas ao estresse salino com doses crescentes de NaCl (0 à 100 mM) por 30 dias. Durante esse período, foram avaliadas a capacidade fotossintética, por medidas de trocas gasosas e da atividade fotoquímica, e ao final do ensaio (30 dias de exposição ao sal) avaliou-se a proteção oxidativa, com base em indicadores bioquímicos de danos e proteção. Assim, possibilitou-se compreender que ambos os clones acumularam Na⁺ em todas as partes vegetais, promovendo a redução da massa fresca. No entanto, o clone CCP 09 acumulou K⁺ gradativamente em folha, favorecendo melhor crescimento da Parte aérea e restringindo os efeitos deletérios causados pelo sal. O estresse salino afetou drasticamente o aparato fotossintético, destacando-se o clone CCP 09, sobressaindo-se nas variáveis P_N, P_N/C_I e P_N/E, com exceção da C_I e E em relação ao CCP 76. O estresse salino promoveu o aumento de H₂O₂,

apenas para o clone CCP 09, enquanto que a peroxidação lipídica, reduziu drasticamente em ambos os clones. Os clones apresentam respostas antioxidantes específicas, tendo em vista a maior atividade enzimática (SOD, APX e POX) para o CCP 76 e não enzimática (ASC, GSH), além da atividade da POX para o CCP 09. Com base nos resultados, sugere-se que o melhor desempenho da relação Parte aérea/raiz no clone CCP 09 tenha sido causado pelo efeito protetor do K^+ em folhas e da relevante proteção antioxidativa não-enzimática promovida pelo ASC e GSH, além da atividade enzimática de POX. Essa proteção foi evidenciada no clone CCP09 devido a este ser mais eficiente na assimilação de carbono e no uso da água tecidual do que o CCP 76.

Palavras-chave: Salinidade; Fotossíntese; Estresse oxidativo; *Anacardium occidentale*.

ABSTRACT

SILVA, ANSELMO FERREIRA DA M.Sc., State University of Paraíba / Embrapa Cotton, FEBRUARY 2016. **Photosynthetic Efficiency and Oxidative Protection in Cashew seedlings dwarf Subjected to salt stress**. Campina Grande, PB, 2015. 93p. Dissertation (Postgraduate Diploma in Agricultural Sciences). Advisor: Prof. Dr. Josemir Moura Maia. Coorientador: Prof. Dr. Alberto Soares de Melo.

Abiotic stresses are responsible for the loss of agricultural production worldwide especially in semiarid regions, where prevailing adverse conditions such as high temperatures associated with drought, salinity and excessive solar radiation. These factors, singly or in combination, causes severe disturbances in the plant metabolism. Salinity, specifically, trigger severe reduction in photosynthetic capacity, which is associated with the induction of cellular oxidative damage. In this context, it was proposed to evaluate the efficiency of photosynthesis and oxidative protection, essential metabolic processes for plant productivity in dwarf cashew seedlings subjected to salt stress. The study was conducted with seedlings obtained from seeds, using two progenies of dwarf cashew (CCP 09 and CCP 76). Seedlings were subjected to salt stress with increasing doses of NaCl (0 to 100 mM) for 30 days. During this period, it were evaluated photosynthetic capacity, measures gas exchange and photochemical activity, and at the end of the trial (30 days of exposure to salt) was evaluated the oxidative protection, based on biochemical indicators of damage and protection. So, it is possible understood that both clones accumulate Na^+ in all plant parts, promoting a reduction in fresh weight. However, the CCP 09 clone accumulated K^+ gradually in leaves, favoring better growth of the aerial part and restricting the deleterious effects caused by salt. Salt stress drastically affected the photosynthetic apparatus, highlighting the clone CCP 09, pointing the P_N variables, P_N/C_I and P_N/E , with the exception of C_I and E in relation to CCP 76. The salt stress promoted the increase of H_2O_2 , only in clone CCP 09 while lipid peroxidation was dramatically reduced in both clones. Clones

present specific responses antioxidants, in view of the higher enzyme activity (SOD and APX POX) to the CCP 76 and non-enzymatic (ASC and GSH), in addition to the POX activity to CCP 09. Based on the results, it is suggested that the best performance of the relationship shoot/root in the clone CCP 09 was caused by the protective effect of K^+ in leaves and relevant non-enzymatic antioxidative protection promoted by ASC and GSH, besides the enzyme activity of POX. This protection was evidenced in clone CCP 09 due to this being more efficient in carbon assimilation and use of tissue water than CCP 76.

Keywords: Salinity; photosynthesis; oxidative stress; *Anacardium occidentale*.

1. INTRODUÇÃO

Um das espécies mais importantes em termos socioeconômico, cultivadas nas regiões tropicais é o cajueiro, ocupando uma área estimada de 3,39 milhões de hectares. A amêndoa comestível e o líquido da casca da castanha são incluídos como seus principais produtos de expressão econômica (BARROS et al., 2009). Segundo a FAO e STAT (2011) a maior produtividade mundial destacou: Vietname (30%) seguido por Nigéria (19%), Índia (16%), Costa do Marfim (11%), Brasil (5%), Indonésia (3%), Filipinas (3%), Guiné-Bissau (3%), Benim (2%) e Moçambique (2%).

No Brasil, a cajucultura tem ampla importância econômica, por uma produtividade de 228.796 t ha⁻¹ de castanha de caju na safra de 2016 (IBGE, 2016). A produção e a comercialização da castanha de caju representa uma atividade tradicional na Região Nordeste com 226.938 t ha⁻¹, sobretudo nos estados do Ceará, Rio Grande do Norte e Piauí. A atividade proporciona grande potencial para a geração de renda, emprego, como também o desenvolvimento, tanto na propriedade rural quanto nas agroindústrias localizadas nas zonas urbanas (ARAÚJO e ARAÚJO, 2014 e IBGE, 2016).

Na Região Nordeste do Brasil o problema mais significativo da cajucultura, tem sido a baixa produtividade dos pomares, com cerca de menos de 220 kg.ha⁻¹ de castanha. Assim, a seleção deve ser direcionada para a aquisição de plantas com elevada produtividade em kg.ha⁻¹ em regime de sequeiro (PESSOA et al., 1995).

O porte do cajueiro reflete enorme importância em frutíferas perenes, uma vez que os clones do tipo anão precoce possuem porte baixo, facilitando práticas de manejo, como poda e combate a pragas e doenças, de difícil execução ou inviáveis em pomares de cajueiro do tipo comum (BARROS et al., 2000). O cultivo do cajueiro anão precoce concentra-se tradicionalmente na Região do Nordeste, situada dentro da zona semiárida (SILVA et al., 2011) apresentando precipitações pluviométricas irregulares, com altas temperaturas durante todo o ano e elevada luminosidade, entretanto a cultura responde bem as condições climáticas.

Neste contexto nos últimos anos, foram desenvolvidas diversas pesquisas sobre os efeitos do estresse salino no desenvolvimento do cajueiro anão precoce e, em geral, observou-se que o crescimento da planta jovem é severamente afetado pela salinidade à medida que aumenta a concentração de sais no ambiente radicular (ALVAREZ-PIZARRO et al., 2009; FERREIRA-SILVA et al., 2008). Tais efeitos também foram observados quando o cajueiro encontrava-se na fase de plântula (ABREU et al., 2008). Na planta quando adulta, porém, não foram observados quaisquer efeitos decorrentes da exposição aos sais (AMORIM et al., 2010).

Um dos estresses abióticos que mais limitam a produção agrícola é o causado por sal, em razão de seus efeitos no desenvolvimento vegetal, os quais podem ser de natureza iônica, osmóticas ou ambas (HASEGAWA et al., 2000). Os efeitos iônicos resultam da elevada absorção de íons, especialmente Na^+ e Cl^- , que alteram a homeostase da célula quando em altas concentrações, enquanto os efeitos osmóticos, decorrentes da redução do potencial hídrico do meio de crescimento, ocasionando a diminuição da disponibilidade de água para a semente, plântula e/ou planta (HASEGAWA et al., 2000; ZHU, 2003).

A germinação e o estabelecimento da plântula são inibidos pelo estresse salino, em varias espécies. Isso acontece não apenas devido a redução do gradiente de potencial hídrico entre a semente e o solo, como também ao metabolismo ser alterado de forma significativa, levando a inibição da mobilização das reservas e aos distúrbios no sistema de membranas do eixo embrionário (PRISCO, 1987).

A intensidade com que o estresse salino afeta a germinação, depende primordialmente de um conjunto de fatores relacionados à semente (vigor, forma e morfologia da testa), assim como ao tipo de sal (concentração salina e tempo de exposição), as condições ambientais as quais a semente esta sujeita (temperatura, luminosidade, oxigênio e umidade relativa do ar) (WAHID et al., 1999). Entre os processos fisiológicos afetados pelo estresse salino destaca-se a assimilação do CO_2 e a síntese de proteínas, limitando a capacidade produtiva das plantas. Quando submetido à produção de mudas este efeito é mais pronunciado, uma vez que nesta fase as plântulas estão mais susceptíveis aos efeitos do sal (SOUSA et al., 2013). Ocasionalmente a produção excessiva de espécies reativas de oxigênio (EROs), especifica em causar danos celulares, proveniente da alta exposição salina. Tendo em vista, que as plantas, desenvolvem mecanismos de defesa contra o mesmo, restringindo prejuízos celulares.

Dentre os mecanismos de defesa, as enzimas dismutase do superóxido (SODs) são a primeira linha de defesa contra as EROs, onde as metalo-enzimas as quais são responsáveis por catalisar a reação de dismutação dos radicais $\text{O}_2^{\cdot -}$, oxidando em H_2O_2 e O_2 (MITTLER, 2002; BHATTACHARJEE, 2010). O H_2O_2 é desmoutado pela atividade de antioxidantes enzimáticos

como APX e POX e não enzimáticos como ASC e GSH, oxidando em H_2O e O_2 . No qual, a APX exige o ácido ascórbico (ASC) como redutor, permitindo assim a eliminação do H_2O_2 (LOCATO et al., 2010; SHARMA et al., 2012), e a POX partindo da oxidação de monofenóis utilizados como fonte doadora de elétrons na remoção de EROs (PASSARDI et al., 2004). No entanto, o ascorbato (ASC) é considerado o substrato antioxidante principal para redução do H_2O_2 , sendo considerado um metabolito essencial no metabolismo oxidativo e manutenção das funções vitais celular (NOCTOR e FOYER 1998; NAKANO e ASADA, 1987; GRATÃO et al., 2005).

A avaliação de plantas de cajueiro com processos metabólicos essenciais mais resistentes ao estresse salino, como a proteção oxidativa e a uma melhor taxa fotossintética, não foram ainda realizados. Esses estudos seriam de grande importância para a geração de conhecimentos possibilitando a produção de mudas mais aclimatadas em áreas do semiárido brasileiro, contendo problemas de salinidade.

1.1 Objetivo Geral

Elucidar os mecanismos fisiológicos e bioquímicos envolvidos com a eficiência fotossintética e a proteção oxidativa em mudas de cajueiro expostas à salinidade.

1.2 Objetivos Específicos

- Verificar a intensidade do estresse causado pela salinidade com base nas determinações de massa fresca e conteúdos de Na^+ e de K^+ em plântulas de cajueiro;
- Avaliar as variações nas trocas gasosas por medidas de condutância estomática (g_s), transpiração (E), assimilação de CO_2 (P_N), concentração intercelular de CO_2 (C_I), estimativa da eficiência de carboxilação instantânea (P_N/C_I) e eficiência de uso de água (P_N/E) em plântulas de cajueiro na ausência e presença de salinidade;
- Avaliar os índices da eficiência fotoquímica por medidas da taxa aparente de transporte de elétrons (ETR) e excesso de elétrons para a fotossíntese (ETR/ P_N), quenching fotoquímico (qP) e não fotoquímico (NPQ), eficiência quântica ($\Delta F/F_m'$) e quântica máxima (F_v/F_m) do PSII;

- Constatar a ocorrência de danos oxidativos com base nos conteúdos de peróxido de hidrogênio (H_2O_2), TBARS e oxidação de proteínas em folhas;
- Estimar os conteúdos dos antioxidantes não enzimáticos (ascorbato e glutathiona);
- Avaliar as mudanças na capacidade de proteção oxidativa com base na atividade das enzimas APX, POX e SOD.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1. Importância do Cajueiro para o Nordeste

Dentre as espécies frutíferas nativas do Nordeste, destaca-se o cajueiro (*Anacardium occidentale* L.), pois possui elevada potencialidade tanto para o consumo fresco do pseudofruto, quanto para o processamento industrial deste e da amêndoa. Além do consumo fresco do pedúnculo, cujo paladar é bastante peculiar, diversos são os produtos obtidos a partir do pedúnculo rico em vitamina C, e entre esses os sucos, refrigerantes, cajuína, doces, geleias, néctares, farinhas e bebidas alcoólicas. Parte desses produtos são industrializados, sendo Brasil o país pioneiro e líder de seu aproveitamento (RABBANI et al., 2012).

A cajucultura no Brasil é distribuída em várias regiões, concentrando-se na região Nordeste, respondendo por 94% da produção nacional, sendo os maiores plantios localizados principalmente nas faixas litorâneas e de transição dos estados do Ceará, Piauí e Rio Grande do Norte. O fruto do cajueiro, a castanha como matéria-prima alimenta um parque industrial formado por dezenas de mini fábricas em sua maioria e fábricas de grande porte, minoritariamente, responsáveis pela obtenção da amêndoa de castanha de caju, destinada em sua maioria à exportação, gerando em média divisas superiores de US\$ 220 milhões anuais (BARROS et al., 2009).

Esta cultura é uma das atividades agrícolas mais importantes no Nordeste brasileiro, quer seja no aspecto social (grande número de empregos) quer seja no econômico, através da exportação da castanha (FERREIRA-SILVA et al., 2009). Segundo a Federação da Indústria e Comércio do Estado do Ceará (FIEC, 2012) só no Estado do Ceará, no ano de 2012 foram comercializados mais de 160,1 milhões US\$ em castanhas, representando 13,6% do total de exportações. O desempenho, no entanto, é 16% menor que em 2011, quando foram vendidos mais de 190,5 milhões US\$. Em todos os casos, a produtividade dessa cultura é extremamente baixa quando comparada com o seu potencial de produção. Segundo (FIEC, 2012), a capacidade

instalada de beneficiamento da indústria cearense foi de aproximadamente 300.000 toneladas por ano, mas trabalhou com menos de 100.000 toneladas por ano. Em todo o Nordeste, são 600.000 toneladas que poderiam ser processadas, e esse potencial não está sendo bem explorado.

Visando a melhoria dos plantios, Governos de Estados do Nordeste como a Paraíba, Rio Grande do Norte e Ceará sempre investem em melhorias da cajucultura, inclusive para a agricultura familiar. Por exemplo, em 2012, o Governo do Estado da Paraíba investiu 49 milhões de dólares na agricultura com recursos do Fundo Internacional de Desenvolvimento Agrícola, contemplando, dentre outras atividades, a cajucultura (PARAÍBA, 2012). No Rio Grande do Norte em 2012 foi iniciado um programa de investimento na cajucultura com apoio do Banco do Nordeste, visando o aumento da produtividade na região do Oeste Potiguar (EMATER, 2011). Em 2000, no Estado do Ceará, outro programa importante promoveu o aumento da produtividade através da substituição de copas em cajueiros improdutivos, com a introdução de clones de cajueiro anão precoce (BARROS et al., 2000). No entanto, o uso de mudas de qualidade inferior causam prejuízos econômicos pela falta de aproveitamento de todo o potencial produtivo regional.

No Brasil, o trabalho inicial de melhoramento do cajueiro anão precoce constou de uma seleção fenotípica individual, seguido pelo controle anual da produção nas plantas selecionadas. Esse trabalho teve início em 1965 na Estação Experimental de Pacajus-CE. Essa metodologia, embora simples e de ganhos genéticos reduzidos, permitiu o lançamento comercial dos primeiros clones CCP 06 e CCP 76, em 1983, e CCP 09 e CCP 1001, em 1987 e, ainda dos clones EMBRAPA 50 e 51 (NETO et al., 2013). A existência de poucos clones comerciais de cajueiro anão, recomendados para o plantio comercial na região, associado com a base genética excessivamente estreita, que originou esses clones (RABBANI et al., 2012; NETO et al., 2013), caracterizam claramente uma situação de vulnerabilidade genética.

2.2. Estresses Abióticos no Nordeste

Entre os estresses abióticos no Nordeste, a salinidade nos solos se destaca por apresentar sais solúveis em quantidades suficientes para interferir no desenvolvimento da maioria das espécies cultivadas (Figura 1). Isto não se refere a uma quantidade determinada de sais, mas depende da espécie da planta, da textura, da capacidade de armazenagem de água no solo e da composição do sais. Portanto, o critério para se distinguir solos salinos de não salinos é arbitrário. Mesmo assim, considera-se o extrato de saturação de um solo salino o que tem uma condutividade elétrica (CE) maior que 4 mmho.cm^{-1} ou $4 \text{ deciSiemens.m}^{-1}$ (equivalente a 40 mM

NaCl.L^{-1}) e uma percentagem de sódio trocável (PST) menor que 15 (ADAMS e SHIN, 2014). Solos salinos com PST maior que 15 são denominados de salino sódicos e apresentam pH elevado e são, normalmente, impermeáveis a água e a aeração, quando os sais solúveis são removidos por lixiviação. Contudo, a CE do extrato de saturação não é um indicador suficiente para o cultivo de plantas em solos salinos por dois motivos principais: (1) a concentração real de sais na superfície radicular pode ser maior que no solo propriamente dito e (2) a CE caracteriza apenas o conteúdo total de sais, mas não expressa sua composição (SOIL SCIENCE SOCIETY OF AMÉRICA, 1987). As principais alterações químicas provocadas pela salinização dos solos são decorrentes da composição e balanço de cátions nos complexos de troca e na solução do solo, com reflexos no pH, na capacidade de troca iônica e disponibilidade de nutrientes (BARRAGÁN et al., 2012; CAO, et al., 2016). O excesso de sais provoca diminuição na pressão osmótica e toxicidade para o desenvolvimento da fauna e flora, diminuindo as taxas de mineralização e humificação da matéria orgânica, favorecendo a redução na fertilidade dos solos (GURMANI, et al., 2011; HUSSAIN et al., 2015).

A formação de solos salinos e sódicos é comum nas regiões áridas e semiáridas, em função da baixa precipitação e à alta taxa de evaporação (Figura 1). Por isso, os sais não são lixiviados, acumulando-se em quantidades prejudiciais ao crescimento normal das plantas. A irrigação de zonas com baixa precipitação pluviométrica tornou-se uma alternativa para a expansão de terras agrícolas. O mapeamento das áreas irrigáveis foram efetuados por diversos órgãos governamentais, estando em curso, atualmente, grandes projetos de irrigação, pública e privada, a exemplo do que vem ocorrendo no Vale do submédio São Francisco e nos Perímetros Irrigados do DNOCS. Esforços têm sido dispendidos por governantes no sentido de ampliar a fronteira agrícola da Região Nordeste, com aproveitamento dos escassos recursos hídricos e edáficos existentes nos 98% restantes da região, utilizando-se, para tanto, os poços amazonas em áreas de aluvião, os escavados nos rios e a pequena açudagem (SILVA, 2004).

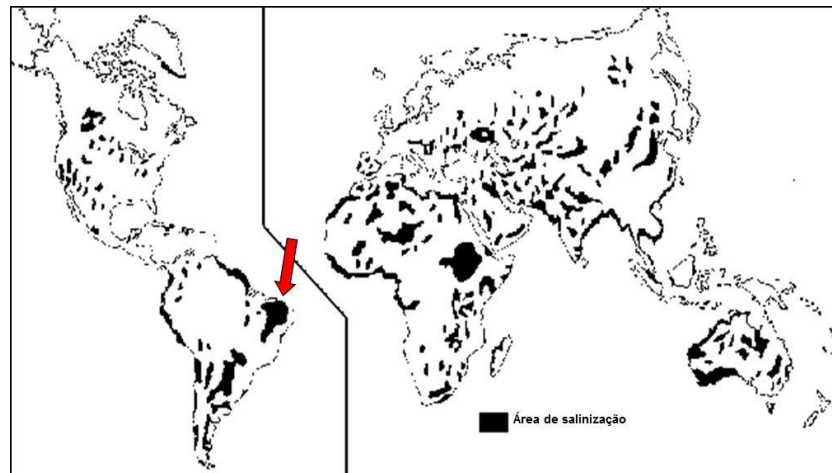


Figura 1 – Mapa mundo destacando em preto as áreas afetadas pela salinidade no solo. Destacou-se com a seta vermelha a região do semiárido brasileiro (SZABOLCS, 1985).

Molinier et al. (1989), trabalhando em parcelas de solo Bruno não cálcico na região de Sumé, nos Carirís Velhos da Paraíba, observaram que a água da chuva, após escoamento superficial, tem sua concentração salina aumentada em até quatro vezes. No mesmo solo, após infiltração e coleta no nível dos drenos, essa concentração pode aumentar mais de cinquenta vezes. Mesmo a água de boa qualidade pode conter 100 a 1.000 g sal.m⁻³. Portanto, a aplicação anual de 100.000 m⁻³ ha⁻¹, entre 1 e 10 t de sais são adicionadas ao solo. Em decorrência da transpiração e evaporação da água, os sais solúveis se acumulam no solo e têm que ser removidos periodicamente pela lixiviação e drenagem. Mas mesmo quando se aplica tecnologia apropriada a esse tipo de solo, eles apresentam concentrações salinas que frequentemente impedem o crescimento das culturas de baixa tolerância ao sal.

A tolerância salina, embora seja relativamente baixa na maioria das espécies cultivadas, pode ocorrer grande variabilidade genética não apenas entre espécies, mas também, entre cultivares dentro de uma espécie. Portanto, a seleção de espécies tolerantes não é apenas um fator importante para a produção agrícola em regiões áridas e semiáridas, mas ela pode servir de potencial para o aproveitamento da água salina para o cultivo (PONTE et al., 2011).

Existem três componentes de estresse principais para o crescimento da planta em meio salino: (1) déficit hídrico, proveniente do potencial de água mais baixo na raiz; (2) toxicidade iônica associada à absorção excessiva, principalmente de Na⁺ e Cl⁻; (3) desbalanço nutricional em função da redução na absorção e/ou no transporte de nutrientes para a parte aérea da planta. Normalmente, não é possível prever a contribuição relativa destes 3 componentes,

tendo em vista que muitos fatores estão envolvidos, podendo-se incluir: a concentração iônica e sua relação com o substrato, a duração do tempo de exposição, espécie/cultivar, o estágio de desenvolvimento da planta, parte da planta e condições ambientais. A exposição em longo prazo de uma planta pode, por exemplo, resultar na toxicidade iônica nas folhas mais velhas e em déficit hídrico nas folhas mais novas (FERREIRA-SILVA et al., 2012; MAIA et al., 2012)

Nas três situações, o crescimento da parte aérea e a redução na taxa de crescimento foliar são visivelmente afetados (FERREIRA-SILVA et al., 2009). Em condição de toxicidade iônica e desbalanço nutricional também podem ser observados no aparecimento de danos na folhagem (clorose marginais e necroses nas folhas maduras) que em alguns casos, ocorrem mesmo em baixos níveis de salinização de NaCl (MAAS, 1993; FERREIRA-SILVA et al., 2009).

Na cajucultura moderna, alguns estudos já tem demonstrado a existência de variabilidade genética, entre alguns genótipos de cajueiro, em relação a caracteres bioquímicos e fisiológicos envolvidos na resistência a salinidade (FERREIRA-SILVA et al., 2009; FERREIRA-SILVA et al., 2010; PONTE et al., 2011). Esses estudos são ainda preliminares, porém sugerem a necessidade da realização de mais pesquisas visando uma melhor caracterização desses marcadores metabólicos relacionados com processos fisiológicos chave para a resistência a estresses abióticos, como a eficiência fotossintética e a proteção foto-oxidativa. Apesar disso, o volume de informações técnico-científicas para a escolha de clones de cajueiro anão precoce frente a condições ambientais adversas ainda é bastante restrito.

Portanto, a seleção de clones mais tolerantes a salinidade, representa um importante passo para a expansão e sustentabilidade da cultura do cajueiro. Por sua vez, o conhecimento dos caracteres fisiológicos mais importantes na tolerância é essencial para dar suporte, a programas de seleção e melhoramento genético.

