

Crescimento e osmorregulação em dois genótipos de sorgo submetidos a estresse salino¹

Growth and osmorregulation in two sorghum genotypes under salt stress

José Vieira Silva², Claudivan Feitosa de Lacerda³, André Dias Azevedo Neto⁴, Paulo Henrique Alves Costa⁴, José Tarquinio Prisco⁵, Joaquim Enéas-Filho⁵ e Enéas Gomes-Filho⁵

RESUMO

Neste trabalho, plantas de dois genótipos de sorgo forrageiro (*Sorghum bicolor* (L.) Moench.), um tolerante (CSF 20) e outro sensível (CSF 18) à salinidade, foram cultivadas em solução nutritiva e submetidas a 0 e 75 mM de NaCl em condições de casa de vegetação. Adotou-se o delineamento experimental inteiramente casualizado, em arranjo fatorial 2 x 2, com cinco repetições. Trinta dias após o início da adição dos sais analisaram-se o crescimento vegetativo e os teores de solutos (Na⁺, Cl⁻, K⁺, prolina, carboidratos solúveis e N-aminossolúvel). A salinidade reduziu a produção de matéria seca das raízes e da parte aérea, a área foliar, o tamanho e número de folhas emitidas e a taxa de crescimento relativo (TCR), sendo todos esses efeitos mais pronunciados no genótipo CSF 18. Sob estresse salino, este genótipo apresentou maiores acúmulos de íons potencialmente tóxicos (Na⁺ e Cl⁻) e de prolina nos tecidos fotossintetizantes, enquanto o genótipo CSF 20 apresentou maiores acúmulos de carboidratos solúveis e menores reduções nos teores de K⁺. Dentre os solutos orgânicos analisados apenas os carboidratos solúveis mostraram correlação positiva com a tolerância à salinidade, podendo o acúmulo dos mesmos contribuir para o ajustamento osmótico foliar. Os teores de Na⁺, Cl⁻, K⁺, e de carboidratos solúveis parecem exercer importantes papéis na aclimação de sorgo ao estresse salino, sugerindo que estas características podem ser utilizadas como marcadores fisiológicos para a tolerância à salinidade nesta espécie.

Termos para indexação: Salinidade, *Sorghum bicolor*, tolerância à salinidade, ajustamento osmótico

ABSTRACT

In this work, plants of two forage sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) genotypes, one salt tolerant (CSF 20) and other salt sensitive (CSF 18), were subjected to 0 and 75 mM NaCl in nutrient solution, at greenhouse conditions. The randomized completely design was used, and the treatments were outlined according to a 2 x 2 factorial arrangement, with five replicates. Thirty days after starting the salt treatment the plant growth and solutes contents (Na⁺, Cl⁻, K⁺, proline, soluble carbohydrates and soluble amino-N) were measured. Salt stress reduced roots and shoot dry matter yield, leaf area, leaves size and number, and relative growth rate (RGR), being these effects more conspicuous in the salt-sensitive genotype. Under salt stress, this genotype showed higher increase in Na⁺, Cl⁻, and proline leaf contents, while the salt-tolerant showed higher increase in soluble carbohydrates contents and smaller reductions in the K⁺ contents. Among the organic solutes studied, soluble carbohydrates accumulation showed relation with the salt tolerance, suggesting that they could contribute for the leaf osmotic adjustment. The Na⁺, Cl⁻, K⁺, and soluble carbohydrates levels in the leaves showed to play an important role for sorghum acclimation to salt stress, suggesting that they could be used as physiological markers for salt tolerance in this species.

Index terms: salinity, *Sorghum bicolor*, salt tolerance, osmotic adjustment.

¹ Trabalho financiado pela FUNCAP e CNPq e parte da Tese de Doutorado do primeiro autor.

² Pós-graduando em Agronomia Fitotecnia/UFC, Fortaleza-CE. E-mail: jovisi@yahoo.com.br

³ Professor do Dep. Engenharia Agrícola/CCA/UFC Fortaleza-CE. E-mail: cfeitosa@ufc.br

⁴ Pós-graduando em Bioquímica/UFC, Dep. Bioquímica e Biologia Molecular/UFC, Fortaleza-CE.