2.3. Fisiologia do Cajueiro Sob Salinidade

Apesar do cajueiro ser cultivado intensivamente na faixa litorânea da região Nordeste do Brasil, portanto em condições sujeitas à salinidade, são escassos os trabalhos sobre as respostas da espécie ao estresse salino. Freitas et al. (2013) e Torres et al. (2014), em mudas de cajueiro anão submetidos a diferentes níveis de estresse salino, chegaram a conclusão que as plantas jovens de cajueiro mostraram-se moderadamente sensíveis a salinidade. Essa espécie é capaz de acumular grande quantidade de prolina nas suas folhas em resposta ao NaCl (AMORIM, et al. 2010). As atividades de redutase de nitrato (RN) e glutamina sintetase (GS) em folhas de mudas

de cajueiro submetidas a 50 e 100 mM de NaCl apresentaram respostas opostas: enquanto a primeira enzima se mostrou sensível a segunda teve sua atividade estimulada (VIÉGAS et al., 1999; AMORIM, et al. 2010), indicando que RN esteve relacionada com o crescimento e GS envolvida com o suprimento de glutamato para a síntese de prolina.

A sensibilidade de mudas de cajueiro anão ao NaCl foi fortemente relacionada com a redução do crescimento e acumulação progressiva de Na^+ e Cl^- nos tecidos vegetais Freitas, et al. (2013). Após longa exposição ao NaCl observou-se redução nas concentrações de K^+ e NO_3^- especialmente nas folhas e raízes do clone CCP06 (FREITAS et al., 2013). O decréscimo no conteúdo relativo de água e senescência seguida de abscisão nas folhas mais velhas das plantas de cajueiro anão cultivadas em vermiculita e estressadas com NaCl (MATOS, 2001; PONTE et al., 2011) sugerem que o efeito osmótico foi mais importante do que o efeito de toxicidade iônica como aqueles observados por Viégas (1999), trabalhando em condições de solução nutritiva. Portanto, o tipo de substrato deve influenciar no tipo de resposta de mudas de cajueiro expostas ao excesso de sais no sistema radicular. Essas respostas (osmótica *versus* iônica) aparentemente dependem da homeostase estabelecida entre a taxa de crescimento e a taxa de absorção dos íons salinos.

A princípio, a tolerância ao sal pode ser alcançada por meio da exclusão ou inclusão do sal. A adaptação por meio da exclusão do sal requer mecanismos para evitar um déficit hídrico interno. A adaptação por meio da inclusão pode ocorrer por uma alta tolerância ao Na^+ e Cl^- , ou evitando-se altas concentrações salinas no tecido. Embora possa se fazer uma distinção clara entre “includoras” e “excludoras” de sais, existe, na realidade, um espectro contínuo de diferentes graus de inclusões e exclusões, entre Na^+ e Cl^- e entre diferentes partes e órgãos das plantas (MIAN et al., 2011). Diferenças na capacidade de exclusão de Na^+ e Cl^- existe entre os diversos cultivares de uma espécie (FERREIRA-SILVA et al., 2010).

Nos tipos “includores” a partição de Na^+ e Cl^- em vários tecidos e órgãos da parte aérea é um mecanismo de grande importância. Essa partição pode ocorrer entre folhas jovens e velhas, entre tipos de células e entre órgãos vegetativos e reprodutivos. A restrição à importação de Na^+ e Cl^- para folhas jovens é uma característica de espécies tolerantes ao sal. Para a tolerância à salinidade não é apenas a quantidade de sais totais na parte aérea da planta que deve ser levado em conta, mas, principalmente, a capacidade de manter um gradiente de Na^+ e Cl^- entre as folhas velhas e novas, restringindo a importação para as folhas jovens (AMORIM, et al. 2010; PONTE et al., 2011).

2.4. Respostas Fotossintéticas e Antioxidativas em Plantas Submetidas ao Estresse Salino

2.4.1. Fotossíntese

A fotossíntese é composta de dois diferentes processos: as reações da fase luminosa e as de fixação de carbono (Figura 2). A fixação de carbono requer a energia do ATP e equivalentes carregadores de elétrons NADPH gerados pelas reações da fase luminosa. As reações da fase luminosa consistem de uma série de etapas que envolvem quatro complexos proteicos localizados na membrana do tilacóide, incluindo dois fotossistemas (PSII e PSI), um complexo citocromo *b₆f* e uma sintase de ATP (NELSON e BEN-SHEM, 2004; NELSON e YOCUM, 2006). Os fótons absorvidos pelos complexos antena de cada PS são convertidos em energia de excitação, que é necessária para induzir a separação de cargas no centro de reação (VASSILIEV e BRUCE, 2008; MUH et al., 2012). A separação de carga dirige o transporte de elétrons entre os dois fotossistemas para gerar NADPH e ATP no processo (NELSON e BEN-SHEM, 2004). Os quatro supercomplexos nas membranas do tilacóide, cooperam em série para realizar as reações da fase luminosa (ANDERSSON e ANDERSON, 1980; KOURIL et al., 2012; NEVO et al., 2012).

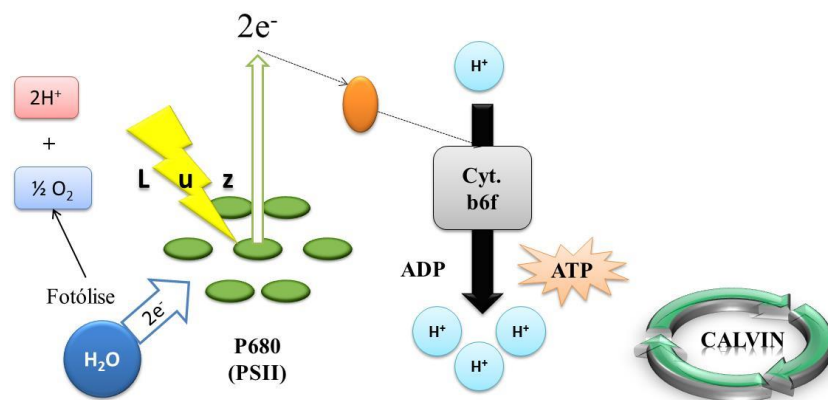


Figura 2 – Abordagem simplificada das fases fotoquímica e bioquímica da fotossíntese. Os elétrons são captados através da fotólise da água e conduzidos ao fotossistema II. A luz solar então energiza os elétrons, os quais são transferidos até o citocromo *b₆f*, promovendo o bombeamento de hidrogênio, produzindo o gradiente eletroquímico necessário para a produção de adenosina trifosfato (ATP), fosforilando a adenosina difosfato (ADP). O ATP produzido é utilizado principalmente no ciclo de Calvin para fixação do CO₂ atmosférico, adaptado de (TAIZ e ZEIGER, 2013).

As plantas crescem sob contínuas mudanças das intensidades de luz, dessa forma a luz é o fator ambiental mais dominante na regulação das atividades fotossintéticas (NISHIYAMA et al., 2001; VASS, 2012). Aliás, a fotossíntese é o primeiro alvo fisiológico de outros estresses ambientais, tais como a salinidade, altas temperaturas e seca (MUNNS e TESTER, 2008; LIU e HUANG, 2008; CHAVES et al., 2009).

Sob condições de estresse salino, os níveis de salinidade e a área foliar geralmente estão inversamente relacionados. Com o aumento da salinidade, a perda de água pela planta através da transpiração tende a diminuir, enquanto que a respiração aumenta, levando a reduções drásticas na acumulação de CO₂ por unidade de área foliar. Menores taxas de fixação de CO₂ durante o período luminoso podem ser causadas pelo déficit hídrico, fechamento parcial dos estômatos, perda de turgor das células do mesófilo através da acumulação de sais no apoplasto ou pelo efeito tóxico dos íons (RENTSCH, 1996). A hiperosmolaridade também diminui o potencial osmótico da solução do solo e restringe a absorção de água pelas raízes; isto também causa um aumento significativo na resistência estomática e redução na assimilação fotossintética de CO₂. (MELONI et al., 2003).

A salinidade reduz a assimilação de CO₂, a condutância estomática e o potencial hídrico em folhas de citrus (WALKER et al., 1982). Huang et al., (1994) observaram decréscimos significantes na condutância estomática e na taxa fotossintética em trigo (*Triticum aestivum* L.) exposto a 50 mM de NaCl. O acúmulo tóxico de Na⁺ e Cl⁻ nas folhas tem sido correlacionado ao fechamento de estômatos e a fatores não estomatais, tais como redução no conteúdo clorofílico, ambos limitando a formação de fotoassimilatos (ROMERO e SYVERTSEN, 1996). Em arroz a baixa concentração de NaCl não afetou a taxa fotossintética exceto nas folhas mais velhas, sendo o decréscimo na fotossíntese líquida foi inversamente relacionado com a concentração de Na⁺ foliar (YEO et al., 1991).

Nas plantas submetidas ao estresse salino em experimentos de longo prazo, a resposta ao NaCl pode ser estimada pela concentração salina máxima tolerada pelas folhas em expansão. Portanto, a taxa das folhas mortas se aproximar da taxa de expansão das folhas novas a área fotossintética se tornará bastante reduzida para suportar um crescimento contínuo (MUNNS e TERMAAT, 1986). Assim, mecanismos de resistência contra a salinidade em plantas exibem uma grande complexidade específica entre os genótipos. Embora a capacidade de exclusão de Na⁺ de alguns genótipos de cajueiro seja reconhecidamente associada com certas características favoráveis a resistência à salinidade (FERREIRA-SILVA et al., 2009), mecanismos bioquímicos e fisiológicos envolvidos entre genótipos ainda são pobremente caracterizados (FERREIRA-SILVA et al. 2010).

2.4.2. Estresse Oxidativo

Além do fotodano aos centros de reações, a exposição a forte irradiância causa superexcitação do aparato fotossintético que induz a produção de espécies reativas de oxigênio (EROs) (NISHIYAMA et al., 2001; VASS, 2012). Quando as plantas absorvem mais luz do que elas podem usar pela fotoquímica há um excesso de fornecimento de elétrons do complexo de evolução do oxigênio (fotólise da água) sobre a saída de elétrons através da redução de CO₂ na fixação de carbono, nas reações do ciclo de Calvin. Isto leva a acumulação de elétrons dentro do aparato fotossintético. Em paralelo, a pressão parcial de O₂ é crescente devido aos altos níveis de clivagem da água. Sob condições de alta incidência de luz, contudo, o relaxamento do estado de energia de um composto específico ocorre muito mais lentamente porque a cadeia de transporte de elétrons esta sobrecarregada, assim aumentando a probabilidade de transferência de energia para o O₂ (NIYOGI, 1999). Nestas circunstâncias, quantidades consideráveis de energia é transferida das clorofilas ao O₂, e com isto altos níveis de EROs são formados (NISHIYAMA et al., 2006).

As EROs mais proeminentes são os radicais superóxido (O₂^{•-}), os radicais perhidroxila (HO₂[•]), peróxido de hidrogênio (H₂O₂), hidroxil (OH[•]) e o oxigênio singlete (¹O₂). O O₂^{•-}, H₂O₂ e OH[•] são produzidos como resultado do transporte de elétrons, enquanto o ¹O₂ é produzido como resultado da transferência de energia de excitação (ASADA, 1999). Particularmente H₂O₂ pode facilmente atravessar as membranas biológicas e causar danos às células (KRIEGER-LISZKAY, 2005; VAN BREUSEGEM e DAT, 2006). Além disso, quando a disponibilidade de NADP⁺/NADPH for essencialmente reduzida, o lado acceptor do PSI e ferredoxina podem reduzir diretamente o oxigênio molecular (MEHLER, 1951), formando O₂^{•-} que é transformado em H₂O₂ pela dismutase do superóxido (SOD) (ASADA, 2006) (Figura 3). O peróxido de hidrogênio, por sua vez pode ser transformado em OH[•] e OH⁻ por ligantes de metais reduzidos (reação de Fenton) como o ferro-enzofre (MITTLER, 2002). Assim, nas organelas e membranas celulares o dano oxidativo pode se propagar rapidamente, desencadeando reações em cadeia geradoras de radicais peroxil (ROO[•]), particularmente em membranas enriquecidas com ácidos graxos insaturados, tais como tilacóides ou membrana plasmática (NIYOG, 1999).

Sendo a principal fonte de formação de EROs, o aparato fotossintético é também a estrutura mais suscetível de ser danificada. O alvo principal de dano fotooxidativo é o fotossistema II (PSII), especialmente a proteína do seu centro de reação D1, que esta ligada a maioria dos cofatores envolvidos na separação de carga e transporte de elétrons (BARBER e ANDERSON, 1992; ARO et al., 1993; YAMAMOTO et al., 2008). O dano oxidativo a qualquer

parte dos fotossistemas diminui a eficiência e a taxa máxima de fotossíntese, um processo chamado de foto-oxidação ou fotoinibição (KOK, 1956; MATSUBARA e CHOW, 2004).

Para evitar formação massiva de radicais, as plantas desenvolveram vários mecanismos para prevenir ou reduzir danos oxidativos durante a exposição à alta luz. Eles incluem várias vias alternativas de dissipação de energia (como o fototropismo e movimento foliar, redução do tamanho dos complexos antena, estado de transição e ciclo das xantofilas) e múltiplos sistemas antioxidantes (JALEEL et al., 2009).

Entretanto, a estratégia de defesa básica para prevenir o dano oxidativo é desintoxicar EROs. Como este mecanismo é sempre ativo, tanto o transporte de elétrons fotossintético como o respiratório mitocondrial tem um vazamento basal de EROs (ZHANG et al., 2011; FOYER et al., 2012). Cerca de 5% dos elétrons são conferidos ao oxigênio também sob condição ambiente (SCHOPFER e BRENNICKE, 1999). A eliminação das EROs é realizada através de diferentes enzimas e alguns antioxidantes de baixo peso molecular, tais como ascorbato (vitamina C), glutathione e α -tocoferol (vitamina E) (ASADA, 2006; JALEEL et al., 2009). Duas enzimas que desempenham um papel importante na desintoxicação de EROs no cloroplasto: a dismutase do superóxido (SOD), a qual catalisa a reação de conversão de $2O_2^{\bullet-}$ e $2H^+$ a O_2 e H_2O_2 , e a peroxidase do ascorbato (APX), a qual oxida 2 moléculas de ascorbato para reduzir H_2O_2 para $2 H_2O$ (IVANOV, 1998) (Figura 3).

O ascorbato é restaurado pela reação espontânea de 2 moléculas de monodeidroascorbato a deidroascorbato e ascorbato. Deidroascorbato é reduzido para o ácido ascorbico pela redutase do deidroascorbato, que se oxida e condensa 2 moléculas de glutathione nesta reação. As glutathiones oxidadas são reduzidas pela redutase da glutathione, que usa NADPH como doador de elétrons (MASTROPASQUA et al., 2012). Entretanto, a catalase, uma enzima localizada nos peroxissomas, é o mais importante detoxicador de EROs. Ela converte $2H_2O_2$ a $2O_2$ e H_2O (ASADA, 2006) (Figura 3). Além disso, o α -tocoferol, que é integrado nas membranas fotossintéticas onde fornece proteção contra oxidação lipídica (HAVAUX et al., 2005), também os carotenóides (vitamina A) têm um papel importante como antioxidante em membranas (WOITSCH e RÖMER, 2005).

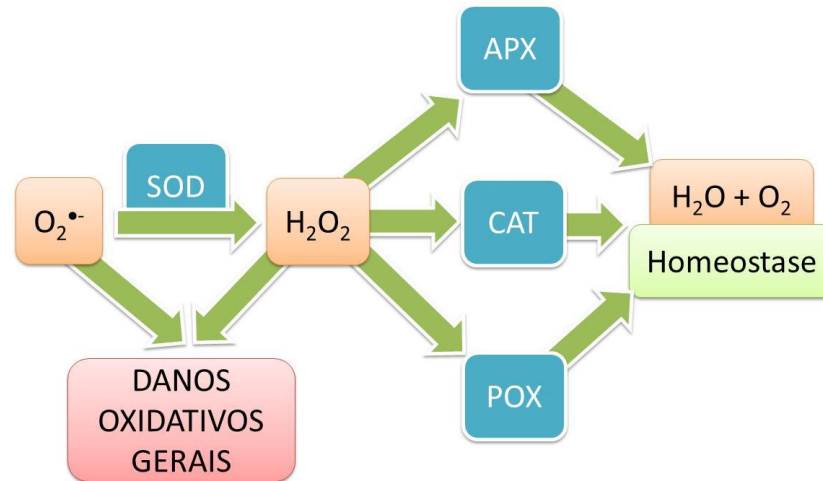


Figura 3 – Abordagem simplificada da defesa antioxidativa. O superóxido produzido a partir da reação do oxigênio com elétrons desviados da cadeia transportadora de elétrons (CTE) é convertido a H_2O_2 pela dismutase de superóxido (SOD). O H_2O_2 é então convertido a H_2O e O_2 por uma das três enzimas: peroxidase de ascorbato (APX); Catalase (CAT) e Peroxidase de fenóis (POX). O excesso de $\text{O}_2^{\bullet-}$ e/ou H_2O_2 ocasionado pela ineficiência da remoção dessas espécies reativas de oxigênio pode causar danos oxidativos generalizados (MAIA et al., 2012).

Os carotenóides presentes nos complexos antena são considerados a primeira linha de defesa das plantas contra toxicidade do oxigênio singleto ($^1\text{O}_2$) devido à sua capacidade para extinguir $^1\text{O}_2$ e clorofilas tripleto através dois mecanismos, um físico e um químico. O primeiro envolve a transferência da energia de excitação seguida por dissipação na forma de calor e o segundo envolve a reação química com o $^1\text{O}_2$ (EDGE et al., 1997; NOCTOR e FOYER, 1998; STAHL e SIES, 2003; TRIANTAPHYLIDÈS e HAVAUX, 2009). O mecanismo químico de extinção do $^1\text{O}_2$ com os carotenóides é uma reação secundária de menor importância se comparado com o mecanismo físico (EDGE et al., 1997; STAHL e SIES, 2003). No entanto, a ocorrência deste mecanismo *in vivo* durante a exposição de plantas ao estresse de alta luz não é documentada. (WALTER e STRACK, 2011; RAMEL et al., 2012).

O papel desses antioxidantes na proteção do PSII da fotoinibição sempre ficou demonstrado em pesquisas anteriores, mas faltava determinar se eles afetavam diretamente o fotodano ou o reparo do PSII fotodanificado. O monitoramento da taxa de fotodano e da taxa de reparo separadamente e avaliação dos respectivos efeitos dos vários distúrbios nos dois processos, permitiu a indicação de que mais do que proteção do PSII do fotodano, os antioxidantes estimulam a síntese de proteínas, com reparação resultante do PSII e mitigação de fotoinibição (MURATA et al., 2012).

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Obtenção do Material Vegetal

As sementes (castanhas) de cajueiro anão precoce (*Anacardium occidentale* L.), dos clones CCP 76 e CCP 09, foram fornecidos pela EMBRAPA (Embrapa Agroindústria Tropical), Fortaleza-CE. O experimento foi realizado na Unidade Acadêmica de Serra Talhada (UAST) da Universidade Federal Rural do Pernambuco (UFRPE). Para o plantio, as castanhas foram submetidas à esterilização rápida com hipoclorito de sódio 5% (v/v) e semeadas em vasos com volume de 4,0 L, contendo como substrato uma mistura de vermiculita com areia na proporção de 1/1. Durante as fases de germinação e crescimento inicial, a umidade do substrato foi mantida próxima da capacidade de campo, com irrigações frequentes com água destilada até os 30 dias após o plantio. Após esse período, as mudas passarão a receber solução nutritiva de (HOAGLAND e ARNON, 1950).

3.2. Condução dos Ensaio e Aplicação de Tratamentos

As plântulas de cajueiro anão precoce após os 30 dias, clones CCP 76 e CCP 09, foram submetidas a doses crescentes de NaCl (0, 25, 50, 75 e 100 mM) dissolvido em solução nutritiva de Hoagland (1950) diluída $\frac{1}{4}$ da sua força. As soluções contendo os respectivos tratamentos foram aplicadas em intervalos de três dias durante o período de 30 dias (Figura 4). No decorrer do experimento foi realizada uma medida de trocas gasosas e de parâmetros de fluorescência da clorofila a aos 30 dias de exposição ao sal. Ao final do experimento, as plântulas foram coletadas após as medidas de fotossíntese e separadas em folhas, caules e raízes e determinada a massa fresca das partes. Uma parte das folhas foram congeladas em N₂ líquido e estocadas a -80 °C, para as análises da dosagem do conteúdo de indicadores de danos oxidativos, antioxidantes não enzimáticos e atividade enzimática. Onde as análises foram realizadas no laboratório do

Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal pertencente à Unidade Acadêmica de Serra Talhada (UAST) da Universidade Federal Rural do Pernambuco (UFRPE), localizada na cidade de Serra Talhada-PE. As demais partes (raízes e caules) foram submetidas à secagem em estufa para mensuração dos conteúdos do íon salino tóxico (Na^+) e os conteúdos de (K^+) nas demais partes.



Figura 4 – Mudanças de cajueiro anão precoce, próximas aos 30 dias de exposição ao estresse salino. Serra Talhada-PE, 2016.

3.3. Delineamento Estatístico e Análise dos Dados

O experimento foi realizado em delineamento inteiramente casualizado (DIC) com tratamentos dispostos em esquema fatorial 2×5 , dois clones de cajueiro (CCP 76 e CCP 09) e cinco doses de NaCl (0, 25, 50, 75 e 100 mM), com três repetições por tratamento, totalizando 30 parcelas com cada uma delas representada por um vaso contendo uma plântula (Figura 5). Os dados referentes às variáveis mensuradas foram submetidos ao teste F a 0,05% de significância, por meio de análise de variância, e as médias das variáveis foram submetidas ao teste de Tukey em mesmo nível de probabilidade. Para as análises, utilizou-se o software ASSISTAT (Assistência estatística) 7.7 beta, copia atualizada em 04/10/2015.

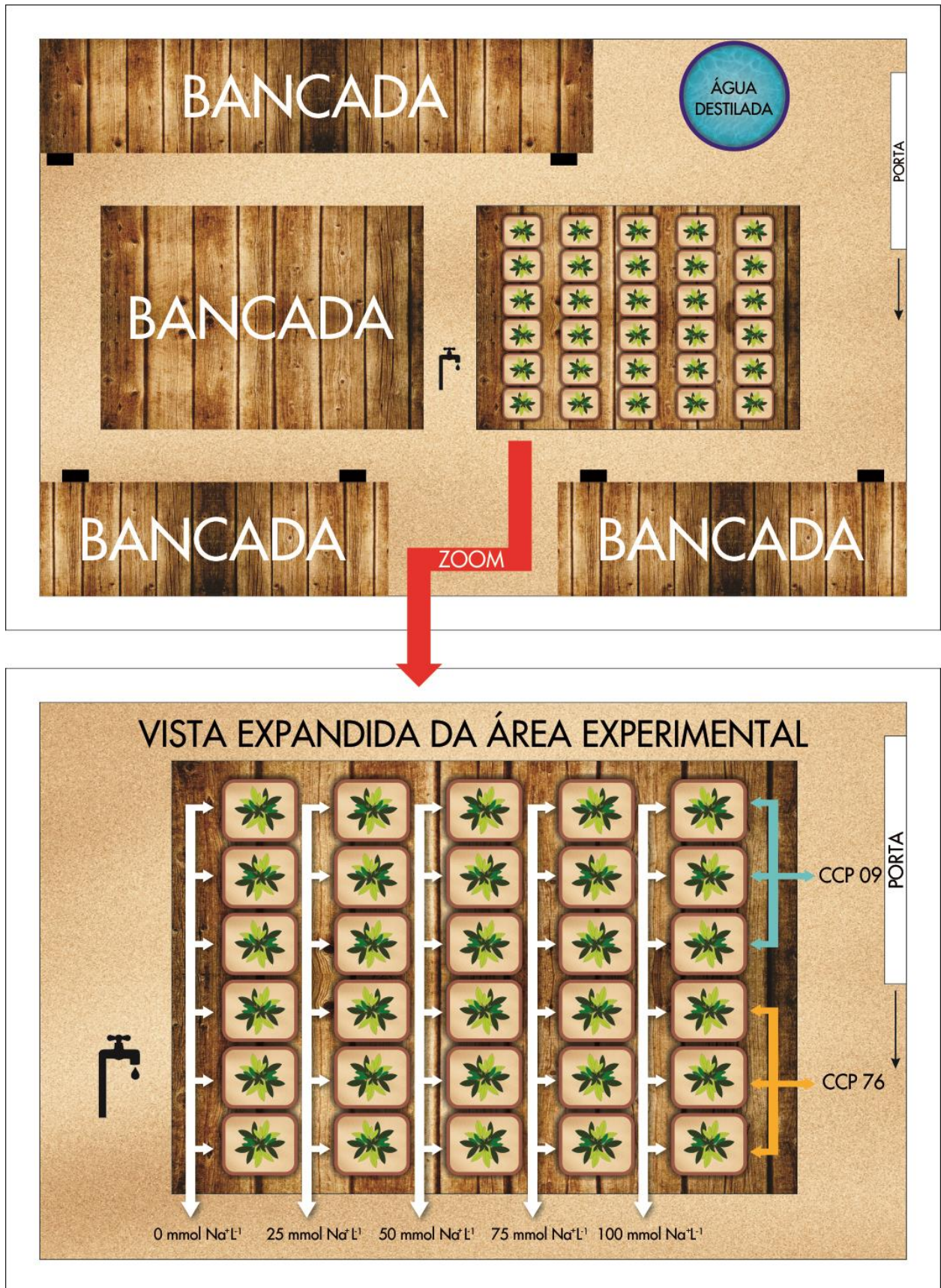


Figura 5 - Croqui da área experimental. Serra Talhada-PE, 2016.

3.4. Avaliações

3.4.1. Trocas Gasosas e Fluorescência da Clorofila *a*

As medidas da fluorescência foram realizadas em folhas maduras e completamente expandidas pelo método do pulso de saturação (SCHREIBER et al., 1994; VAN KOOTEN e SNEL, 1990) utilizando Sistema Portátil de Fotossíntese (LI-6400XT, LI-COR, EUA) (Figura 6). A partir dos dados de fluorescência foi calculada a eficiência quântica máxima do fotossistema II, pela relação $[Fv/Fm = ((Fm - Fo))/Fm]$, e os seguintes parâmetros: eficiência quântica do fotossistema II $[\Delta F/Fm' = ((Fm^{\wedge} - Fs))/Fm']$ e eficiência de captura de energia de excitação ou eficiência da antena $[Fv'/Fm' = ((Fm^{\wedge} - Fo'))/Fm']$, taxa aparente do transporte de elétrons $(ETR'_s = \Delta F' - F'm \times PFD \times 0.5 \times 0.84)$, o quenching não fotoquímico $[NPQ = (F_M - F'_M)/F'_M]$ e o quenching fotoquímico (ROHÁCEK, 2002). Também foi calculada a relação ETR/P_N para estimar o excesso de elétrons na CTE cloroplástica direcionado ao uso em outros processos não relacionados com a taxa de assimilação de CO_2 (RIBEIRO et al., 2008; SILVA et al., 2010). Nessas relações, as medidas de F_m , F_o e F_v representam a fluorescência máxima, mínima e variável após adaptação das folhas a 30 min de escuro, respectivamente, e aquelas de F_m' , F_o' e F_s representam a fluorescência máxima, mínima e no estado de equilíbrio dinâmico na presença de luz, respectivamente.

As medidas foram realizadas em folhas adaptadas às condições de irradiância prevalentes na casa de vegetação. Após as medidas de fluorescência, foram realizadas as medidas de taxas de assimilação de CO_2 (P_N), de transpiração (E) e das condutâncias estomáticas (g_s) também com o Sistema Portátil de Fotossíntese (LI-6400XT, LI-COR, EUA) em folhas completamente expandidas submetidas à irradiância saturante ($1000 \mu mol m^{-2} s^{-1}$) fornecida por uma lâmpada de halogênio externa, para saturar os fotossistemas sem danos. No entanto, foi calculadas as relações P_N/E (SOUZA et al., 2001) e P_N/C_I (RIBEIRO et al., 2009), para estimar a eficiência do uso da água e a eficiência máxima de caboxilação das plantulas de cajueiro sob estresse salino.

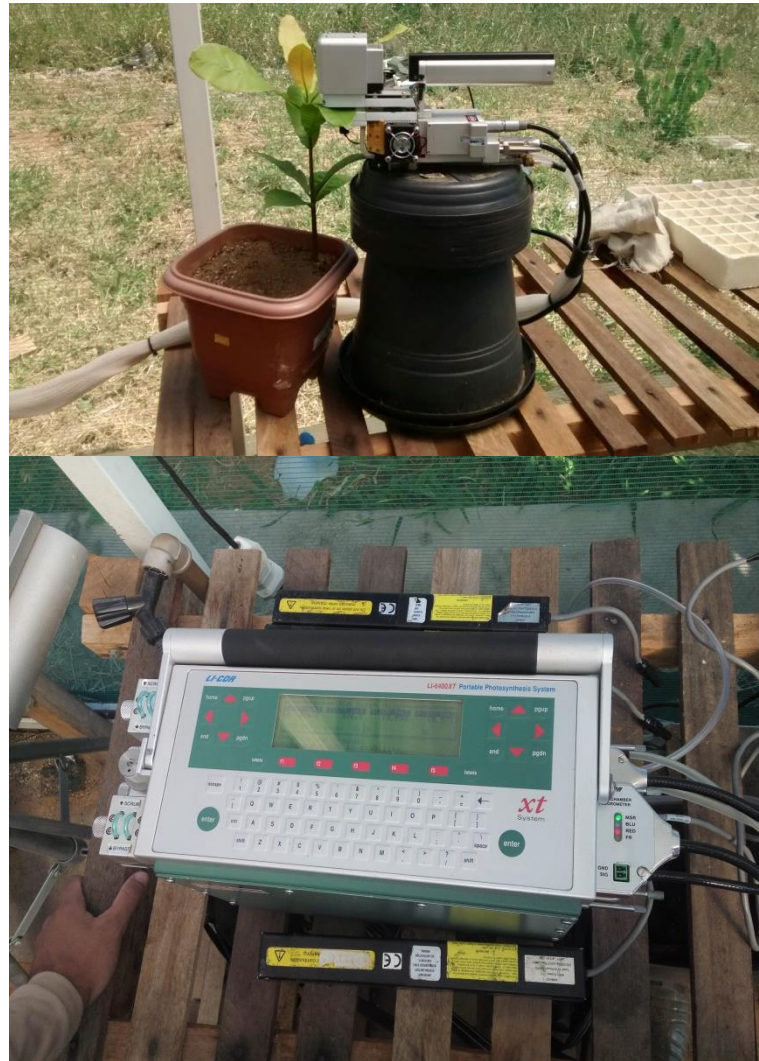


Figura 6 - Sistema Portátil de Fotossíntese (LI-6400XT, LI-COR, EUA). Serra Talhada-PE, 2016.

3.4.2. Indicadores Bioquímicos de Danos Oxidativos

Determinação do Conteúdo de H_2O_2

O conteúdo de H_2O_2 foi determinado pelo método descrito por Cheeseman et al. (2006). Neste ensaio, o peróxido de hidrogênio reage com Fe^{+2} a pH baixo, na presença do corante alaranjado de xilenol (XO) para a formação de Fe^{+3} . A concentração de Fe^{+3} gerada é calculada pelo aumento da absorbância, ocasionado pela formação do complexo Fe-XO. Para isso, 100 mg de tecido fresco de folhas foram macerados na presença de nitrogênio líquido. Após a obtenção

de pó homogênea, 1,5 mL de tampão borato-bórax 50 mM pH 8,4, foram adicionados, seguido de maceração por mais 3 minutos. As amostras então centrifugadas a 14.000 x g por 30 minutos, a 4 °C. Ao término, o sobrenadante foi coletado (H₂O₂ total) e o precipitado, descartado. Em seguida, alíquotas de 200 µL das amostras foram transferidas para tubos de ensaio e adicionado 900 µL de reagente contendo 0,25 mM de FeSO₄, 0,25 mM de (NH₄)₂SO₄, 0,25 mM de H₂SO₄, 124 µM de alaranjado de xilenol e 99 mM de sorbitol. A mistura de reação foi incubada por 30 minutos, a 25 °C e, posteriormente, foram realizadas as leituras de absorvância, no comprimento de onda de 560 nm. Os conteúdos de H₂O₂ foram obtidas a partir de curva padrão e os dados expressos em µmol g⁻¹ MS.

Peroxidação de Lipídios (TBARS)

A peroxidação de lipídios foi estimada pelo conteúdo de substancia reativas ao acido tiobarbiturico (TBARS) conforme Heath e Packer (1968). Uma amostra de 0,1 g de folhas frescas foi macerada em almofariz na presença de N₂ líquido seguido da adição de ácido tricloroacético (TCA) 1% e maceração por mais 3 min. O extrato foi centrifugado a 12.000 x g durante 15 min em temperatura de 4 °C. Em seguida 0,5 mL do sobrenadante foi adicionado a 2,0 mL da solução TCA 20% e TBA 0,5% (p/v) e aquecida em banho-maria a 95 °C em tubos hermeticamente fechados durante 1 hora. Em seguida a reação foi interrompida em banho de gelo, e foram realizadas leituras a 532 e 660 nm. O conteúdo de TBARS foi estimado utilizando o coeficiente de extinção molar de 155 mM⁻¹ cm⁻¹ após a subtração da absorvância obtida a 660 nm daquela a 532 nm.

3.4.3. Antioxidantes Enzimáticos e Não-Enzimáticos

Extração de Proteínas

Amostra de 0,1 g de folhas frescas foram maceradas em almofariz na presença de N₂ líquido seguido da adição de tampão Tris-HCl 100 mM pH 8,0 contendo 30 mM de DTT, 20% de glicerol e 3% de PEG-6000. Para atividade das enzimas peroxidase de ascorbato e dismutase de superóxido o pH do tampão foi de pH 7,0 e o DTT foi substituído por 5 mM de ascorbato. Após a extração o extrato foi centrifugado a 14.000 x g em temperatura de 4°C durante 30 min. O conteúdo de proteínas solúveis foi determinado conforme Bradford (1976), e estimado com base em curva padrão utilizando albumina de soro bovino P.A.

Atividade da Enzima Dismutase do Superóxido (SOD)

A atividade da dismutase de superóxido (SOD; EC: 1.15.1.1) foi determinada conforme metodologia descrita por Giannopolitis e Ries (1977). Alíquotas de 0,1 mL foram transferidas para tubos de ensaio protegidos da luz, contendo tampão fosfato de potássio 50 mM, pH 7,8, contendo 0,1 mM de EDTA, 13 mM de L-metionina e 750 μ M de nitroblue tetrazolium (NBT). A reação foi iniciada pela adição de 2 mM de riboflavina e rápida transferência dos tubos, sem a proteção da luz, para câmara iluminada por lâmpada de 30 wats ($30 \mu\text{mol de fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), durante 7 minutos. A reação foi interrompida pelo desligamento da luz, e realizadas leituras a 560 nm. A atividade da enzima foi estimada com base na inibição do NBT e uma unidade de atividade foi considerada como a quantidade da enzima necessária para inibir 50% da sua redução Beauchamp e Fridovich (1971) e expressa em U.A. $\text{g}^{-1} \text{ MF min}^{-1}$ ou de forma específica, U.A. $\text{mg}^{-1} \text{ prot. min}^{-1}$.

Atividade da Enzima Peroxidase de Ascorbato (APX)

A atividade da peroxidase de ascorbato (APX; EC: 1.11.1.1) foi determinada conforme método descrito por Nakano e Asada (1981). Alíquotas de 0,1 mL de extrato protéico foram adicionadas ao meio de reação composto de 2,7 mL de tampão fosfato de potássio 50 mM (pH 6,0), contendo 0,5 mM de ácido ascórbico P.A. A reação foi iniciada pela adição de 0,2 mL H_2O_2 30 mM e acompanhada pelo declínio da absorvância em 290 nm em espectrofotômetro durante 120 segundos, com leitura sucessivas em intervalos de 30 seg. A atividade da APX foi estimada utilizando o coeficiente e de extinção molar de $2,8 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$ para o ascorbato, em 290 nm, e expressa como $\mu\text{mol ASC g}^{-1} \text{ MF min}^{-1}$ ou de forma específica, $\mu\text{mol ASC g}^{-1} \text{ mg}^{-1} \text{ prot. min}^{-1}$.

Atividade da Enzima Peroxidase de Fenóis (POX)

A atividade da peroxidase de fenóis (POX; EC 1.11.1.7) foi determinada conforme o princípio de reação do método descrito por Kar e Mishra (1976). Alíquotas de 20 μL do extrato de proteínas foram transferidas para tubos de ensaio, em seguida adicionados 4,9 mL de tampão fosfato de potássio 25 mM, pH 6,8, contendo 20 mM de ácido pirogálico e 20 mM de H_2O_2 . A mistura foi incubada à temperatura ambiente ($25 \text{ }^\circ\text{C}$), por um período de 1 minuto e a reação interrompida pela adição de 0,5 mL de 0,5 % (v/v) de H_2SO_4 . As leituras de absorvância foram tomadas 420 nm. A atividade da POX foi expressa em $\eta\text{mol purpurogalina g}^{-1} \text{ MS min}^{-1}$.

Conteúdos de Ascorbato Reduzido (ASC)

O conteúdo de ascorbato reduzido foi determinado conforme Kampfenkel et al. (1995). Amostras de folhas frescas (0,1 g) foram maceradas em almofariz na presença de N₂ líquido, até obtenção do pó, seguido da adição de 1,0 mL de TCA 1% e maceração por mais 3 min. O extrato foi centrifugado a 14.000 x g por 30 min em temperatura de 4 °C e alíquotas do sobrenadante foram utilizadas para reação. Para o conteúdo de ascorbato reduzido alíquotas de 0,1 mL do sobrenadante foram adicionadas ao meio de reação contendo 0,3 mL de tampão fosfato de potássio 200 mM pH 7,4, 0,1 mL de água destilada, 0,5 mL de TCA 1%, 0,4 mL de H₃PO₄ 42%, 0,4 mL de biperidil 4%, 0,2 mL de FeCl₃ e 1 mM de DTT. Após a mistura da reação os tubos foram acondicionados em banho maria a 42 °C durante 30 min. Em seguida, realizadas leituras a 525 nm.

Conteúdos de Glutationa Reduzida (GSH)

O conteúdo de glutathiona reduzida foi determinado conforme Griffith (1980). Amostras de folhas frescas (0,1g) foram maceradas em almofariz na presença de N₂ líquido, até obtenção do pó, seguido da adição de 1,0 mL de TCA 1% e maceração por mais 3 min. O extrato foi centrifugado a 14.000 x g por 30 min a 4°C, sendo as alíquotas do sobrenadante foram utilizadas para reação. Para determinação da GSH 0,2 mL do sobrenadante foi adicionado em tubos de ensaio seguido da adição de 2,6 mL de tampão fosfato de sódio 150 mM pH 7,4, 1 mL de tampão fosfato de sódio 100 mM pH 6,8 e 0,2 mL de DTNB (5,5' ácido ditio-bis-nitrobenzóico) 30 mM, em tampão fosfato 100 mM pH 7,0. Em seguida os tubos foram acondicionados em banho maria a 30°C durante 10 m/nin. Após a reação foram realizadas leituras em espectrofotômetro a 412 nm.

3.4.4. Outras Medidas

Crescimento pela Massa Fresca

As diferentes partes das plantas, raízes, caules e folhas, foram coletadas e imediatamente pesadas em balança analítica para a obtenção da massa fresca.

Conteúdos de Na⁺ e K⁺

A extração para as determinações do conteúdo de sódio (Na⁺ e K⁺) a partir de tecidos de folhas foi realizada utilizando 50 mg de tecido vegetal para 10 mL de água deionizada em banho-maria a 100 °C por 1 hora, em tubos de rosca hermeticamente fechados. O extrato límpido foi obtido por filtragem com auxílio de algodão e o conteúdo de sódio e potássio medido por leituras em fotômetro de chama (Micronal B462).

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. Parâmetros de Crescimento e Conteúdo Iônico

Plantas de dois clones de cajueiro anão precoce com 30 dias após a semeadura foram submetidas a cinco doses salinas em ambiente protegido. Para todos os parâmetros avaliados foram observadas diferenças significativas entre os clones, principalmente nas doses de sal mais elevadas e nas avaliações de Massa Fresca da Folha (MFF), Massa Fresca do Caule (MFC), Massa Fresca da Raiz (MFR) e relação Parte Aérea/Raiz (PA/R).

Em relação à biomassa fresca observou-se que a partir da dose de 50 mmol de NaCl, houve uma redução na acumulação em folhas, caules e raízes, relacionada com a salinidade (Figura 7A, B e C). Já para razão PA/R observou-se acréscimo em ambos os clones a partir da dose de 50 mmol de NaCl. Nos clones CCP 76 e CCP 09, o aumento da salinidade causou acréscimo da biomassa de PA em detrimento da biomassa em raízes, restringindo o acúmulo de biomassa da parte radicular, como observado pela relação PA/R. Esse efeito é comumente observado em plantas submetidas à condição de estresse salino (PONTE et al., 2011; WILLADINO, et al. 2011) e tem sido sugerido que isso ocorre como uma estratégia para evitar o contato com o sal no solo (PONTE et al., 2011). Nas doses de 75 e 100 mmol Na⁺L⁻¹ houve um incremento de 48,61% e 20%, respectivamente na razão PA/R, sem perdas significativas na biomassa global. Resultados semelhantes foram encontrados para (TORRES et al., 2014), nos quais as taxas de crescimento absoluto e relativo em altura, em diâmetro caulinar, número de folhas, área foliar, comprimento da raiz e fitomassa fresca do cajueiro anão precoce foram influenciados negativamente pela salinidade da água de irrigação. Os autores afirmaram que em razão ao estresse salino, as plantas reduzem o crescimento, decorrente do consumo de energia para síntese de compostos orgânicos osmoticamente ativos e necessários aos processos de compartimentação na regulação do transporte de íons. Isso pode ter causado toxicidade pelo excesso de Na⁺ e Cl⁻ nos tecidos vegetais, resultando em redução na turgescência, afetando

diretamente os processos de expansão e divisão celular (LOPES e KLAR, 2009 e SOUSA et al., 2011).

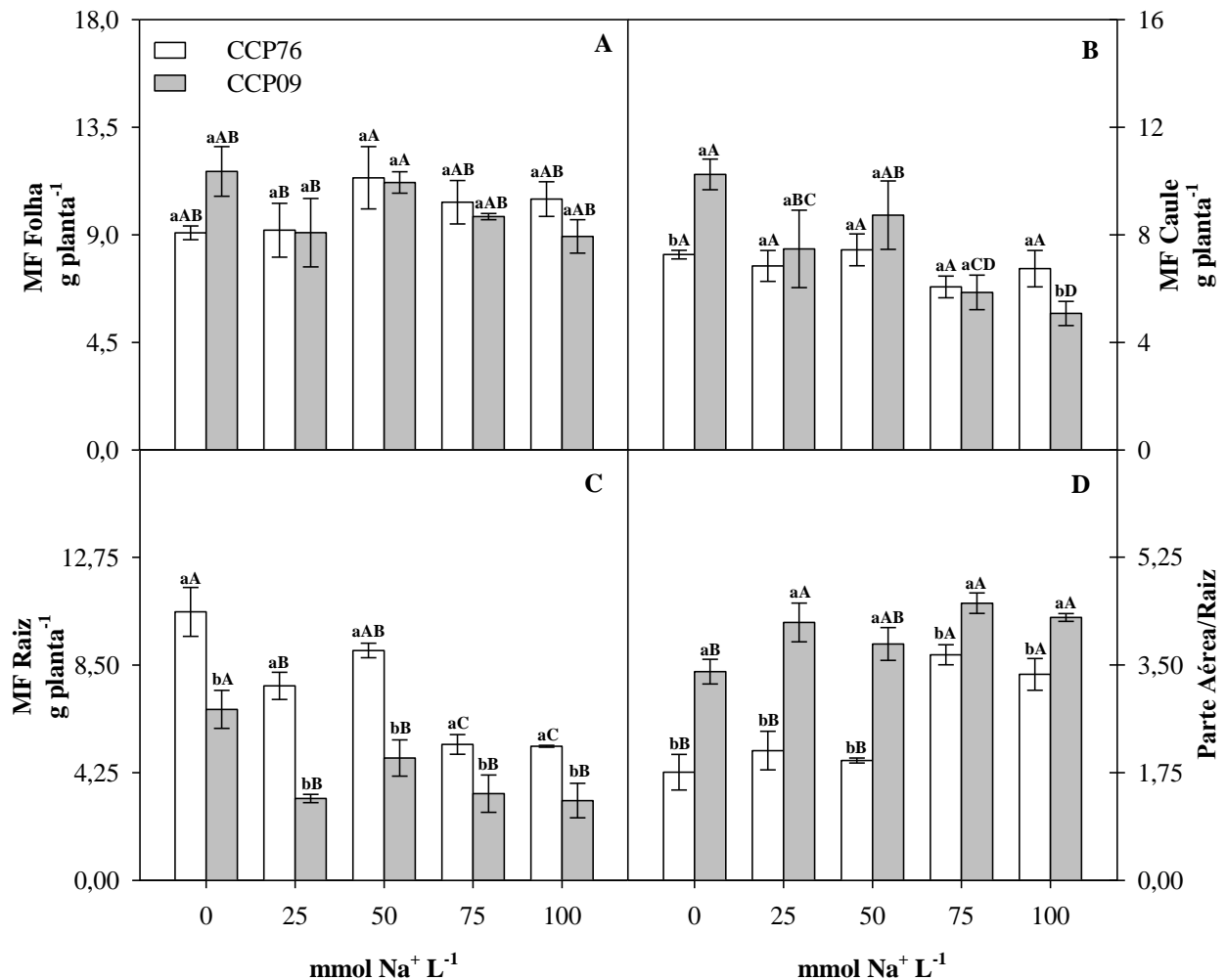


Figura 1 – Massa fresca folha (A) CV(%) = 10,98, massa fresca caule (B) CV(%) = 13,18, massa fresca raiz (C) CV(%) = 12,32 e razão parte aérea/raiz (D) CV(%) = 8,45 em clones de cajueiro anão precoce (CCP 76 e CCP 09), cultivados sob condição controle e tratadas com doses de 0, 25, 50, 75 e 100 mM de NaCl por 30 dias. As letras sobre as barras indicam diferenças significativas testadas por Tukey ($p \leq 0,05$), sendo as letras minúsculas relacionadas aos clones e as maiúsculas às doses.

Observou-se ainda que o acréscimo gradativo de NaCl nos tratamentos, resulta num acúmulo proporcional de Na⁺ nos tecidos vegetais, como folha, caule e raiz (Figuras 2A, C e E), havendo assim uma redução nas concentrações de K⁺ dos mesmos (Figuras 2B, D e F).

O aumento da concentração de Na^+ nos tecidos de folha, caule e raiz, foram similares. O acréscimo em folhas nos clones CCP 76 e CCP 09 foram de 66,66% e 67,11%, em caule foi de 80% e 81,15% e em raiz de 71,79% e 58,33% respectivamente. Esses resultados foram próximos aos obtidos por Sousa et al. (2013) e Freitas et al. (2013) que, com mudas de cajueiro anão precoce submetidas ao estresse salino, que reportaram incremento de sódio em folhas, caules e raízes.

Para o conteúdo de K^+ na folha, caule e raiz, observou-se uma intensa redução em todos os tecidos (Figura 8B, D e F), que pode ter sido ocasionado pelo incremento de Na^+ , causando toxicidade iônica e desbalanço nutricional (APSE e BLUMWALD, 2007; FERREIRA-SILVA et al., 2008). Apse e Blumwald (2007) e Ferreira-Silva et al. (2008) sugerem que o aumento no conteúdo de Na^+ na parte aérea das plântulas tratadas com NaCl está possivelmente relacionado com uns dos mecanismos de transporte de Na^+ , através dos canais retificadores externos. Esses canais exercem um importante papel no transporte desse íon Na^+ para as células do xilema, quando este encontra-se em maior concentração, de modo que os canais abrem-se durante a despolarização da membrana plasmática, havendo o influxo de Na^+ e o efluxo de K^+ , como consequência do deslocamento de Ca^{2+} . Por outro lado Marques et al. (2011) e Freitas et al. (2013) ao estudar os efeitos da salinidade no crescimento de plântulas de cajueiro anão precoce reportaram que, os teores de K^+ não foram alterados nos estágios de crescimento correspondentes à germinação e à emergência da plântula, mas foram reduzidos no estágio de desenvolvimento de plântula estabelecida, sugerindo que o balanceamento dos teores de K^+ em condições salinas varia conforme o crescimento da plântula e duração do estresse.

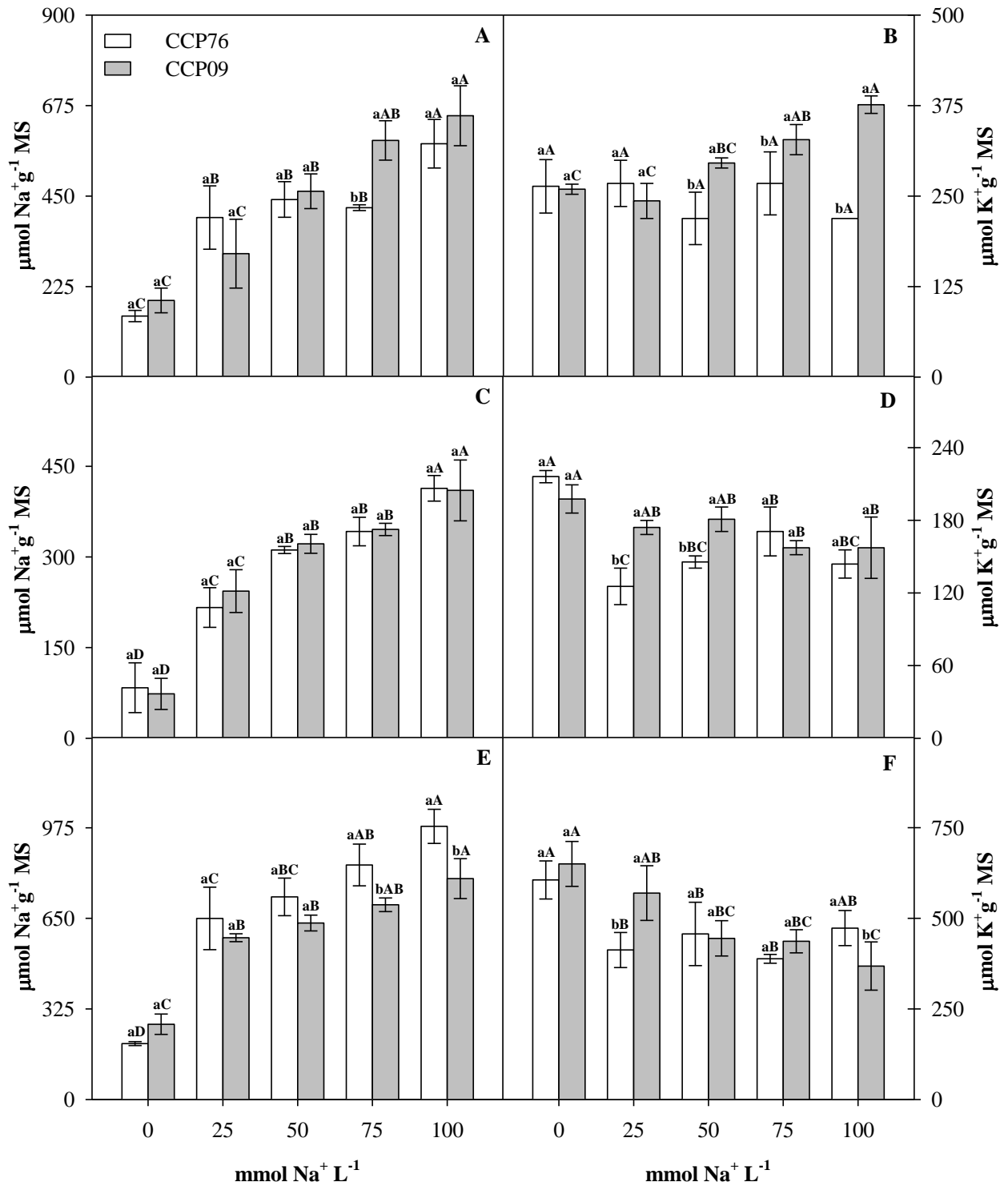


Figura 2 – Conteúdo de Na⁺ (A) CV(%) = 13,1, K⁺ (B) em folhas CV(%) = 9,56, Na⁺ (C) CV(%) = 10,62, K⁺ (D) nos caules CV(%) = 7,96 e Na⁺ (E) CV(%) = 9,23, K⁺ (F) em raízes CV(%) = 9,23 de clones de cajueiro ano precoce (CCP 76 e CCP 09), cultivados sob doses de 0, 25, 50, 75 e 100 mM de NaCl por 30 dias. As letras sobre as barras indicam diferenças significativas testadas por Tukey (p ≤ 0,05), sendo as letras minúsculas relacionadas aos clones e as maiúsculas às doses.

No caule, os clones CCP 76 e CCP 09 reduziram o nutriente K^+ em 33,33% e 15,78% e em raiz, 20,83% e 42,30% respectivamente. Entretanto, a partir do tratamento de 25mmol de Na^+ houve um incremento de 30,66% no K^+ de folhas do CCP 09, enquanto que no CCP76 houve uma redução de 22,22% no K^+ dessa mesma porção, quando comparados aos referidos controles. Isso pode ser um dos mecanismos de resistência à salinidade, através da manutenção de uma adequada nutrição potássica nos tecidos vegetais, evitando seu efluxo (MUNNS e TESTER, 2008). Para que haja uma boa seletividade das partes vegetais, o K^+ sobre o Na^+ deve ser suficiente para satisfazer os teores requeridos de K^+ para os processos metabólicos, regulação do transporte de íons e para o ajustamento osmótico. Esse fenômeno é facilmente monitorado pela relação K^+/Na^+ .

A presença das concentrações de NaCl (25,50,75 e 100 mmol) reduziu a relação K^+/Na^+ nos tecidos em média 65%, 86% e 79%, entre os clones CCP 76 e CCP 09, respectivamente para folhas, caules e raízes (Figura 9A, B e C), em relação às plantas controle. Uma relação K^+/Na^+ próxima de 1 é considerada o valor mínimo necessário para manter as funções metabólicas dependentes de K^+ e máxima resistência a concentrações de Na^+ , quando os valores são inferiores a 1 indica-se toxicidade iônica pelo acúmulo de Na^+ (MAATHUIS e AMTMANN, 1999; MUNNS e TESTER, 2008). Isso aconteceu em todos os tecidos vegetais das plântulas de cajueiro expostas ao NaCl, entretanto, só se mantiveram superiores a 1 nas plantas controle. Resultados semelhantes foram encontrados em plântulas de cajueiro anão precoce por (FREITAS et al., 2013). Cuin et al. (2008) explicou que essa redução de K^+ celular induzida pela salinidade, é resultante da despolarização da membrana induzida por NaCl, conduzindo à ativação do canais retificadores de K^+ . Além disso, a seletividade para o K^+ no meio externo deve ser suficiente para exercer um efeito benéfico sobre as plantas expostas a altos níveis de Na^+ , atendendo os níveis intracelulares requeridos para os processos metabólicos, regulação do transporte de íons e para o ajustamento osmótico, favorecendo tolerância a salinidade (CARDEN et al., 2003; MUNNS e TESTER, 2008; SILVA et al., 2015).

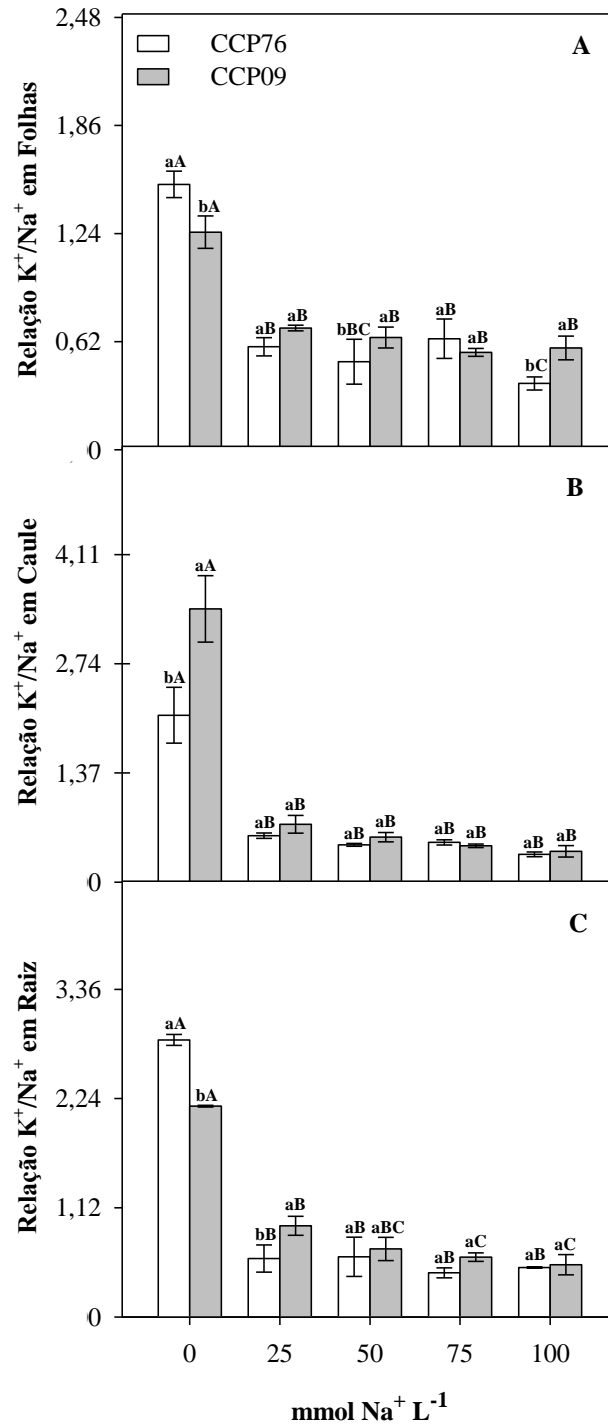


Figura 9 – Relação K^+/Na^+ em folhas (A) CV(%) = 10,24, caules (B) CV(%) = 18,75 e raízes (C) CV(%) = 10,15 de clones de cajueiro anão precoce (CCP 76 e CCP 09), cultivados sob condição controle e tratadas com doses de 0, 25, 50, 75 e 100 mM de NaCl por 30 dias. As letras sobre as barras indicam diferenças significativas testadas por Tukey ($p \leq 0,05$), sendo as letras minúsculas relacionadas aos clones e as maiúsculas às doses.

4.2. Marcadores do Metabolismo Fotossintético

Em quase todas as variáveis analisadas do metabolismo fotossintético, observou-se diferença significativa entre as doses, no qual, os clones seguiram comportamento semelhante. Diferenciando brevemente o comportamento, apenas com relação à eficiência de uso de água (P_N/E) e quenching fotoquímico (qP).

O estresse salino afetou drasticamente a assimilação de CO_2 (P_N), no qual observou-se redução gradativa em ambos os clones de cajueiro anão precoce (Figura 10A). No clone CCP 76 ocorreu redução da P_N em 89,25% na dose de 100 mmol em relação ao controle, e o CCP 09 em 79,51% na dose de 75 mmol em relação ao respectivo controle. No entanto, notou-se um breve aumento do P_N na dose de 100 mmol. Notou-se também, que o CCP 09 sobressaiu ao CCP 76 em quase todas as doses salinas, exceto na dose de 75 mmol de NaCl.

A maior abertura dos estômatos favorece a entrada de CO_2 no mesófilo foliar, aumentando sua concentração interna e conseqüentemente a fotossíntese (TAIZ e ZEIGER, 2013). Souza et al. (2011) e Prazeres et al. (2015) verificaram que em plantas de feijão-caupi o estresse salino promoveu menor taxa de assimilação de carbono (C_I) e justificaram que isso foi ocasionado pela redução da abertura dos estômatos (g_s), o que também foi observado neste trabalho nas plântulas de cajueiro sob estresse salino. Resultados semelhantes foram observados em algumas espécies estressadas com sal, como: feijão-de-corda (ASSIS JÚNIOR et al., 2007), pinhão-manso (SILVA et al., 2011) e feijão-caupi (PRAZERES et al., 2015). No entanto, a redução da condutância estomática pode influenciar negativamente a taxa fotossintética por meio da diminuição na pressão parcial de CO_2 nos espaços intercelulares (SULTANA et al., 1999).

Houve efeito significativo na concentração intercelular de CO_2 , influenciada pelos tratamentos salinos (Figura 10B). Observou-se aumento no clone CCP 76 de 45,26% na concentração de 100 mmol de NaCl e apenas 7,14% no CCP 09, na mesma concentração, comparadas aos respectivos controles (0 mmol de NaCl em solução nutritiva). Visto que o CCP76 sobressaiu ao CCP09 desde o início da restrição salina com NaCl. Os resultados estão de acordo com os observados em vários trabalhos (PARIDA et al., 2004; MARINHO et al., 2005; LIMA et al., 2007; WARREN, 2008; GRACIANO et al., 2011; SOUSA et al., 2012), em varias espécies vegetais submetidas a estresse salino e/ou regime hídrico, como *Bruguiera parviflora*, coqueiro, mogno, arbóreas, milho e amendoim. Como relatado nesses trabalhos, esse aumento deve ser ocasionado pela interferência direta do estresse salino na absorção de água e nutrientes, logo, a quantidade de água disponível influencia a abertura e fechamento estomático. Concentrações elevadas de Na^+ provocam diminuição do potencial de turgescência dos tecidos

foliares, interferindo na absorção da água. Concomitantemente ocorre o fechamento estomático e o aumento na concentração interna de CO_2 . A redução da condutância estomática observada na (Figura 10D), provavelmente prejudicou a estabilidade das trocas gasosas, proporcionando a redução da taxa de assimilação de CO_2 dos clones de cajueiro anão precoce, correlacionando-os ao menor influxo de CO_2 na cavidade subestomática para realização da fotossíntese (ROMERO-ARANDA et al., 1998; CHAVES et al., 2009; TAIZ e ZAIGER, 2009).

Nas plântulas de cajueiro submetidas a regime salino, notou-se uma redução drástica na eficiência máxima de carboxilação (P_N/C_I), com 92,85% para o CCP76 e 67% para o CCP09, em relação das doses de 100 mmol e 0 mmol (controle) de NaCl (Figura 10C). A P_N/C_I decresceu linearmente com o aumento do conteúdo de NaCl no tecido foliar, o que pode ser explicado pelo efeito tóxico de concentrações crescentes tanto de Na^+ como de Cl^- nas folhas, já relatado em outras espécies, como: pimentão (BETHKE e DREW, 1992), sorgo (NETONDO et al., 2004), framboesa (NEOCLEOUS e VASILAKAKIS, 2007), feijão-caupi (SOUZA et al., 2011) e soja (SHI et al., 2015). É provável que a redução em P_N/C_I esteja associada à diminuição de P_N (Figura 10A) e, portanto, à menor disponibilidade de CO_2 como substrato para fotossíntese.

O aumento da concentração NaCl no meio externo provocou reduções significativas da condutância estomática das plântulas, em 60% para o clone CCP76 e 45,45 % para o clone CCP 09, submetidos a concentração salina de 100 mmol, quando comparados as plantas controle (Figura 10D). Na relação entre clones de cajueiro anão precoce, observou-se diferença significativa nas doses de 75 mmol e 100 mmol, sendo que o CCP 76 sobressaiu ao CCP 09 na dose de 75 mmol e o CCP 09 na dose de 100 mmol de NaCl. Provavelmente essa drástica redução ocorreu devido ao alto acúmulo de Na^+ pelas plantas, havendo competição com nutrientes essenciais, como o K^+ , íon responsável pela abertura e fechamento das células guardas. Logo, a diminuição desse íon reduziu consequentemente a condutância estomática. Esses dados estão de acordo com Magalhães-Filho et al. (2008) e Hussain et al. (2012) os quais sugerem que o acúmulo de sais na folha afeta de forma significativa o fechamento estomático devido à desidratação das células-guardas, um dos processos essenciais para a sobrevivência das plantas. Resultados semelhantes foram observados em plântulas de cajueiro anão precoce exposto a fatores combinados e isolados sob temperatura elevada e salinidade (FERREIRA-SILVA et al., 2011). O mesmo comportamento também foi observado em outras espécies de plantas expostas a salinidade, tais como batata-da-praia (SUÁREZ, 2011) e citros (BARBOSA, et al., 2014). Entretanto, Amorim et al. (2010) observaram resultados divergentes em clones CCP 76 e CCP 06, não observando alterações significativas na condutância estomática, quanto as

plantas foram expostas ao estresse salino. Isso sugere que a condutância estomática pode ser modulada por fatores exógenos específicos da condução experimental.

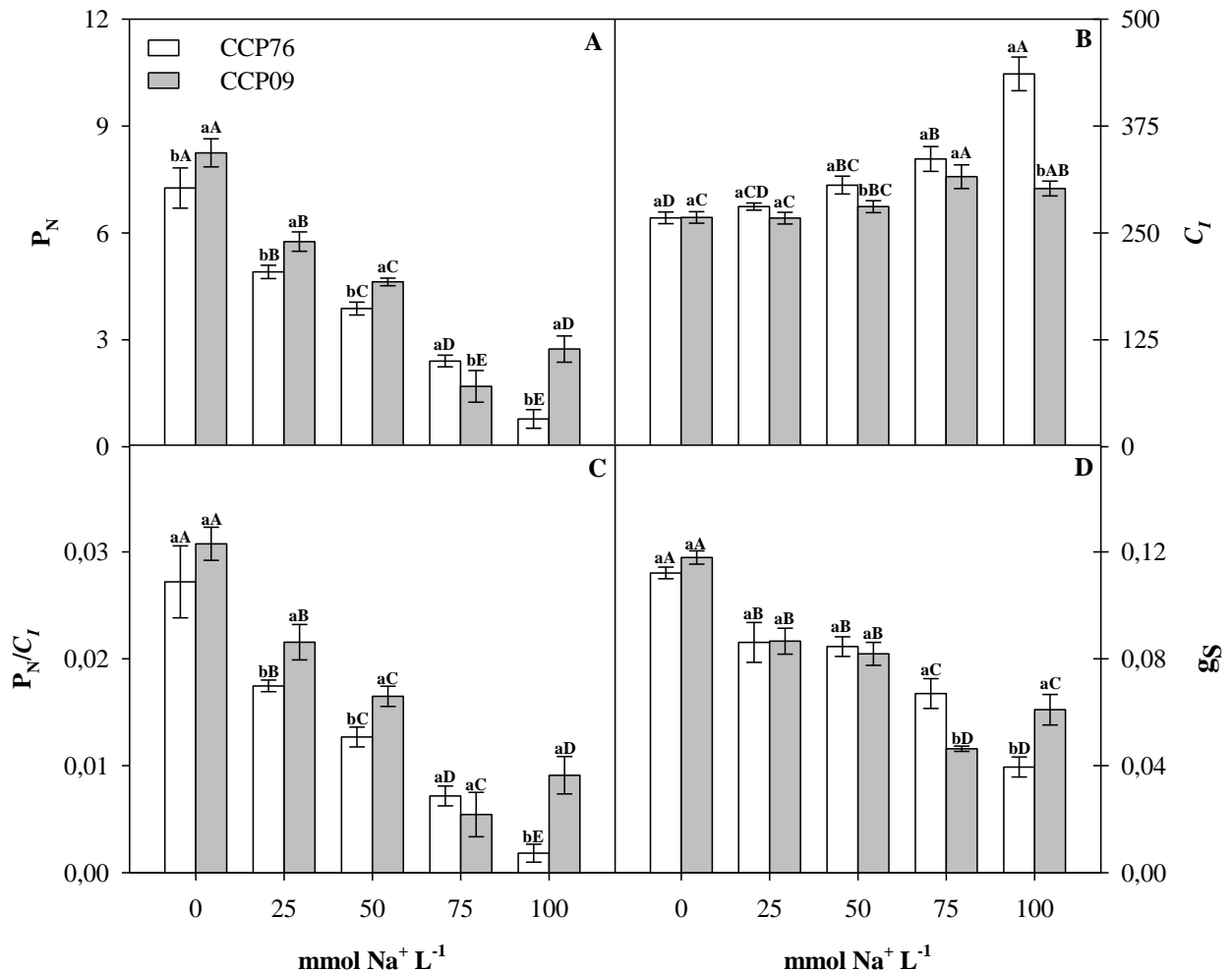


Figura 10 – Taxa de assimilação de CO₂ (P_N) CV(%) = 9,41 (A), concentração intercelular de CO₂ (C_i) CV(%) = 4,34 (B), eficiência máxima de carboxilação (P_N/C_i) CV(%) = 11,08 (C) e condutância estomática (g_s) CV(%) = 7,02 (D) em folhas dos clones de cajueiro anão precoce (CCP 76 e CCP 09), cultivados sob condição controle e tratadas com doses de 0, 25, 50, 75 e 100 mM de NaCl por 30 dias. As letras sobre as barras indicam diferenças significativas testadas por Tukey ($p \leq 0,05$), sendo as letras minúsculas relacionadas aos clones e as maiúsculas às doses.

A Taxa de transpiração (E) foi reduzida proporcionalmente ao aumento das doses salinas (Figura 11A), sendo de 62,22% para o clone CCP76 e 41,86% para o CCP09 na dose 100 mmol de NaCl, em relação aos respectivos controles (0 mmol). Em resposta, a diminuição da taxa

transpiratória pode ser relacionada a redução na condutância estomática, a qual diminuiu o consumo de água através da transpiração e contribuiu para a retenção de água na folha, podendo este ser o fator chave para evitar efeitos drásticos da seca (salinidade influencia ao déficit hídrico) no crescimento e fotossíntese das plântulas de cajueiro. Resultados semelhantes foram encontrados por Carneiro et al. (2012) ao avaliarem a evapotranspiração do cajueiro anão precoce sob estresse salino em diferentes fases fenológicas, observando que o aumento da salinidade ocasionou redução na taxa transpiratória de plantas do clone CCP 76, devido o efeito osmótico proveniente do estresse salino, afetando o fluxo de massa na zona radicular. Souza (2012) ao avaliar a fotossíntese e proteção oxidativa em mudas de cajueiro expostas a salinidade, observou que E das plântulas foram reduzidas em cerca de 50%, em resposta ao tratamento salino.

Observou-se uma redução progressiva a eficiência do uso da água (P_N/E) em folhas de cajueiro anão precoce exposto a diferentes concentrações de Na^+ (Figura 11B). No entanto, os clones, mantiveram-se estáveis até a dose de 50 mmol de NaCl. Visto que, houve uma redução da P_N/E de 60,16% para o clone CCP 76 e 69% para o CCP 09, nas concentrações de 100 mmol de NaCl em relação ao controle (0 mmol). Porém o CCP 09 sobressaiu em termos ao CCP 76, relativamente em todas as concentrações salinas. Essa diminuição P_N/E pode se justificar pela diminuição do P_N (Figura 10A), onde a P_N/E é a relação entre a fotossíntese e a transpiração, demonstrando a capacidade que os vegetais têm de absorver e assimilar a CO_2 em detrimento da perda de água através de vapor (SANT' ANNA, 2009). Observou-se ainda que, plântulas de cajueiro submetidas ao estresse salino, sofreram uma redução da P_N/E , associados à partição de fotoassimilados, de modo a reduzir a taxa de crescimento e a produtividade econômica (SOUZA et al., 2001; FERNANDES, 2012).

A Taxa aparente de transporte de elétrons (ETR) também foi influenciada pelos tratamentos com NaCl. No clone CCP09 a ETR manteve-se constante até a dose de 50 mmol, decrescendo 21,42% na dose de 100 mmol, quando comparado ao controle (Figura 11C). E no clone CCP76 houve um acréscimo na dose 25 mmol, verificando-se redução drástica de 41,09% na dose de 100 mmol de NaCl em contraste com o controle. Resultados semelhantes foram verificados em feijão, milho, sorgo e braquiária (DIAS e BRÜGGEMANN, 2010; SANTOS et al., 2014) sob estresse hídrico e salino. A salinidade atinge diretamente o PS II decorrentes de processos fotoinibitórios, proporcionando a redução da taxa de drenagem de elétrons necessários para a formação de ATP e NADPH, podendo acarretar na redução de transporte de elétrons (GHANNOUM et al., 2003).

O estresse salino também proporcionou excesso de elétrons para a fotossíntese (ETR/P_N). Notou-se, acréscimo gradativo a cada concentração de Na^+ , com 81,81% para o CCP 76, na dose de 100 mmol, em relação ao controle. Houve efeito semelhante no CCP 09 até a dose de 75 mmol, com acréscimo de 78% quando comparado ao controle (Figura 11D). O aumento da ETR/P_N indica que mais elétrons são conduzidos pelo efeito do sal, sugerindo uma condição de estresse, suscetível para a formação de espécies reativas de oxigênio. Resultados semelhantes foram encontrados em plântulas de pinhão-manso, no qual foram expostas ao estresse salino durante 14 dias, e apresentaram a relação ETR/P_N quatro vezes maior do que a controle (SILVA et al., 2011). O aumento da proporção ETR/P_N representa um desequilíbrio entre o fluxo de elétrons e a assimilação de CO_2 durante a fotossíntese, que é frequentemente associada com o aumento da atividade oxigenase da Rubisco e pode representar um alto fluxo de elétrons de outros processos fisiológicos em vez de reações para a assimilação de CO_2 (BAKER et al., 2007; RIBEIRO et al., 2009). No entanto, o aumento da ETR/P_N e a redução na P_N/C_I (Figura 10C) pode indicar uma perda na eficiência fotossintética em plântulas de cajueiro anão precoce ocasionado pelo estresse salino.

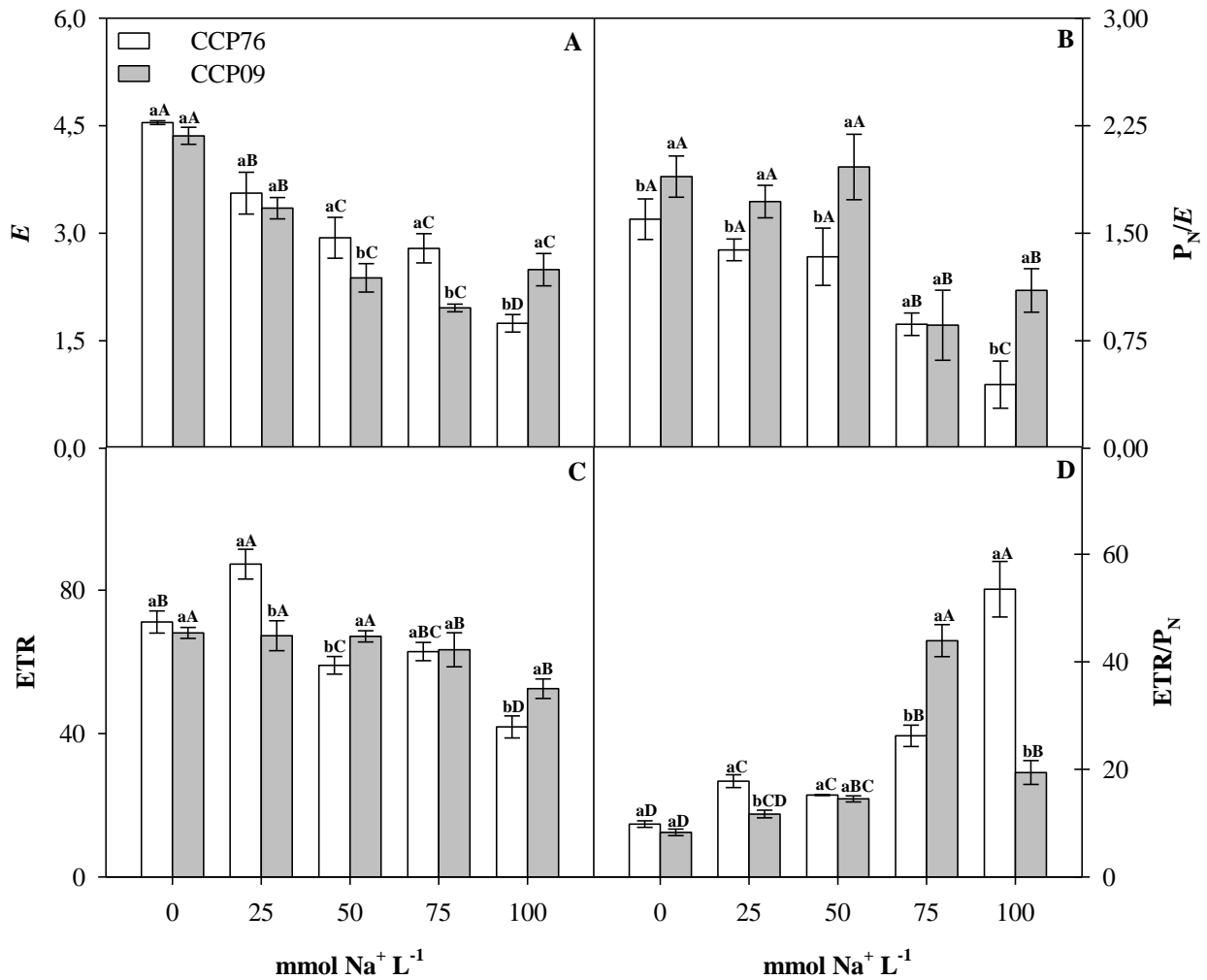


Figura 11 – Taxa de transpiração (E) $CV(\%) = 7,65$ (A), eficiência de uso de água (P_N/E) $CV(\%) = 12,42$ (B), taxa aparente de transporte e elétrons (ETR) $CV(\%) = 6,08$ (C) e excesso de elétrons para a fotossíntese (ETR/P_N) $CV(\%) = 9,86$ (D) em folhas dos clones de cajueiro anão precoce (CCP 76 e CCP 09), cultivados sob condição controle e tratadas com doses de 0, 25, 50, 75 e 100 mM de NaCl por 30 dias. As letras sobre as barras indicam diferenças significativas testadas por Tukey ($p \leq 0,05$), sendo as letras minúsculas relacionadas aos clones e as maiúsculas às doses.

A eficiência quântica máxima do fotossistema II (F_v/F_m) foi levemente reduzida em aproximadamente 3% em ambos os clones de cajueiro anão precoce (Figura 12A), tratados com a dose de 100 mmol de NaCl comparando-os à dose controle (0 mmol). Jamil et al. (2007) e Silveira et al. (2010), constataram que o estresse salino provocou fechamento estomático, declínio da fotossíntese líquida, distúrbios no funcionamento do fotossistema II, causando

reduções nos valores do rendimento quântico máximo (F_v/F_m) em plântulas de cajueiro, especialmente em altas concentrações salinas. Isto também confirma-se em estudos, onde foram observados alterações nas reações fotoquímicas causadas pelo estresse salino em glicófitas, constatados por (TEZARA et al., 2005; LUCENA, 2009; CHA-UM e KIRDMANEE, 2011), no qual foi comparado com os resultados do rendimento quântico potencial (F_v/F_m) nas plantas de maracujazeiro amarelo irrigadas com alto teores de sais (FREIRE et al., 2014).

A eficiência quântica do fotossistema II ($\Delta F/F_m'$) decresceu de acordo com o aumento dos níveis salinos, correspondendo a 37,5 % no clone CCP76 e 20% no clones CCP09 expostos a dose de 100 mmol em relação ao controle (0 mmol de NaCl). Entretanto, notou-se um acréscimo da $\Delta F/F_m'$ na dose de 25 mmol, embora tenha sido observada uma redução drástica da eficiência quântica nos regimes salinos mais elevados (Figura 12B). Resultados semelhantes foram observado em eucalipto sob salinidade da água de irrigação (MENDONÇA et al., 2010) e em feijão-caupi em condições de estresse salino (SOUZA et al., 2011), no qual foi observada reduções na eficiência efetiva do fotossistema II ($\Delta F/F_m'$) o que era esperados devido as reduções da variação da assimilação líquida de CO_2 (P_N) ocasionadas pela redução da abertura estomática e que são comuns em plantas submetidas a estresse salino (SILVA et al., 2011).

Em relação ao Quenching fotoquímico (qP) houve uma diminuição de 50%, referente ao clone CCP 76 e 12,5 % no clone CCP 09, quando comparadas à dose de 100 mmol em relação as plântulas controle (Figura 12C). Porém, observou-se um aumento significativo na dose salina de 25 mmol de NaCl no clone CCP 09. Nas Plântulas de cajueiro expostas a salinidade, observou-se redução do qP a partir da dose de 25 mmol, principalmente para o CCP 76. Em concentrações mais elevadas, o NaCl proporcionou redução do qP devido ao acúmulo de Na^+ e/ou Cl^- nos cloroplastos, afetando negativamente os processos bioquímicos e fotoquímicos envolvidos na fotossíntese (PLAUT, 1995; MUNNS e TESTER, 2008). No entanto, o qP indica a porcentagem de energia dirigida para a fotossíntese, demonstrando a habilidade do fotossistema II na utilização da energia luminosa para a redução do $NADP^+$ (RIBEIRO, 2009). Nesse trabalho foi observado redução do qP, portanto, sendo em menor pode indicar que o fotossistema II e a taxa aparente de elétrons estejam reduzidas (DIAS e BRÜGGEMANN, 2010). resultados semelhantes foram observados (SOUZA et al., 2011; SANTOS et al., 2014) em feijão, milho, sorgo e braquiária sob regime hídrico e salino.

Porém, plantas de cajueiro podem mais que dobrar a concentração de certos componentes bioquímicos em condições de estresse (MORAIS et al., 2007). Esses componentes podem equilibrar a alta concentração de sal no exterior da célula, aditivamente compensando as altas concentrações dos íons sódio e cloreto no vacúolo (TURKAN, 2009), além da absorção de íons

de sódio, podendo contribuir com o potencial osmótico, mantendo a taxa de absorção de água e, conseqüentemente, o turgor (PARDO e QUINTERO, 2002). O incremento no qP na concentração de 25 mmol de NaCl pode ter sido ocasionado pelo acúmulo de alguns compostos orgânicos nas plântulas de cajueiro, favorecendo o equilíbrio fotossintético, mesmo sob estresse e, desta forma, o sal não influenciou negativamente no desempenho das plântulas tendo contribuído na proporção dos centros de reação do PSII que estão abertos.

O Quenching não fotoquímico (NPQ) aumentou de acordo com as doses salinas, com maior influencia na dose de 100 mM de NaCl atingindo 33,33% para o clone CCP76 e 43,24% para o clone CCP09, em relação às plântulas controle (Figura 12D). Após a exposição dos clones de cajueiro ao estresse salino ocorreu a ativação do processo fotoquímico, proporcionando o envio de energia via NPQ ao longo das doses salinas. No entanto, o NPQ ficou sobrecarregado, possivelmente pela redução da ETR e a $\Delta F/F_m'$, respectivamente. O aumento do quenching não fotoquímico está associado aos mecanismos de dissipação não fotoquímica da energia, causado pelas reduções da eficiência quântica efetiva do fotossistema II e de quenching fotoquímico, esperadas em virtude da redução da assimilação de CO₂ pelo estresse salino (SILVA et al., 2011). Resultados semelhantes foram encontrados por (SOUZA et al., 2011; AZEVEDO NETO et al., 2011) no feijoeiro caupi e girassol submetidos à salinidade.

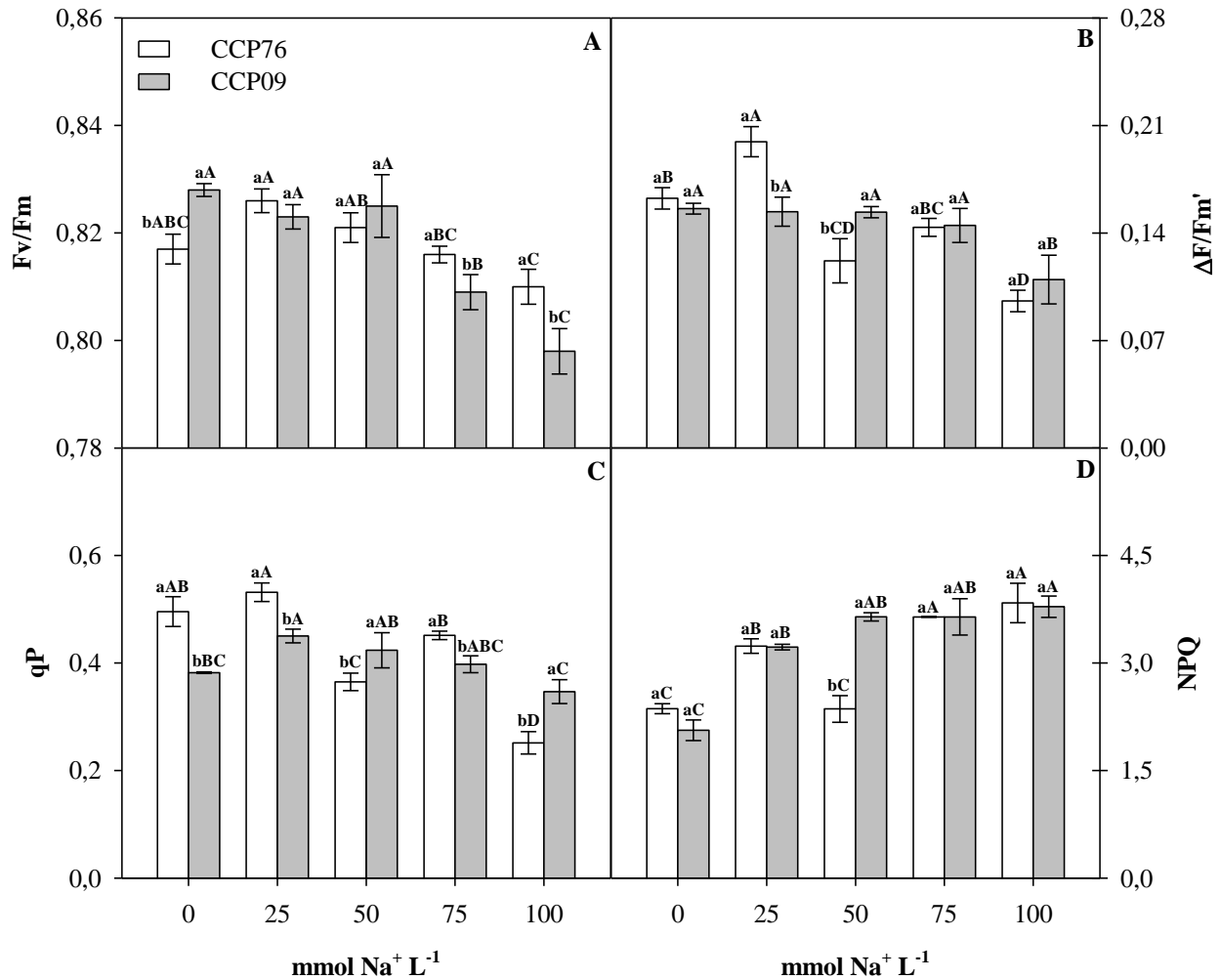


Figura 12 – Eficiência quântica máxima do fotossistema II (F_v/F_m) CV(%) = 0,48 (A), eficiência quântica do fotossistema II ($\Delta F/F_m'$) CV(%) = 8,17 (B), quenching fotoquímico (qP) CV(%) = 5,83 (C) e Quenching não fotoquímico (NPQ) CV(%) = 5,91 (D) em folhas dos clones de cajueiro anão precoce (CCP 76 e CCP 09), cultivados sob condição controle e tratadas com doses de 0, 25, 50, 75 e 100 mM de NaCl por 30 dias. As letras sobre as barras indicam diferenças significativas testadas por Tukey ($p \leq 0,05$), sendo as letras minúsculas relacionadas aos clones e as maiúsculas às doses.

4.3. Marcadores de Estresse Oxidativo e Defesa Antioxidante

Entre os parâmetros avaliados observou-se uma diferença clone-específica com resultados significativos em relação às concentrações salinas. Visto que entre os parâmetros de danos, o CCP 76 foi mais susceptível a salinidade, em relação à concentração de H_2O_2 (Figura 13A).

Entretanto, notou-se uma redução responsiva na peroxidação de lipídeos, em ambos os clones e um aumento significativo do teor de proteínas solúveis totais no clone CCP 09. As concentrações salinas afetou diferencialmente a atividade das enzimas antioxidativas, dismutases de superóxido (SOD), peroxidases de ascorbato (APX) e peroxidase de fenóis (POX) e dos antioxidantes não enzimáticos como, Ascorbato (ASC) e Glutaciona redutase (GSH).

Em relação ao conteúdo de H_2O_2 observou-se comportamentos divergentes entre os clones de cajueiro anão precoce submetidos a diferentes concentrações de NaCl na solução nutritiva. Notou-se que o CCP 76 diferiu significativamente dos demais tratamentos apenas na dose de 25 mmol, acumulando em média 30,76% de peróxido de hidrogênio (H_2O_2) nas folhas, em relação ao controle e para os demais concentrações salinas mantiveram-se constantes (Figura 13A). De outro modo, o CCP 09 manteve o conteúdo de H_2O_2 constante ao longo dos tratamentos, diferindo apenas na dose de 100 mmol, com acréscimo de 36% de H_2O_2 quando comparado ao controle (0 mmol de Na^+). O acúmulo excessivo de H_2O_2 nos tecidos vegetais da planta é um indicativo da superprodução EROs proveniente de distúrbios metabólico causado pelo estresse salino (FOYER e NOCTOR 2003; DANESHMAND et al., 2010; HERNANDEZ et al., 2010). Os resultados, contudo, divergiram dos estudados por Ferreira-Silva et al. (2012) no qual os conteúdos de H_2O_2 em folhas de cajueiro submetidas em diferentes concentrações de NaCl (0, 50, 150 e 200), não apresentaram efeito significativo.

Notou-se ainda que nas plântulas submetidas ao tratamento salino. Houve uma intensa redução no conteúdo de substâncias reativas ao ácido tiobarbitúrico (TBARS) foliar (Figuras 13B). O conteúdo de TBARS foi reduzido em 68,42% para o CCP 76 e 84,61% para o CCP 09, comparando-os aos respectivos controles. Resultados semelhantes foram encontrados por Ferreira-Silva et al. (2012) no qual o conteúdo de TBARS em folhas de cajueiro diminuiu à medida que elevaram as concentrações de NaCl, na faixa de 50 à 200 mmol. As plantas quando expostas a altas concentrações de sais, apresentaram estresse oxidativo geralmente associada com o aumento da peroxidação lipídica (MOLLER et al., 2007). E entre a bicamada lipídica da membrana celular, as ligações duplas dos ácidos graxos insaturados são alvos de peroxidação intercedida pelas EROs, específica por causar danos estruturais na membrana (FERREIRA-SILVA et al., 2012).

O aumento da peroxidação lipídica tem sido considerada um indicador de dano oxidativo nas folhas de diversas espécies de plantas submetidas ao estresse salino, como feijão-caupi (CAVALCANTI et al., 2004, 2007), arroz (DEMIRAL e TÜRKAN 2005), sorgo (CHAI et al., 2010) e milho (CARRASCO-RÍOS e PINTO, 2014). Entretanto, a peroxidação lipídica foi reduzido em folhas de cajueiro anão precoce, no qual o sal induziu a redução no conteúdo de

TBARS. Com base nestes resultados, sugere-se que as plântulas de cajueiro sob estresse salino devem portar mecanismos eficientes para a renovação dos lipídios de membrana danificados e/ou para a remoção das EROs produzidas, sendo favorável para a proteção oxidativa. Resultados semelhantes foram obtido em raízes de milho (AZEVEDO-NETO et al., 2006), feijão-caupi (MAIA et al., 2012) e em folhas de cajueiro (FERREIRA-SILVA et al., 2012).

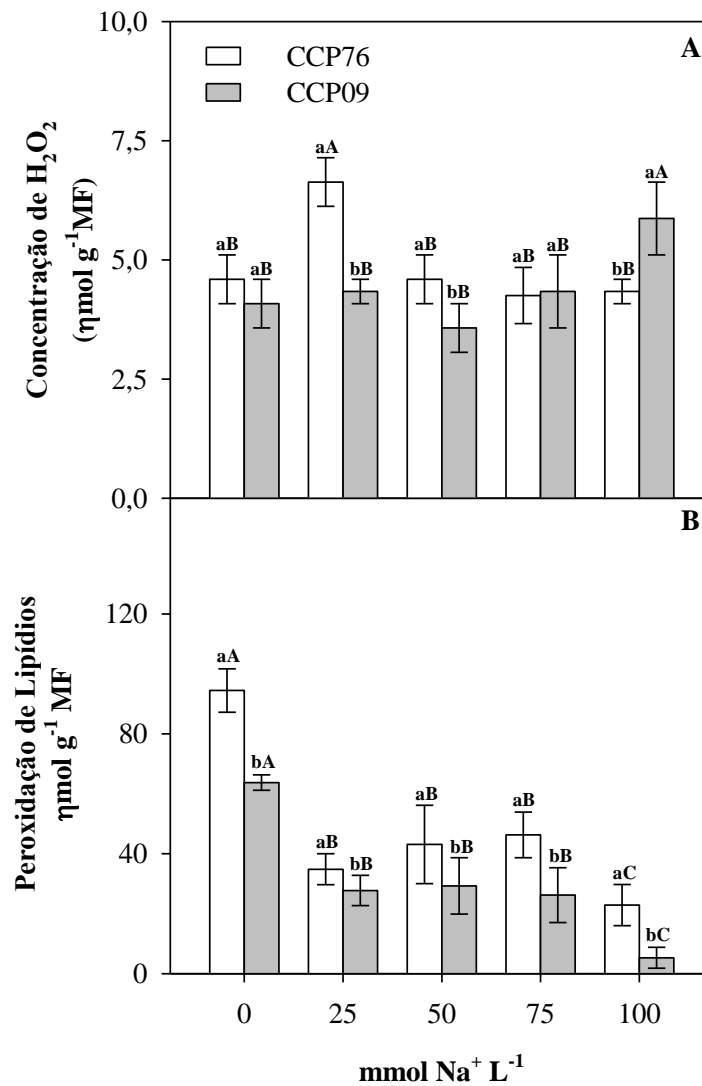


Figura 13 – Concentração de H₂O₂ (A) CV(%) = 11,66 e peroxidação de lipídios (TBARS) CV(%) = 19,18 (B), em folhas dos clones de cajueiro anão precoce (CCP 76 e CCP 09), cultivados sob condição controle e tratadas com doses de 0, 25, 50, 75 e 100 mM de NaCl por 30 dias. As letras sobre as barras indicam diferenças significativas testadas por Tukey ($p \leq 0,05$), sendo as letras minúsculas relacionadas aos clones e as maiúsculas às doses.

Os teores de proteínas foram afetados significativamente pela aplicação das soluções salinas de NaCl, com acréscimo de 21,37% na dose de 25 mmol de NaCl (CCP 76) e 27,5% na dose 50 mmol de NaCl (CCP 09), quando comparadas aos respectivos controles (Figura 14). Também foram observada diferença significativa, entre os clones onde o CCP 09 sobressaiu com maiores conteúdos de proteína em todos os tratamentos. Em condições de estresse salino, plantas podem produzir excesso de EROS, que atacam principalmente proteínas, além de causar prejuízos na expressão e síntese em função, devido ao aumento nas concentrações de Na⁺ em detrimento de K⁺ (HALLIWELL e GUTTERIDGE, 1999; SILVEIRA et al., 2003; MOLLER et al., 2007; AVERY, 2011). Tais modificações resultam em perdas de funções vitais para o metabolismo vegetal, intercedida pela estrutura das proteínas, transporte ou atividades de regulação. A oxidação de proteínas também resulta na acumulação de agregados tóxicos em proteínas causando danos graves (DEMIDCHIK et al., 2010; AVERY, 2011). Também é relatado o acúmulo de proteínas em condições de estresses severo em plantas (OLIVEIRA, 2012; NASCIMENTO et al., 2015). Entretanto, os resultados referentes ao acúmulo de proteínas nos clones de cajueiro anão precoce, não condizem com uma redução proteica quando submetidos ao estresse salino e, juntamente com a redução da peroxidação lipídica, que indicam uma tolerância dessas plantas a salinidade, já que certas proteínas responsivas ao estresse podem contribuir com a tolerância a esse estresse (MOHAMMADKHANI e HEIDARI, 2008).

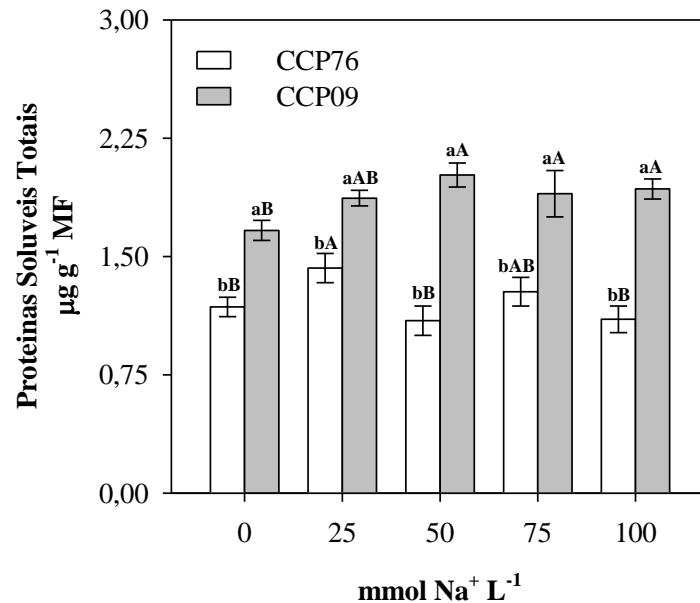


Figura 14 – Conteúdo de proteínas (Bradford) CV(%) = 5,58, em folhas dos clones de cajueiro anão precoce (CCP 76 e CCP 09), cultivados sob condição controle e tratadas com doses de 0, 25, 50, 75 e 100 mM de NaCl por 30 dias. As letras sobre as barras indicam diferenças significativas testadas por Tukey ($p \leq 0,05$), sendo que as letras minúsculas relacionadas aos clones e as maiúsculas às doses.

Os conteúdos dos antioxidantes não enzimáticos, ascorbato (ASC) e glutatona (GSH), sofreram mudanças drásticas em resposta ao estresse salino (Figura 15A e B). As aplicações de NaCl reduziram o conteúdo do ascorbato em folhas de cajueiro, quando comparado ao controle foi observado um decréscimo generalizado no clone CCP 76 com 71,42% e CCP 09 com 73,52%, tratados à 100 mmol. Porém, notou-se que o CCP 09 possui maiores concentrações de ascorbato reduzido, aproximadamente 67% em média nas doses de 25, 50, e 75 mmol do sal (Figura 15A).

Segundo Noctor e Foyer (1998) o ascorbato (ASC) é considerado o substrato antioxidante principal para redução do H_2O_2 . Sendo que as APXs utilizam duas moléculas do ascorbato reduzidas, como doadoras específicas de elétrons, para catalisar a redução de uma molécula de H_2O_2 para H_2O e O_2 sendo o ASC considerado um metabolito essencial envolvido no metabolismo oxidativo e manutenção das funções vitais celular (NAKANO e ASADA, 1987; GRATÃO et al., 2005) e hidroperóxidos de lipídios (SHAO et al., 2008). No presente estudo, observou-se que o conteúdo de ASC foi inversamente proporcional a atividade de APX. O CCP

76 apresenta declínio brusco do conteúdo de ASC, com atividade de APX elevada, em relação ao CCP 09, sustentando a hipótese de uma eficiente interação dos mecanismos antioxidantes enzimáticos e não enzimáticos na proteção oxidativa no cajueiro anão precoce, sob condições salinas. O teor elevado de ascorbato reduzido, associada à baixa atividade da APX, como observado no Clone CCP 09, indicou consumo do ascorbato reduzido, sugerindo papel do ASC na proteção oxidativa pela reação direta com H_2O_2 e formação de água. Segundo Ahmad et al. (2008) o ASC além de desempenhar um importante papel na redução dos danos oxidativos, realiza uma ação sinérgica associada a outros antioxidantes. Resultados semelhantes foram observados em várias espécies como, pimenta, ervilha, oliveira e melancia (DEL RIO et al., 2002), em cajueiro (FERREIRA-SILVA et al., 2012) e milho (SHAN et al., 2014), onde a redução do estado redox do ASC associada à diminuição da atividade de APX sob alta concentração de NaCl pode indicar a utilização direta do ascorbato na oxidação do H_2O_2 .

O conteúdo da glutathiona (GSH) no tecido foliar decresceu com o aumento das doses salinas principalmente a partir de 50 mmol de NaCl (Figura 15B). Assim o CCP 76 reduziu em 38,66% e 42,60% no CCP 09, quando tratadas à 100 mmol em relação ao controle. No entanto, observou-se também efeito significativo entre os clones. No qual sobressaiu-se o CCP 09 com maior poder redutor (não enzimático), sendo 34,78% nas plântulas controle e 30% em média as doses de 50, 75 e 100 mmol de NaCl (Figura 15B). A GSH é o principal composto tiol com baixo peso molecular não proteico, que desempenha um papel importante como antioxidante, contra danos oxidativos intracelular induzidos por EROS (FOYER e NOCTOR, 2003; DELAPLACE et al., 2011). Neste estudo, como foi observado, o consumo desse antioxidante auxiliou na tolerância ao estresse salino nas plântulas de cajueiro, mesmo em elevadas concentrações de NaCl, proporcionando respostas adaptativas. Segundo Foyer et al. (1997), o GSH desempenha um papel importante em diversos processos biológicos devido ao seu poder redutor, incluindo o crescimento de células/divisão, transdução de sinal, regulação enzimática, síntese de proteínas e ácidos nucleicos e a expressão de genes responsivos aos estresses abióticos. Entretanto, observou-se uma relativa contribuição da atividade do GSH no metabolismo das plântulas de cajueiro pelo seu consumo, concordando com Foyer et al. (1997), mesmo não havendo tanta responsividade dessa molécula ao estresse salino quanto ao ASC. Em seu papel biológico a GSH para o cajueiro possivelmente proporcionou uma proteção contra as EROs, garantindo a estabilidade na síntese proteica, redução da peroxidação lipídica e maior controle do metabolismo antioxidante. Esse efeito também foi observado em macieiras submetidas a seca progressiva (TAUSZ et al., 2004). Segundo Tausz et al. (2004), quando a concentração de GSH é elevada o estado redox tende a ser reduzido e ocorre a redução da

peroxidação lipídica e da degradação proteica. Por outro lado, quando a concentração de GSH é baixa o estado redox tende a estar oxidado e conseqüentemente ocorre o aumento da peroxidação de lipídios e peroxidação proteica. Resultados semelhantes foram observados em algumas espécies de plantas, como batata transgênica (ELTAYEB et al. 2010), feijão mungo (SHAN e ZHAO, 2014) e pepino (NALIWAJSKI e SKŁODOWSKA, 2014), onde a maior proteção contra danos oxidativos impostas pelo estresse salino, esteve relacionado com maior nível de glutathione reduzida. Entretanto, neste trabalho os resultados em cajueiro, sob as condições impostas, foram divergentes, embora não se desconsidere a relevância dessa molécula para a proteção antioxidativa, pois observa-se o seu consumo em detrimento da redução de danos oxidativos celulares, como observado pela peroxidação lipídica. Resultados semelhantes foram observados em outras espécies, como sorgo (HEFNY e ABDEL-KADER, 2009) e em milho (SHAN et al., 2014).

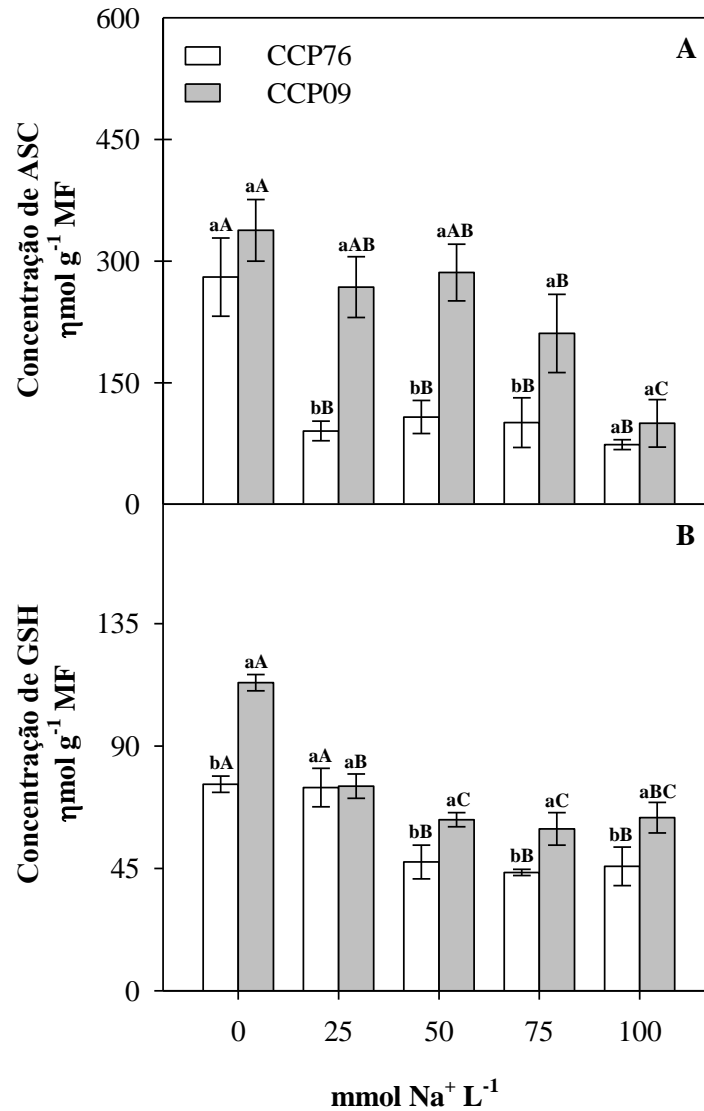


Figura 15 – Concentração de ascorbato (ASC) CV(%) = 17,96 (A) e concentração de glutathione redutase (GSH) CV(%) = 7,59 (B), em folhas dos clones de cajueiro anão precoce (CCP 76 e CCP 09), cultivados sob condição controle e tratadas com doses de 25, 50, 75 e 100 mM de NaCl por 30 dias. As letras sobre as barras indicam diferenças significativas testadas por Tukey ($p \leq 0,05$), sendo as letras minúsculas relacionadas aos clones e as maiúsculas às doses.

No entanto, as respostas das enzimas foram visualmente clone-específica, notando-se para o CCP 76 maiores atividades para SOD e APX, reduzindo em POX, e para o CCP 09, um aumento significativo da atividade da POX (Figura 16A, B e C).

O tratamento salino causou alterações na atividade de SOD foliar em ambos os clones. A atividade da SOD aumentou significativamente apenas para o clone CCP 76, com incremento de 24,39% na dose de 75 mmol de NaCl, em relação ao controle. No entanto, observou-se acréscimo de apenas 16% de atividade de SOD no CCP 76 em relação ao CCP 09 (Figura 16A). As enzimas dismutase do superóxido (SODs) são metalo-enzimas consideradas a primeira linha de defesa contra as espécies reativas de oxigênio (EROs) as quais são responsáveis por catalisar a reação de dismutação dos radicais $O_2^{\cdot-}$, oxidando em H_2O_2 e O_2 (MITTLER, 2002; BHATTACHARJEE, 2010). Porém, não observou-se a sua atividade tão expressiva nas doses analisados. Como pode ser constatado no trabalho de Ferreira et al. (2002), sendo que o conteúdo de SOD varia entre os tipos de plantas. Resultados semelhantes foram encontrado em várias espécies, como trigo (STEPIEN e KLOBUS, 2005), milho (KHOLLOVA et al., 2010), e em cana-de-açúcar (PATADE et al., 2011; SATBHAI e NAIK, 2014; CRUZ, 2015). Neste trabalho, em folhas dos clones de cajueiro anão precoce, houve um breve aumento da atividade de SOD em resposta ao estresse salino. Entretanto, observando a estabilidade no H_2O_2 somada a redução da peroxidação de lipídios, sugere-se que essas plantas não sofreram estresse oxidativo e que a manutenção de conteúdo de EROs se deve pela ação de outros antioxidantes, com maior responsividade.

A atividade da APX foi severamente reduzida pelo aumento da concentração do NaCl (Figura 16B). As plântulas de cajueiro de ambos os clones sofreram alteração na atividade da APX foliar. O conteúdo de APX reduziu significativamente apenas para o clone CCP 76, com decréscimo de 85,71% na dose de 100 mmol de NaCl em relação ao controle. No entanto, os clones diferiram em média 81%, nas doses de 0, 25, 50 e 75 mmol de NaCl. A APX é uma das enzimas mais importantes dentre os componentes de desintoxicação da hidroxila H_2O_2 (BHATT e TRIPATHI, 2011). A APX exige o ácido ascórbico (ASC) como redutor (como foi observado maiores proporções para o clone CCP 09). O APX possui uma alta afinidade com o H_2O_2 , com uma constante de Michaelis-Menten (K_M) na ordem de μM , permitindo assim a eliminação do H_2O_2 mesmo estando em baixas concentrações (LOCATO et al., 2010; SHARMA et al., 2012). Sob o efeito do sal, as plântulas de cajueiro anão precoce sofreram uma drástica redução da atividade da APX em folhas. Como mencionado anteriormente, mesmo nas altas doses de NaCl (75 e 100 mmol) a atividade baixa de APX, observada nesse experimento, ainda pode ser importante para a manutenção do *pool* de EROs celular. Contudo, sugere-se que isso não seja limitante para a manutenção de EROs, tendo em vista a estabilidade do H_2O_2 , a redução dos conteúdos de TBARS, associada com o alto consumo de ASC, que possivelmente não poderia ser justificada pela atividade de APX. O efeito do sal na diminuição da atividade de APX em

plantas tem sido observado em outros trabalhos (FERREIRA-SILVA et al., 2012 e MAIA et al., 2012). Os autores sugerem que essa redução seja causada por uma possível compensação na eliminação das EROs do mecanismo foliar de cajueiro anão e feijão-caupi sob estresse salino.

A atividade de peroxidase de fenóis (POX) aumentou suavemente em ambos os clones (Figura 16C). Em especial no clone CCP 76, a atividade de POX aumentou 32,14 % na dose de 25 mmol em relação ao controle e no clone CCP 09, 21% no tratamento de 75 mmol também em relação ao controle. Porém, percebeu-se que a atividade desta enzima nas folhas foi em média 35% maior em CCP 09 do que em CCP 76 em todas as doses. A POX tem sido relacionado em diversos sistemas de defesa, incluindo defesa contra patógenos (FERRAZ et al., 2014), proteção antioxidativa contra diversos estresse abióticos (MAIA et al., 2012; ABDELGAWAD et al., 2014; LAXMAN et al., 2014) e controle do crescimento sob diversas condições de estresse (MAIA et al., 2012), relacionando com o amadurecimento de frutos, atuando na parede celular na síntese de lignina, a partir da oxidação de monofenóis utilizados como fonte doadora de elétrons na remoção de EROs (PASSARDI et al., 2004). Nesse trabalho esse aumento significativo na atividade de POX pode estar relacionado, pelo menos em parte, ao declínio no acúmulo de biomassa em folhas de cajueiro. Esse efeito também foi observado em por (MHAMDI et al., 2012 e MAIA et al., 2012).

O aumento da atividade destas enzimas indicar papel protetor contra o estresse salino (HARTER et al., 2014). Contudo, nesse trabalho, a POX aparentemente representa pouca relevância no processo de manutenção do *pool* de EROs em cajueiro, tendo em vista sua singela responsividade ao aumento da dose de sal e a sutil relação com a peroxidação de lipídeos. Em outras espécies, o aumento da atividade de POX tem sido significativamente associada com tolerância ao estresse salino, como em plantas de tomate (SILVA-JUNIOR, 2012), feijão-caupi (MAIA et al., 2012), mogango, (HARTER et al., 2014) e tomates enxertados (HE et al., 2009; SILVA, 2015). Os resultados dos seguintes autores, corroboram com o presente estudo, no qual a atividade de POX nas folhas de cajueiro anão precoce pode estar associada à manutenção da peroxidação de lipídios.

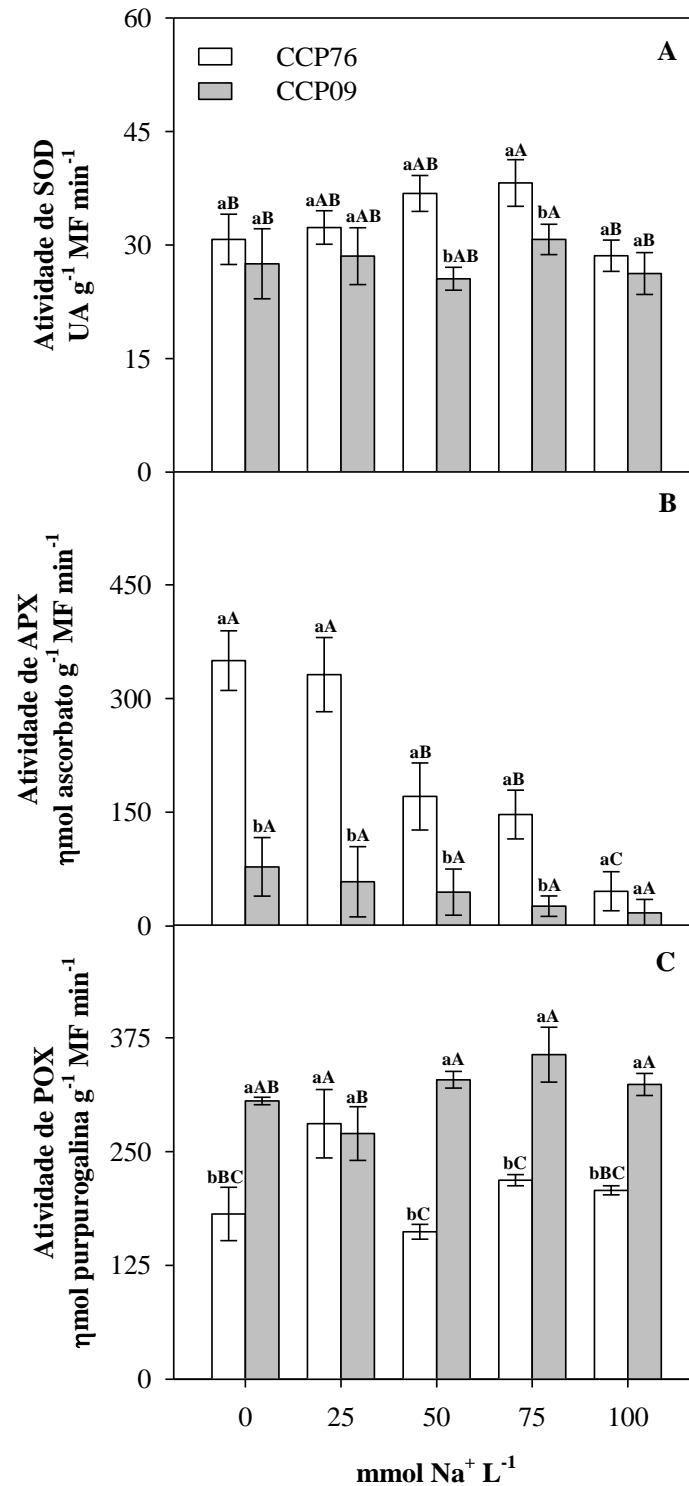


Figura 16 – Dismutase do superóxido (SOD) CV(%) = 9,54 (A), peroxidase do ascorbato (APX) CV(%) = 28,01 (B) e peroxidase de fenóis (POX) CV(%) = 7,98 (C), em folhas dos clones de cajueiro anão precoce (CCP 76 e CCP 09), cultivados sob condição controle e tratadas com doses de 25, 50, 75 e 100 mM de NaCl por 30 dias. As letras sobre as barras indicam diferenças significativas testadas por Tukey ($p \leq 0,05$), sendo as letras minúsculas relacionadas aos clones e as maiúsculas às doses.

5. CONCLUSÕES

Ambos os clones acumularam Na^+ em todas as partes vegetais, promovendo a redução da massa fresca. No entanto, o clone CCP 09 acumulou K^+ gradativamente em folha, favorecendo melhor crescimento da Parte aérea e restringindo os efeitos deletérios causados pelo sal.

O estresse salino afetou drasticamente o aparato fotossintético, destacando-se o clone CCP 09, sobressaindo-se nas variáveis P_N , P_N/C_I e P_N/E , com exceção da C_I e E em relação ao CCP 76.

O estresse salino promoveu o aumento de H_2O_2 , apenas para o clone CCP 09. Visto que a peroxidação lipídica, foi reduzido drasticamente em ambos os clones.

Os clones apresentam respostas antioxidantes específicas, tendo em vista a maior atividade enzimática (SOD, APX e POX) para o CCP 76 e não enzimática (ASC, GSH), além da atividade da POX para o CCP 09.

A atividade da POX para o CCP 09 é certamente mais eficiente em capturar H_2O_2 que conferiu maior proteção e menor oxidação do ASC.

Com base nos resultados, sugere-se que o melhor desempenho da relação parte aérea/raiz no clone CCP 09 tenha sido causado pelo efeito protetor do K^+ em folhas e da relevante proteção antioxidativa não-enzimática promovida pelo ASC e GSH, além da atividade enzimática de POX. Essa proteção foi evidenciada no clone CCP09 devido a este ser mais eficiente na assimilação de carbono e no uso da água tecidual do que o CCP 76.

6. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

ABDELGAWAD, Z. A.; KHALAFAALLAH, A. A.; ABDALLAH, M. M. Impact of Methyl Jasmonate on Antioxidant Activity and Some Biochemical Aspects of Maize Plant Grown under Water Stress Condition. **Agricultural Sciences**, v. 5, n. 12, p. 1077, 2014.

ABREU, C. E. B. PRISCO, J. T.; NOGUEIRA, A. R.; BEZERRA, M. A.; LACERDA, C. F. D.; GOMES-FILHO, E. Physiological and biochemical changes occurring in dwarf-cashew seedlings subjected to salt stress. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 20, n. 02, p. 105 - 118, 2008.

ADAMS, E.; SHIN, R. Transport, signaling, and homeostasis of potassium and sodium in plants. **Journal of integrative plant biology**, v. 56, n. 3, p. 231-249, 2014.

AHMAD, P.; SARWAT, M.; SHARMA, S. Reactive oxygen species, antioxidants and signaling in plants. **Journal of Plant Biology**, v. 51, n. 3, p. 167-173, 2008.

ALVAREZ-PIZARRO, J. C. GOMES-FILHO, E.; LACERDA, C. F.; ALENCAR, N. L. M.; PRISCO, J. T. Salt-induced changes on H⁺-ATPase activity, sterol and phospholipid content and lipid peroxidation of root plasma membrane from dwarf- cashew (*Anacardium occidentale* L.) seedlings. **Plant Growth Regulation**, v. 59, n. 02, 125 - 135, 2009.

AMORIM, A. V.; GOMES FILHO, E.; BEZERRA, M. A.; PRISCO, J. T.; LACERDA, C. F. Respostas fisiológicas de plantas adultas de cajueiro anão precoce a salinidade. **Revista Ciência Agronômica**, v. 41, n. 01, p. 113 - 121, 2010.

ANDERSSON, B.; ANDERSON, J.M. Lateral heterogeneity in the distribution of chlorophyll-protein complexes of the thylakoid membranes of spinach chloroplasts. **Biochim Biophys Acta**, v. 593, p. 427 – 440, 1980.

APSE, M.P.; BLUMWALD, E. Na⁺ transport in plants. **FEBS Letters**, v.581, n.12, p.2247-2254, 2007.

ARAÚJO, L. G.; ARAÚJO, R. M. Cadeia Produtiva da Cajucultura do RN: Um Estudo de Caso de Serra do Mel no Universo das Redes Sociais, do Nacional ao Local. **UNOPAR Científica Ciências Jurídicas e Empresariais**, v. 15, n. 1, 2014.

ARO, E.M.; VIRGIN, I.; ANDERSSON, B . Photoinhibition of Photosystem II. Inactivation, protein damage and turnover. **Biochim Biophys Acta**, v. 1143, p. 113 - 134, 1993.

ASADA, K. Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions. **Plant Physiology**, v. 141, p. 391 - 396, 2006.

ASADA, K. THE WATER-WATER CYCLE IN CHLOROPLASTS: Scavenging of Active Oxygens and Dissipation of Excess Photons. **Annual review of plant physiology and plant molecular biology**, v. 50, p. 601 – 639. 1999.

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, n. 3, p. 702- 713, 2007.

AVERY, S. Molecular targets of oxidative stress. **Biochem. J**, v. 434, p. 201-210, 2011.

AZEVEDO NETO, A. D.; PEREIRA, P. P. A.; COSTA, D. P.; SANTOS, A. C. C. Fluorescência da clorofila como uma ferramenta possível para seleção de tolerância à salinidade em girassol. **Revista Ciência Agrônômica**, v. 42, n. 4, p. 893-897, 2011.

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

BAKER, N. R.; HARBINSON, J.; KRAMER, D. M. Determining the limitations and regulation of photosynthetic energy transduction in leaves. **Plant, Cell & Environment**, v. 30, n. 9, p. 1107-1125, 2007.

BARBER, J.; ANDERSSON, B. Too much of a good thing: light can be bad for photosynthesis. **Trends in biochemical sciences**, v. 17, p. 61 - 66, 1992.

BARBOSA, R. C. A.; BRITO, O.; BORBOSA, M. E. TOLERÂNCIA À SALINIDADE DE GENÓTIPOS DE CITROS RECOMENDADOS COMO PORTA-ENXERTOS. **Programa de Pós-Graduação em Sistemas Agroindustriais (Dissertações e Teses)**, v. 2, n. 1, p. 11, 2014.

BARRAGÁN, V.; LEIDI, E. O.; ANDRÉS, Z.; RUBIO, L.; LUCA, A.; FERNÁNDEZ, J. A.; CUBERO, B.; PARDO, J. M. Ion exchangers NHX1 and NHX2 mediate active potassium uptake into vacuoles to regulate cell turgor and stomatal function in Arabidopsis. **The Plant Cell**, v. 24, n. 3, p. 1127-1142, 2012.

BARROS, L. M.; CAVALCANTI, J. J. V.; PAIVA, J. R.; CRISÓSTOMO, J. R. Hibridação de caju. In: BORÉM, A (Ed.). **Hibridação artificial de plantas**. 2.ed. Viçosa-MG: EDUFV, p. 214-250, 2009.

BARROS, M. L.; CAVALCANTI, J. J.; PAIVA, J. R. Seleção de clones de cajueiro-anão para o plantio comercial no Estado do Ceará. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.11, p. 2197 - 2204, 2000.

BEAUCHAM. C; FRIDOVIC.I Superoxide Dismutase - Improved Assays and an Assay Applicable to Acrylamide Gels. **Analytical Biochemistry**, v.44, p.276 - 287, 1971.

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

BHATT, I.; TRIPATHI, B.N. Plant peroxiredoxins: catalytic mechanisms, functional significance and future perspectives. **Biotechnology Advances**, v.29, p.850-859, 2011. Disponível em: <<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0734975011000991>>. Acesso em: 25 out. 2012. doi 10.1016/j.bbr.2011.03.031.

BHATTACHARJEE, S. Sites of generation and physicochemical basis of formation of reactive oxygen species in plant cell. In: GUPTA, S.D. **Reactive oxygen species and antioxidants in higher plants**. Enfi eld: Science Publishers, p.1-30. 2010.

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

CAO, B.; LONG, D.; ZHANG, M.; LIU, C.; XIANG, Z.; ZHAO, A. Molecular characterization and expression analysis of the mulberry Na⁺/H⁺ exchanger gene family. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 99, p. 49-58, 2016.

CARDEN, D. E.; WALKER, D. J.; FLOWERS, T. J.; MILLER, A. J. Single-cell measurements of the contributions of cytosolic Na⁺ and K⁺ to salt tolerance. **Plant Physiology**, v. 131, p. 676 – 683, 2003.

CARNEIRO, P.T.; FERNANDES, P.D.; GHEYI, H.R.; SOARES, F.A.L.; SANTOS, M.A.L.; FEITOZA, A.T.F. Evapotranspiração do cajueiro anão precoce sob estresse salino em diferentes fases fenológicas. **Irriga**, Edição Especial, p. 351-367, 2012.

CARRASCO-RÍOS, L.; PINTO, M. Effect of salt stress on antioxidant enzymes and lipid peroxidation in leaves in two contrasting corn, 'Lluteno' and 'Jubilee'. **Chilean journal of agricultural research**, v. 74, n. 1, p. 89-95, 2014.

CAVALCANTI, F. R.; LIMA, J. P. M. S.; FERREIRA-SILVA, S. L.; VIÉGAS, R. A.; SILVEIRA, J. A. G. Roots and leaves display contrasting oxidative response during salt stress and recovery in cowpea. **Journal of plant physiology**, v. 164, n. 5, p. 591-600, 2007.

CAVALCANTI, F.R., OLIVEIRA, J.T.A., MARTINS-MIRANDA, A.S., VIÉGAS, R.A., SILVEIRA, J.A.G. Superoxide dismutase, catalase and peroxidase activities do not confer protection against oxidative damage in salt-stressed cowpea leaves. **New Phytologist**, v. 163, n. 3, p. 563-571, 2004.

CHAI, Y. Y.; JIANG, C. D.; SHI, L.; SHI, T. S.; GU, W. B. Effects of exogenous spermine on sweet sorghum during germination under salinity. **Biologia Plantarum**, v. 54, n. 1, p. 145-148, 2010.

CHA-UM, S.; KIRDMANEE, C. Remediation of salt-affected soil by the addition of organic matter: an investigation into improving glutinous rice productivity. **Scientia Agricola**. v. 68, n. 4, p. 406-410, 2011.

CHAVES, M. M.; FLEXAS, J.; PINHEIRO, C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. **Annals of Botany**, v.103, p.551–560, 2009.

CHEESEMAN, J.M., Hydrogen peroxide concentrations in leaves under natural conditions. **Journal of Experimental Botany**. v. 57, n. 10, 2435 - 2444. 2006.

CRUZ, F. J. R. **Respostas bioquímicas e fisiológicas de plantas jovens de cana-de-açúcar sob diferentes concentrações de NaCl no solo**. Jaboticabal, 2015. Tese (Doutorado em Agronomia). Programa de Pós-Graduação em Agronomia: Produção Vegetal. Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (Unesp).

CUIN, T. A.; BETTS, S. A.; CHALMANDRIER, R.; SHABALA, S. A root's ability to retain K^+ correlates with salt tolerance in wheat. **Journal of Experimental Botany**, v. 59, p. 2697–2706, 2008.

DANESHMAND, F.; ARVIN, M. J.; KALANTARI, K. M. Manuchehry. Acetylsalicylic acid ameliorates negative effects of NaCl or osmotic stress in *Solanum stoloniferum* in vitro. **Biologia Plantarum**, v. 54, n. 4, p. 781-784, 2010.

DEL RIO, L. A.; CORPAS, F. J.; SANDALIO, L. M.; PALMA, J. M.; GÓMEZ, M.; BARROSO, J. B. Reactive oxygen species, antioxidant systems and nitric oxide in peroxisomes. **Journal of Experimental botany**, v. 53, n. 372, p. 1255-1272, 2002.

DELAPLACE, P.; FAUCONNIER, M. L.; DU JARDIN, P. Antioxidants involvement in the ageing of non-green organs: the potato tuber as a model. In: GUPTA, S.D. **Reactive oxygen species and antioxidants in higher plants**. New Hampshire, Science Publishers, Chap.8, p.151-176, 2011.

DEMIDCHIK, V. Reactive oxygen species, oxidative stress and plant ion channels. In: **Ion Channels and Plant Stress Responses**. Springer Berlin Heidelberg, p. 207-232, 2010.

DEMIRAL, T.; TÜRKAN, I. Comparative lipid peroxidation, antioxidant defense systems and proline content in roots of two rice cultivars differing in salt tolerance. **Environmental and Experimental Botany**, v. 53, n. 3, p. 247-257, 2005.

DIAS, M.C.; BRÜGGEMANN, W. Limitações da fotossíntese em *Phaseolus vulgaris* sob estresse hídrico: A troca gasosa, Fluorescência de clorofilas e as enzimas do ciclo de Calvin. **Photosynthetica**, 48: 96-102, 2010.

EDGE, R.; MCGARVEY, D.J.; TRUSCOTT, T.G. The carotenoids as anti-oxidants– a review. **Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology**, v. 41, p. 189 – 200, 1997.

ELTAYEB, A. E.; YAMAMOTO, S.; HABORA, M. E. E.; MATSUKUBO, Y.; AONO, M.; TSUJIMOTO, H.; TANAKA, K. Greater protection against oxidative damages imposed by various environmental stresses in transgenic potato with higher level of reduced glutathione, **Breeding Science**, v. 60, n. 2, p. 101–109, 2010.

EMATER-RN, SAPE E BNB celebram parceria para investimentos na cultura do caju no Oeste Potiguar, 2011. Disponível em: <http://goo.gl/G4qcp>. Acesso em: maio de 2013.

FAO – Food and Agriculture Organization the Units Nations. **Statistical Production**. Crops Primary. Rome. In: FAOSTAT. FAO statistical data bases: Cantidad de producción. <<http://faostat.fao.org/site/291/default.aspx>>. 03 Fev. 2011.

FERNANDES, E. T. **Fotossíntese e crescimento inicial de clones de eucalipto sob diferentes regimes hídricos**. 109f. Dissertação de mestrado (Agronomia) - Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia, Vitória da Conquista - BA, 2012.

FERRAZ, H. G. M.; RESENDE, R. S.; SILVEIRA, P. R.; ANDRADE, C. C. L.; MILAGRES, E. A.; OLIVEIRA, J. R.; RODRIGUES, F. D. Á. Rhizobacteria induces resistance against Fusarium wilt of tomato by increasing the activity of defense enzymes. **Bragantia**, v. 73, n. 3, p.274-283, 2014.

FERREIRA, R. R.; FORNAZIER, R. F.; VITÓRIA, A. P.; LEA, P. J.; AZEVEDO, R. A. Changes in antioxidant enzyme activities in soybean under cadmium stress. **Journal of plant nutrition**, v. 25, n. 2, p. 327-342, 2002.

FERREIRA-SILVA, S. L., VOIGT, E. L., VIÉGAS, R. A., PAIVA J. R., SILVEIRA, J. A. G. Influência de porta-enxertos na resistência de mudas de cajueiro ao estresse salino. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 44, n.4, p. 361 - 367, 2009.

FERREIRA-SILVA, S. L.; SILVA, E. N.; CARVALHO, F. E. L.; LIMA, C. S.; ALVES, F. A. L.; SILVEIRA, J. A. G. Physiological alterations modulated by rootstock and scion combination in cashew under salinity, **Scientia Horticulturae**, v. 127, p.39 - 45, 2010.

FERREIRA-SILVA, S. L.; SILVEIRA, J. A. G.; VOIGT, E. L.; SOARES, L. S. P.; VIÉGAS, R. A. Changes in physiological indicators associated with salt tolerance in two contrasting cashew rootstocks. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 20, n. 1, p. 51-59, 2008.

FERREIRA-SILVA, S. L.; VOIGT, E. L.; SILVA, E. N.; MAIA, J. M.; ARAGÃO, T. C. R.; SILVEIRA, J. A. G. Partial oxidative protection by enzymatic and non-enzymatic components in cashew leaves under high salinity. **Biologia Plantarum**, v. 56, n. 1, p. 172-176, 2012.

FERREIRA-SILVA, S. L.; VOIGT, E. L.; SILVA, E. N.; MAIA, J. M.; FONTENELE, A. V.; SILVEIRA, J. A. G. High temperature positively modulates oxidative protection in salt-stressed cashew plants. **Environmental and Experimental Botany**, v. 74, p. 162-170, 2011.

FOYER, C. H.; LOPEZ-DELGADO, H.; DAT, J. F.; SCOTT, I. M. Hydrogen peroxide- and glutathione-associated mechanisms of acclimatory stress tolerance and signalling, **Physiologia Plantarum**, v. 100, n. 2, p. 241–254, 1997.

FOYER, C. H.; NEUKERMANS, J.; QUEVAL, G.; NOCTOR, G.; HARBINSON, J. Photosynthetic control of electron transport and the regulation of gene expression. **Journal of experimental botany**, v. 63, p. 1637 - 61. 2012.

FOYER, C. H.; NOCTOR, G. Redox sensing and signalling associated with reactive oxygen in chloroplasts, peroxisomes and mitochondria, **Physiologia Plantarum**, v. 119, n. 3, p. 355–364, 2003.

FREIRE, J. L. O.; DIAS, T. J.; CAVALCANTE, L. F.; FERNANDES, P. D.; NETO, A. J. L. Rendimento quântico e trocas gasosas em maracujazeiro amarelo sob salinidade hídrica, biofertilização e cobertura morta. **Revista Ciência Agronômica**, v. 45, n. 1, p. 82-91, 2014.

FREITAS, V. S.; MARQUES, E. C.; BEZERRA, M. A.; PRISCO, J. T.; GOMES-FILHO, E. Crescimento e acúmulo de íons em plantas de cajueiro anão precoce em diferentes tempos de exposição à salinidade. **Semina: Ciências Agrárias**, v. 34, n. 6Supl1, p. 3341-3352, 2013.

GHANNOUM, O.; CONROY J. P.; DRISCOLL S. P.; PAUL M. J.; FOYER C. H.; LAWLOR D. W. Nonstomatal limitations are responsible for drought-induced photosynthetic inhibition in four C4 grasses. **New Phytologist**. v. 159, n. 3, p. 835–844, 2003.

GIANNOPOLITIS, O., RIES, S. K. Superoxide dismutase: I. Occurrence in higher plants. **Plant Physiology**. v. 59, n. 2, p. 309 – 314, 1977.

GRACIANO, E. S. A.; NOGUEIRA, R. J. M. C.; LIMA, D. R. M.; PACHECO, C. M.; SANTOS, R. C. Crescimento e capacidade fotossintética da cultivar de amendoim BR 1 sob condições de salinidade. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v.15, p.794-800, 2011.

GRATÃO, P. L.; POLLE, A.; LEA, P. J.; AZEVEDO, R. A. Making the life of heavy metal-stressed plants a little easier. **Functional Plant Biology**, v. 32, n. 6, p. 481-494, 2005.

GRIFFITH, O. W. Determination of glutathione and glutathione disulfide using glutathione reductase and 2-vinylpyridine. **Analytical biochemistry**, v. 106, p. 207 – 211, 1980.

GURMANI, A. R.; BANO, A.; KHAN, S. U.; DIN, J.; ZHANG, J. L. Alleviation of salt stress by seed treatment with abscisic acid (ABA), 6-benzylaminopurine (BA) and chlormequat chloride (CCC) optimizes ion and organic matter accumulation and increases yield of rice (*Oryza sativa* L.). **Australian Journal of Crop Science**, v. 5, n. 10, p. 1278, 2011.

HALLIWELL, B.; GUTTERIDGE, J. M. C. **Free radicals in biology and medicine**. Oxford Oxford University Press, 1999.

HARTER, L.S.; HARTE, F.S.; DEUNER, C.; MENEGHELLO, G.E. VILLELA, F.A. Salinidade e desempenho fisiológico de sementes e plântulas de mogango. **Horticultura Brasileira**. v. 32. n.1. 2014.

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

HAVAUX, M.; EYMERY, F.; PORFIROVA, S.; REY, P.; DORMANN, P. Vitamin E protects against photoinhibition and photooxidative stress in *Arabidopsis thaliana*. **The Plant Cell**, v.17, p. 3451 - 3469, 2005.

HE, YONG; ZHUJUN ZHU, JING YANG, XIAOLEI NI, BIAO ZHU. Grafting increases the salt tolerance of tomato by improvement of photosynthesis and enhancement of antioxidant enzymes activity. **Environmental and Experimental Botany**, v. 66, n. 2, p. 270-278, 2009.

HEATH R. L.; PACKER L. Photoperoxidation in isolated chloroplast. I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. **Archives of biochemistry and biophysics**, v. 125, p. 189 – 198, 1968.

HEFNY, M.; ABDEL-KADER, D. Z. Antioxidant-enzyme system as selection criteria for salt tolerance in forage sorghum genotypes (*Sorghum bicolor* L. Moench). In: **Salinity and Water Stress**, M. Ashraf, M. Ozturk, and H. R. Athar, Eds., pp. 25–36, Springer, The Netherlands, 2009.

HERNANDEZ, M.; FERNANDEZ-GARCIA, N.; DIAZ-VIVANCOS, P.; OLMOS, E. A different role for hydrogen peroxide and the antioxidative system under short and long salt stress in *Brassica oleracea* roots. **Journal of experimental botany**, v. 61, n. 2, p. 521-535, 2010.

HOAGLAND, D. R.; D.I. ARNON. The water-culture method for growing plants without soil. **California Agricultural Experiment Station Circular**, v. 347, p. 1 – 32, 1950.

HUANG, L.; MURRAY, F.; YANG, X. Interaction between mild NaCl salinity and sublethal SO₂ pollution on wheat *Triticum aestivum* cultivar “Wilgonyne” (Ciano/Gallo) I. Responses of stomatal conductance, photosynthesis, growth and assimilation partitioning. **Agricultural Ecosystems and Environment**, v.48, p.163 - 178, 1994.

HUSSAIN, M. I.; LYRA, D. A.; FAROOQ, M.; NIKOLOUDAKIS, N.; KHALID, N. Salt and drought stresses in safflower: a review. **Agronomy for Sustainable Development**, v. 36, n. 1, p. 1-31, 2015.

HUSSAIN, S.; LURO, F.; COSTANTINO, G.; OLLITRAULT, P; MORILLON, R. Physiological analysis of salt stress behavior of citrus species and genera: Low chloride accumulation as an indicator of salt tolerance. **South African Journal of Botany**, [S.L.], v. 81, v. 81, p. 103-112, 2012.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATISTICA (IBGE). **Levantamento Sistemático da Produção Agrícola**: pesquisa mensal de previsão e acompanhamento das safras agrícolas no ano civil. Rio de Janeiro: Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, v. 25, n. 02, p. 45, 2016.

IVANOV, B. N. Oxygen reduction in chloroplasts and the ascorbate cycle. **Biochemistry** (Mosc), v. 63, p. 133 - 138, 1998.

JALEEL, C. A.; RIADH, K.; GOPI, R.; MANIVANNAN, P.; INÈS, J.; AL-JUBURI, H. J.; CHANG-XING, Z. Antioxidant defense responses: physiological plasticity in higher plants under abiotic constraints. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 31, p. 427 – 436, 2009.

JAMIL, M.; REHMAN, S.; LEE, K.J.; MAN, J.K. KIM, H.; RHA, E.S. Salinity reduced growth pS2 photochemistry and chlorophyll content in radish. **Scientia Agricola**. v. 64, n. 2, p.111-118, 2007.

KAMPFENKEL, K., MONTAGU, M.V., INZÉ, R. Extraction and determination of ascorbate and dehydroascorbate from plant tissue. **Analytical biochemistry**. v. 225, p. 165 – 167, 1995.

KAR, M. MISHRA, D. Catalase, Peroxidase, and Polyphenoloxidase activities during Rice leaf senescence. **Plant Physiology**, v. 57, p.315-319, 1976.

KHOLOVA, J.; SAIRAM, R. K.; MEENA, R. C. Osmolytes and metal ions accumulation, oxidative stress and antioxidant enzymes activity as determinants of salinity stress tolerance in maize genotypes. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 32, p. 477-486, 2010.

KOK, B. On the inhibition of photosynthesis by intense light. **Biochim Biophys Acta**, v. 21, p. 234 - 244, 1956.

KOURIL, R.; DEKKER, J.P.; BOEKEMA, E.J. Supramolecular organization of photosystem II in green plants. **Biochim Biophys Acta**, v. 1817, p. 2 – 12, 2012.

KRIEGER-LISZKAY, K. Singlet oxygen production in photosynthesis. **J Exp Bot**, v. 56, p. 337 - 346, 2005.

LAXMAN, R. H.; RAO, N. K. S.; BIRADAR, G.; SUNOJ, V. S. J. D.; SHIVASHANKARA, K. S., PAVITHRA, C. B.; DHANYALAKSHMI, K. H.; MANASA, K. M.; BHATT, R. M.; SADASHIVA, A. T.; CHRISTOPHER, M. G. Antioxidant enzymes

activity and physiological response of tomato (*Lycopersicon esculentum* M.) genotypes under mild temperature stress. **Indian Journal of Plant Physiology**, v. 19, n. 2, p. 161-164, 2014.

LIMA, A. P. B.; LOBATO, A. K. S.; OLIVEIRA NETO, C. F.; ALMEIDA, C. M.; GOUVÊA, D. D. S.; MARQUES, L. C.; CUNHA, R. L. M. COSTA, R. C. L. Transpiração e condutância estomática em folhas de mudas de mogno (*Swietenia macrophylla* King R.A) submetidas ao estresse hídrico e à reidratação. **Revista Brasileira de Biociências**, v.5, p.933-935, 2007.

LIU, X. E.; HUANG, B. Photosynthetic acclimation to high temperatures associated with heat tolerance in creeping bentgrass. **Journal of Plant Physiology**, p. 1947 – 1953, 2008.

LOCATO, V. et al. Reactive oxygen species and ascorbate-glutathione interplay in signaling and stress responses. In: GUPTA, S.D. **Reactive oxygen species and antioxidants in higher plants**. Enfield: Science Publishers, p.45-64. 2010.

LOPES, T. C.; KLAR, A. E. Influência de diferentes níveis de salinidade sobre aspectos morfofisiológicos de mudas de *Eucalyptus urograndis*. **Irriga, Botucatu**, v. 14, n. 1, p. 68-75, 2009.

LUCENA, C. C. **Crescimento vegetativo, absorção de nutrientes e trocas gasosas em mangueiras submetidas a estresse salino**. 2009. 178f. Dissertação (Mestrado em Fitotecnia) - Centro de Ciências Agrárias, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2009.

MAAS, E.V. Salinity and citriculture. **Tree Physiology**, Victoria, v.12, p.195 - 216, 1993.

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

MAGALHÃES - FILHO, J. R.; AMARAL, L. R.; MACHADO, D. F. S. P.; MEDINA, C. L.; MACHADO, E. C. Deficiência hídrica, trocas gasosas e crescimento de raízes em laranjeira 'valência' sobre dois tipos de porta-enxerto. **Bragantia**, v.67, p.75-82, 2008.

MAIA, J. M.; FERREIRA-SILVA, S. L.; VOIGT, E. L.; MACEDO, C. D.; PONTE, L. F. A.; SILVEIRA, J. A. G. Atividade de enzimas antioxidantes e inibição do crescimento radicular de feijão caupi sob diferentes níveis de salinidade. **Acta Botanica Brasilica**, v. 26, n. 2, p. 342-349, 2012.

MARINHO, F. J. L.; GHEYI, H. R.; FERNANDES, P. D.; FERREIRA NETO, M. Alterações fisiológicas em coqueiro irrigado com água salina. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v.9, p.370-374, 2005.

MARQUES, E. C.; FREITAS, V. S.; BEZERRA, M. A.; PRISCO, J. T.; GOMES-FILHO, E. Efeitos do estresse salino na germinação, emergência e estabelecimento da plântula de cajueiro anão precoce. **Revista Ciência Agronômica**, v. 42, n. 4, p. 993-999, 2011.

MASTROPASQUA, L.; BORRACCINO, G.; BIANCO, L.; PACIOLLA, C. Light qualities and dose influence ascorbate pool size in detached oat leaves. **Plant Science**.v.183, p 57 - 64, 2012.

MATOS, N. N. (2001) Relações hídricas e atividade de redutase de nitrato em mudas de cajueiro anão submetidas ao estresse salino. Fortaleza –Ceará: Universidade Federal do Ceará. p 78. **Dissertação de Mestrado**.

MATSUBARA, S.; CHOW, W.S. Populations of photoinactivated photosystem II reaction centers characterized by chlorophyll a fluorescence lifetime in vivo. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 01, p. 18234 - 18239, 2004.

MEHLER, A.H. Studies on reactions of illuminated chloroplasts. I. Mechanism of the reduction of oxygen and other Hill reagents. **Arch Biochem**, v. 33, p. 65 - 77, 1951.

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

MENDONÇA, A. V. R.; CARNEIRO, J. G. A.; FREITAS, T. A. S.; BARROSO, D. G. Características fisiológicas de mudas de *Eucalyptus spp.* submetidas a estresse salino. **Ciência Florestal**, v.20, p.255-267, 2010.

MHAMDI, Amna; NOCTOR, Graham; BAKER, Alison. Plant catalases: peroxisomal redox guardians. **Archives of Biochemistry and Biophysics**, v. 525, n. 2, p. 181-194, 2012.

MIAN, A. A.; SENADHEERA, P.; MAATHUIS, F. J. Improving Crop Salt Tolerance: Anion and Cation Transporters as Genetic Engineering Targets. **Plant Stress**, v.1, p. 64-72, 2011.

MITTLER, R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. **Trends in Plant Science**, v. 7, p. 405 – 410, 2002.

MOHAMMADKHANI, N. HEIDARI, R. Effects of Drought Stress on Soluble Proteins in two Maize Varieties. **Turkish Journal of Biology**, v. 32, n. 1, p. 23, 2008.

MOLINIER, M.; AUDRY, P.; DESCONNETS, L.; LEPRUN, J. C. **Dinâmica da Água e das Matérias num Ecosistema Representativo do Nordeste Brasileiro**: Condições de Extrapolação Espacial à Escala Regional, ORSTOM, Recife, 1989.

MOLLER, I. M.; JENSEN, P. E.; HANSSON, A. Oxidative modifications to cellular components in plants. **Annual Review of Plant Biology**. v. 58, p. 459-481, 2007.

MORAIS, D.L; VIÉGAS, R.A.; SILVA, L. M. M.; LIMA JR., A. R.; COSTA, R. C. L.; ROCHA, I. M. A.; SILVEIRA, J. A. G. Acumulação de íons e metabolismo de N em cajueiroanão em meio salino. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**,v.11,n.2,p. 125-133, 2007.

MÜH, F.; GLÖCKNER, C.; HELLMICH, J.; ZOUNI, A. Light-induced quinone reduction in photosystem II. **Biochim Biophys Acta**, v. 1817, p. 44 – 65, 2012.

MUNNS, R.; TERMAAT, A. Whole plant responses to salinity. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 13, p. 143 - 160, 1986.

MUNNS, R.; TESTER, M. Mechanisms of Salinity Tolerance. **Annual Review of Plant Biology**, v.59, p.651-681, 2008.

MURATA, N.; ALLAKHVERDIEV, S. I.; NISHIYAMA, Y. The mechanism of photoinhibition in vivo: Re-evaluation of the roles of catalase, α -tocopherol, non-photochemical quenching, and electron transport. **Biochimica et Biophysica Acta**. v. 1817, p. 1127 – 1133, 2012.

NAKANO, Y., ASADA, K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. **Plant Cell Physiology**. v. 22, p. 1068 – 1072, 1981.

NAKANO, Y.; ASADA K. Purification of ascorbate peroxidase in spinach chloroplasts: its inactivation in ascorbate-depleted medium and reactivation by monodehydroascorbate radical. **Plant Cell Physiol**, v. 28, p. 131–40. 1987.

NALIWAJSKI, M. R.; SKŁODOWSKA, M. The oxidative stress and antioxidant systems in cucumber cells during acclimation to salinity. **Biologia plantarum**, v. 58, n. 1, p. 47-54, 2014.

NASCIMENTO, H. H. C. SANTOS, C. A. FREIRE, C. S. SILVA, M. A. NOGUEIRA, R. J. M. C. Ajustamento osmótico em mudas de jatobá submetidas à salinidade em meio hidropônico. **Revista Árvore**, Viçosa-MG, v.39, n.4, p.641-653, 2015.

NELSON N, YOCUM C. Structure and function of PS I and II. **Annual Review of Plant Biology**. v. 57, p. 521 – 565, 2006.

NELSON, N.; BEN-SHEM, A. The complex architecture of oxygenic photosynthesis. **Nature Reviews Molecular Cell Biology**, v. 5, p. 971 – 982, 2004.

NEOCLEOUS, D.; VASILAKAKIS, M. Effects of NaCl stress on red raspberry (*Rubus idaeus* L. 'Autumn Bliss'). **Scientia Horticulturae**, v.112, p.282-289, 2007.

NETO, V.; BARROS, L. M.; CAVALCANTI, J. J. V.; MELO, D. S. Melhoramento genético e cultivares de cajueiro. **Agronegócio caju: práticas e inovações**. Brasília, DF: Embrapa, p. 481-508, 2013.

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

NEVO, R.; CHARUVI, D.; TSABARI, O.; REICH, Z. Composition architecture and dynamics of the photosynthetic apparatus in higher plants. **The Plant Journal**, v. 70, p. 157 – 76, 2012.

NISHIYAMA, Y.; ALLAKHVERDIEV, S.I.; MURATA, N. A new paradigm for the action of reactive oxygen species in the photoinhibition of photosystem II. **Biochim Biophys Acta**. v. 1757, p. 742 – 749, 2006.

NISHIYAMA, Y.; YAMAMOTO, H.; ALLAKHVERDIEV, S.I.; INABA, M.; YOKOTA, A.; MURATA, N. Oxidative stress inhibits the repair of photodamage to the photosynthetic machinery. **EMBO J**, v. 20, p. 5587 – 94, 2001.

NIYOGI, K.K. Photoprotection revisited: genetic and molecular approaches. **Annual Review Plant Physiology Plant Mol Biology**, v. 50, p. 333 - 359, 1999.

SCHOPFER, P.; BRENNICKE, A. Pflanzenphysiologie. Springer-Verlag, **Berlin Heidelberg**, Germany, 1999.

NOCTOR, G.; FOYER, C.H. Ascorbate and glutathione: keeping active oxygen under control. **Annual Review Plant Physiology Plant Mol Biology**, v. 49, p. 249 – 279, 1998.

OLIVEIRA, M. D. M. **Indicadores de estresse salino em faveleira [cnidoscolus phyllacanthus (m. arg.) pax et k. hoffm], espécie promissora para produção de biodiesel**. Mossoró, 2012. (Doutorado em Agronomia). Programa de Pós-Graduação em Agronomia: Fitotecnia. Universidade Federal Rural do Semi-Árido- UFERSA

PARAÍBA, **Rômulo recebe missão do FIDA e trata de financiamento para a agricultura**, 2012. Disponível em: <http://goo.gl/Wi8Fv>. Acesso em: maio de 2013.

PARDO J. M., QUINTERO F. J. Plants and sodium ions: keeping company with the enemy. **Genome Biology**, v.3,p.10171–10174, 2002.

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

PASSARDI, F.; PENEL, C.; DUNAND, C. Performing the paradoxical: how plant peroxidases modify the cell wall. **Trends in plant science**, v. 9, n. 11, p. 534-540, 2004.

PATADE, V. Y.; BHARGAVA, S.; SUPRASANNA, P. Salt and drought Tolerance of sugarcane under isosmotic salt and water stress: growth, osmolytes accumulation, and antioxidant defense. **Journal of Plant Interactions**, v. 6, n. 4, 2011.

PESSOA, P. F. P.; LEITE, L. A. S.; PIMENTEL, C. R. M. Situação atual e perspectivas da agroindústria do caju. In: ARAÚJO, J. P. P.; SILVA, V. V. (Ed.). **Cajucultura: modernas técnicas de produção**. Fortaleza : Embrapa- CNPAT, p. 23 – 42, 1995.

PLAUT, Z. Photosynthesis in plant/crops under water and salt stress. In: PESSARAKLI, M. (Ed) **Handbook of Plant and Crop Physiology**. Arizona: Marcel-Dekker, Inc., p.587-603, 1995.

PONTE, L. F. A.; FERREIRA, O. S.; ALVES, F. A. L.; FERREIRA-SILVA, S. L.; PEREIRA, V. L. A.; SILVEIRA, J. D. Variabilidade de indicadores fisiológicos de resistência à salinidade entre genótipos de cajueiro-anão e gigante. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 46, n. 1, p. 1-8, 2011.

PRAZERES, S. S.; DE LACERDA, C. F.; BARBOSA, F. E. L.; AMORIM, A. V.; SILVA ARAUJO, I. C.; CAVALCANTE, L. F. Crescimento e trocas gasosas de plantas de feijão-caupi sob irrigação salina e doses de potássio. **Revista Agro@mbiente On-line**, v. 9, n. 2, p. 111-118, 2015.

PRISCO, J. T. **Contribuição ao estudo da fisiologia do estresse salino durante a germinação e estabelecimento da plântula de uma glicófita [*Vigna unguiculata* (L.) Walp.]**. 1987. 65 f. Tese (Professor Titular) — Universidade Federal do Ceara, Fortaleza.

RABBANI, A. R. C.; AVC, S.; MUNIZ, E. M.; LÉDO, A. S.; QUIRINO, Z. B. R. Diversidade genética entre cajueiros comerciais. **Scientia Plena**, v. 8, p. 1-8, 2012.

RAMEL, F.; BIRTIC, S.; CUINÉ, S.; TRIANTAPHYLIDÈS, C.; RAVANAT, Jean-Luc ; HAVAUX, M. Chemical Quenching of Singlet Oxygen by Carotenoids in Plants. **Plant Physiology**, v. 158, p. 1267 – 1278, 2012.

RENTSCH D. et al. Salt stress-induced proline transporters and salt stress-repressed broad specific amino acid permeases identified by suppression of a yeast amino acid targeting mutant. **Plant Cell**, v.8, p. 1437 – 1446, 1996.

REVISTA FIEC, **Pela castanha**, 2012. Disponível em: <http://goo.gl/etjy7>. Acesso em: maio de 2013.

RIBEIRO, L.S. **Tolerância à salinidade em videiras Pepite Syrah enxertada sobre diferentes porta-enxertos**. 2009. 72 f. Dissertação (Genética e Melhoramento de Plantas). Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Campos dos Goytacazes -RJ, 2009.

RIBEIRO, R. V.; MACHADO, E. C.; SANTOS, M. G.; OLIVEIRA, R. F. Photosynthesis and water relations of well-watered orange plants as affected by winter and summer conditions. **Photosynthetica**, v. 47, n. 2, p. 215-222, 2009.

RIBEIRO, R. V.; SANTOS, M. G.; MACHADO, E. C.; OLIVEIRA, R. F. Photochemical heat-shock response in common bean leaves as affected by previous water deficit. **Russian Journal of Plant Physiology**. v. 55, p. 350 - 358, 2008.

ROHÁČEK, K. Chlorophyll fluorescence parameters: the definitions, photosynthetic meaning, and mutual relationships. **Photosynthetica**. v. 40, p. 13-29, 2002.

ROMERO-ARANDA, R.; MOYA, J. L.; TADEO, F. R.; LAGAZ, F.; PRIMOMILLO, E.; TALON, M. Physiological and anatomical disturbances induced by chloride salts in sensitive and tolerant citrus: beneficial and detrimental effects of cations. **Plant, Cell and Environmental**, v.21, p.1243-1253, 1998.

ROMERO-ARANDA, R.; SYVERTSEN, J.P. The influence of foliar-applied urea nitrogen and saline solutions on net gas exchange of citrus leaves, **Journal of American Society of Horticultural Science**, v.121, p.501 – 506, 1996.

SANT' ANNA, H. L. S. **Aspectos fisiológicos de variedades de citros submetidas à deficiência hídrica progressiva**. 2009. 84p. Dissertação (Mestrado em Fitotecnia) – Curso de Pós-Graduação em Ciências Agrárias, Universidade Federal do Recôncavo da Bahia, Cruz das Almas - BA, 2009.

SANTOS, O. O.; FALCÃO, H.; ANTONINO, A. C. D.; LIMA, J. R. S.; LUSTOSA, B. M.; SANTOS, M. G. Desempenho ecofisiológico de milho, sorgo e braquiária sob déficit hídrico e reidratação. **Bragantia**, v. 73, n. 2, p. 203-212, 2014.

SATBHAI, R. D.; NAIK, R. M. Osmolytes accumulation, cell membrane integrity, and antioxidant enzymes in sugarcane varieties differing in salinity tolerance. **Sugar Tech**, v. 16, n. 1, p. 30-35, 2014.

SCHREIBER, U.; BILGER, W.; NEUBAUER, C. Chlorophyll fluorescence as a nonintrusive indicator for rapid assessment of in vivo photosynthesis. In: SCHULZE, E.D.; CALDWELL, M.M. (Ed.). **Ecophysiology of photosynthesis**. Berlin: Springer, p.49 – 70, 1994. (Ecological Studies, 100).

SHAN, C.; LIU, H.; ZHAO, L.; WANG, X. Effects of exogenous hydrogen sulfide on the redox states of ascorbate and glutathione in maize leaves under salt stress. **Biologia plantarum**, v. 58, n. 1, p. 169-173, 2014.

SHAN, C.; ZHAO, X. Effects of lanthanum on the ascorbate and glutathione metabolism of *Vigna radiata* seedlings under salt stress. **Biologia plantarum**, v. 58, n. 3, p. 595-599, 2014.

SHAO, H. B.; CHU, L. Y.; LU, Z. H.; KANG, C. M. Primary antioxidant free radical scavenging and redox signaling pathways in higher plant cells. **International Journal of Biological Sciences**, v. 4, n. 1, p. 8-14. 2008.

SHARMA, P. et al. Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions. **Journal of Botany**, v.2012, p.1-26, 2012. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1155/2012/217037>>. Acesso em: 04 out. 2012. doi: 10.1155/2012/217037.

SHI, L.; MENG, Z. H. A. O. L. A. I.; MA, S.; WANG, Y.; XU, M.; XU, J. Growth And Photosynthetic Characteristics of Glycine Gracilis Seedlings Under Different Types of Saline Stresses. **Pakistan Journal of Botany**, v. 47, n. 3, p. 819-828, 2015.

SILVA-JUNIOR, J. F. **Desenvolvimento do tomate em diferentes níveis de irrigação e de doses de salinidade**. Botucatu, 2012. Dissertação (mestrado em Agronomia). Programa de Pós-Graduação em Agronomia : Irrigação e Drenagem. Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (Unesp).

SILVA, E. N. D.; 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, n. 1, p. 62-68, 2011.

SILVA, E. N., SILVEIRA, J. A. G., RODRIGUES, C. R. F., e VIÉGAS, R. A. Physiological adjustment to salt stress in *Jatropha curcas* is associated with accumulation of salt ions, transport and selectivity of K⁺, osmotic adjustment and K⁺/Na⁺ homeostasis. **Plant Biology**, v. 17, p. 1023–1029, 2015.

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

SILVA, E. N.; RIBEIRO, R.V.; FERREIRA-SILVA, S.L.; VIEGAS, 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, J. O. **Reguladores Vegetais e Alguns Nutrientes Minerais no Desenvolvimento de Plantas de Tomateiro ‘Pizzadoro’ Enxertadas e não Enxertadas**, Botucatu, 2015. Dissertação (mestrado em Agronomia). Programa de Pós-Graduação em Agronomia : Horticultura. Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (Unesp).

SILVA, S. L. F. Transpiração e Partição de Sódio e Cloreto em Mudas e Porta-Enxertos de Cajueiro Anão-Precoce Submetidos Ao Estresse Salino. 2004. Dissertação (Mestrado em Agronomia) – Fitotecnia, Universidade Federal do Ceará, Ceará, 2004.

SILVA, V. P. R.; PEREIRA, E. R. R.; AZEVEDO, P. V.; SOUSA, F. DE A. S.; SOUSA, I. F. de. Análise da pluviometria e dias chuvosos na região nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 15, n. 2, p.131 – 138, 2011.

SILVEIRA, J. A. G.; SILVA, S. L. F.; SILVA, E. N.; VIÉGAS, R. A. Mecanismos biomoleculares envolvidos com a resistência ao estresse salino em plantas. *In*: GHEYI, H. R.; DIAS, N. S.; LACERDA, C. F. (editores). **Manejo da salinidade na agricultura: estudos básicos e aplicados**. 1. ed. Fortaleza: INCTSal. cap. 11, p. 161-18, 2010.

SILVEIRA, J.A.G.; VIÉGAS, R.D.; ROCHA, I.M.A. da; MOREIRA, A.C.D.M.; MOREIRA, R.D.; OLIVEIRA, J.T.A. Proline accumulation and glutamine synthetase activity are increased by salt-induced proteolysis in cashew leaves. **Journal of Plant Physiology**, v.160, p.115-123, 2003.

SOIL SCIENCE SOCIETY OF AMÉRICA. **Glossary of salt science terms**. Madison:American Society of Soil Science, p. 44, 1987.

SOUSA, A. B. O.; BEZERRA, M. A.; FARIAS, F. C. Desenvolvimento inicial do clone BRS 275 de cajueiro sob irrigação com diferentes níveis salinos. **Revista Brasileira de Agricultura Irrigada**, v.4, n.3, p.166-171, 2013.

SOUSA, A. B. O.; BEZERRA, M. A.; LIMA, REM. Mudas de cajueiro anão precoce (CCP 06) submetidas ao estresse salino e ao acúmulo de sódio e potássio. *In*: **Embrapa Agroindústria Tropical-Artigo em anais de congresso (ALICE)**. *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE FRUTICULTURA, 21., 2010, Natal. Anais... Natal: Sociedade Brasileira de Fruticultura, 2010.,. 2011.

SOUSA, F. Q.; ARAÚJO, J. L.; SILVA, A. P.; PEREIRA, F. H.; SANTOS, R. V.; LIMA, G. S. Crescimento e respostas fisiológicas de espécies arbóreas em solo salinizado tratado com corretivos. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 6, p. 173-181, 2012.

SOUZA, C. R.; SOARES, A. M.; REGINA, M. A. Trocas gasosas de mudas de videira, obtidas por dois porta-enxertos, submetidas à deficiência hídrica. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 36, n. 10, p. 1221-1230, 2001.

SOUZA, N.C.S. **Fotossíntese e proteção oxidativa em mudas de cajueiro expostas a uma alta pressão de CO₂ e salinidade**. 2012. 84f. Dissertação (Agronomia). Universidade Federal do Ceará, Fortaleza-CE, 2012.

SOUZA, R. P.; MACHADO, E. C.; SILVEIRA, J. A. G.; RIBEIRO, R. V. Fotossíntese e acúmulo de solutos em feijoeiro caupi submetido à salinidade. **Pesquisa agropecuária brasileira**, v. 46, n. 6, p. 586-592, 2011.

STAHL, W.; SIES, H. Antioxidant activity of carotenoids. **Molecular aspects of medicine**, v. 24, p. 345 – 351, 2003.

STEPIEN, P.; KLOBUS, G. Antioxidant defense in the leaves of C3 and C4 plants under salinity stress. **Physiologia Plantarum**, v. 125, n. 1, p. 31-40, 2005.

SUÁREZ, N. Effects of short-and long-term salinity on leaf water relations, gas exchange, and growth in *Ipomoea pes-caprae*. **Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 206, n. 3, p. 267-275, 2011.

SULTANA, N.; IKEDA, T.; ITOH, R. Effect of NaCl salinity on photosynthesis and dry matter accumulation in developing rice grains. **Environmental and Experimental Botany**, v. 42, n. 3, p. 211-220, 1999.

SZABOLCS, I. Salt affected soils, as world problem. In: **The reclamation of salt-affected soils. Proceedings of an International Symposium, Jinan, China, 13±21 May**. p. 30-47, 1985.

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

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 5. ed. Porto Alegre: Artmed, 918 p. 2013.

TAUSZ, M.; ŠIRCELJ, H.; GRILL, D. The glutathione system as a stress marker in plant ecophysiology: is a stress-response concept valid?" **Journal of Experimental Botany**, v. 55, n. 404, p. 1955–1962, 2004.

TEZARA, W.; MARÍN, O.; RENGIFO, E.; MARTÍNEZ, D.; HERRERA, A. Photosynthesis and photoinhibition in two xerophytic shrubs during drought. **Photosynthetica**, v. 43, n. 1, p. 37-45, 2005.

TORRES, E. C. M.; FREIRE, J. L. O.; OLIVEIRA, J. L., BANDEIRA, L. B.; MELO, D. A.; SILVA, A. L. Biometria de mudas de cajueiro anão irrigadas com águas salinas e uso de atenuadores do estresse salino. **Nativa**, v. 2, n. 2, p. 71-78, 2014.

TRANTAPHYLIDES, C.; HAVAUX, M. Singlet oxygen in plants: production, detoxification and signaling. **Trends in Plant Science**, v. 14, p. 219 – 228, 2009.

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

VAN BREUSEGEM, F.; DAT, J.F. Reactive oxygen species in plant cell death. **Plant Physiology**, v. 141, p. 384 - 390, 2006.

VAN KOOTEN, O.; SNEL, J. F. H. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. **Photosynthesis Research, Dordrecht**, v.25, n.3, p.147 - 150, 1990.

VASS, I. Molecular mechanisms of photodamage in the Photosystem II complex. **Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics**, v. 1817, p. 209 – 217, 2012.

VASSILIEV, S.; BRUCE, D. Toward understanding molecular mechanisms of light harvesting and charge separation in photosystem II. **Photosynthesis Research**, v. 97, p. 75 – 89, 2008.

VIÉGAS, R. A. (1999) Assimilação de nitrogênio e acumulação de solutos em plantas de cajueiro em resposta ao estresse salino. Fortaleza –Ceará: Universidade Federal do Ceará. p. 85. 1999. **Tese de Doutorado**.

VIÉGAS, R.A.; MELO, A.R.B.; SILVEIRA, J.A.G. Nitrate reductase activity and proline accumulation in cashew (*Anacardium occidentale* L.) in response to salt (NaCl) shock. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v.11, n.1, p. 21-28, 1999.

WAHID, A.; RASUL, E.; RAO, A. R. Germination of seeds and propagules under salt stress. In: PESSARAKLI, M. (Ed.). **Handbook of Plant and Crop Stress**. 2. ed. New York: Marcel Dekker, Inc., p. 153 - 167. 1999.

WALKER, R.R., TÖRÖKFALVY, E.; DOWNTON, W.J.S. Photosynthetic responses of the citrus varieties Rangpur lime and Etrog citron to salt treatment. **Australian Journal of Plant Physiology**, v.9, p.783 - 790, 1982.

WALTER, M.H.; STRACK, D. Carotenoids and their cleavage products: biosynthesis and functions. **Natural Product Reports**, v. 28, p. 663 – 692, 2011.

WARREN, C. R. Soil water deficits decrease the internal conductance to CO₂ transfer but atmospheric water deficits do not. **Journal of Experimental Botany**, v.59, p.327:334, 2008.

WILLADINO, L.; GOMES, E. W.; MARTINS, L. S.; CAMARA, T. R. Efeito do estresse salino em genótipos tetraplóides de bananeira. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental-Agriambi**, v. 15, n. 1, 2011.

WOITSCH, S.; RÖMER, S. Impact and interaction of lipophilic antioxidants in mutants and transgenic plants. **Journal of Plant Physiology**, v. 162, p. 1197 - 1209, 2005.

YAMAMOTO, Y.; AMINAKA, R. YOSHIOKA, M.; KHATOON, M.; KOMAYAMA, K.; TAKENAKA, D.; YAMASHITA, A.; NIJO, N.; INAGAWA, K.; MORITA, N.; SASAKI, T.; YAMAMOTO, Y. Quality control of photosystem II: impact of light and heat stresses. **Photosynthesis Research**, v. 98, p. 589 – 608, 2008.

YEO, A. R.; IZARD, P.; BOURSIER, P. J.; FLOWERS, T. J. Short and long-term effects of salinity on leaf growth in rice (*Oryza sativa* L.). **Journal of Experimental Botany**, v. 42, n. 240, p. 881 - 889, 1991.

ZHANG, L.T.; ZHANG, Z.-S.; GAO, H.Y.; XUE, Z.C.; YANG, C.; MENG, X.L.; MENG, Q.W. Mitochondrial alternative oxidase pathway protects plants against photoinhibition by alleviating inhibition of the repair of photodamaged PSII through preventing formation of reactive oxygen species in *Rumex K-1* leaves. **Physiologia plantarum**, v. 143, p. 396 – 407. 2011.

ZHU, J. K. Regulation of ion homeostasis under salt stress. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 06, n. 05, p. 441 - 445, 2003.