⁵ Professor do Dep. Bioquímica e Biologia Molecular/UFC, Fortaleza-CE. E-mail: egomesf@ufc.br

Introdução

A salinidade dos solos tem-se constituído em um problema para a agricultura de regiões áridas e semi-áridas do mundo, limitando o crescimento e a produtividade das culturas e ocasionando enormes prejuízos sócio-econômicos (Gheyi, 2000; Munns, 2002). A redução da produtividade das culturas está diretamente relacionada a três principais efeitos: o fechamento estomático que limita a assimilação líquida de CO_2 , e que é conseqüência dos efeitos osmóticos dos sais; a inibição da expansão foliar que reduz a área destinada ao processo fotossintético, sendo conseqüência do acúmulo excessivo de íons tóxicos, de distúrbios na nutrição mineral e, ou da redução na turgescência; e a aceleração da senescência de folhas maduras que também reduz a produção de fotoassimilado (Bernstein et al., 1993; Munns, 2002; Lacerda et al., 2003).

Em sorgo, como em outras espécies cultivadas, tem sido verificada a ocorrência de variabilidade genética em relação à tolerância ao estresse salino (Igartua et al., 1995) e algumas respostas fisiológicas, como acúmulo diferencial de íons tóxicos, de solutos orgânicos e de minerais essenciais nos tecidos foliares, têm sido utilizadas para explicar a existência de genótipos contrastantes (Bernstein et al., 1993 e 1995; Lacerda et al., 2001). Entretanto, correlações positivas entre esses mecanismos fisiológicos e a tolerância à salinidade nem sempre têm sido observadas (Lauchli et al., 1994; Lutts et al., 1996; Lacerda et al., 2003). Essas discrepâncias podem estar relacionadas com a espécie ou cultivar utilizada no estudo, o estágio de desenvolvimento em que o estresse foi aplicado, os níveis e a forma de aplicação de sais no ambiente radicular, o tempo de duração do estresse (Munns, 2002) e às condições ambientais nas quais as plantas são cultivadas (Yeo, 1999).

Partindo dos pressupostos acima, este trabalho teve como objetivo avaliar o crescimento vegetativo e o acúmulo de solutos em plantas de dois genótipos de sorgo forrageiro submetidas a estresse salino, buscando-se relacionar a produção de biomassa com as respostas fisiológicas ao estresse.

Material e Métodos

Sementes selecionadas de dois genótipos de sorgo forrageiro [*Sorghum bicolor* (L.) Moench], um tolerante (CSF 20) e outro sensível (CSF 18) à salinidade (Lacerda et al., 2003), provenientes do

Banco de Germoplasma da Empresa Pernambucana de Pesquisa Agropecuária (IPA) foram tratadas com solução de hipoclorito de sódio a 1,5% de cloro ativo, por 10 minutos e, em seguida lavadas com água destilada. A semeadura foi feita em bandejas de isopor com vermiculita e após sete dias as plântulas foram transferidas para bacias plásticas contendo solução nutritiva de Clark a 50% (Clark, 1975). Após seis dias, as plantas foram transferidas para vasos plásticos (uma planta por vaso), contendo 6 L de solução nutritiva de Clark, a 100%. Foram utilizados um tratamento controle (sem adição de NaCl) e um tratamento salino (75 mM), com cinco repetições cada (uma planta por repetição), sendo o último tratamento obtido pela adição parcelada de NaCl (25 mM a cada 48 horas). As soluções nutritivas foram trocadas a cada cinco dias e o pH foi ajustado diariamente para 5,5, utilizando-se soluções de NaOH ou HCl 0,1 N. O experimento foi conduzido em casa de vegetação, com temperatura e umidade relativa do ar médias de 29,6 °C e 64,9%, respectivamente.

Durante o período experimental foram medidos o comprimento e a largura do limbo de cada folha. As coletas foram realizadas com zero e 30 dias após o início da adição dos sais, respectivamente com 13 e 43 dias após a semeadura, medindo-se a área foliar total (LI-3100 Area Meter, Li-Cor., Inc., Lincoln, Nebraska, USA) e a matéria seca das plantas após secagem do material em estufa de circulação forçada de ar ($\pm 60^\circ\text{C}$). Com os dados de crescimento, foram calculadas as taxas de crescimento absoluto (TCA) e relativo (TCR) e a taxa de assimilação líquida (TAL), sendo utilizadas as seguintes fórmulas (Coombs e Hall, 1987):

$$\text{TCA (g.dia}^{-1}\text{)} = (\text{MS}_2 - \text{MS}_1) \cdot (t_2 - t_1)^{-1}$$

$$\text{TCR (g.g}^{-1}\text{.dia}^{-1}\text{)} = (\ln \text{MS}_2 - \ln \text{MS}_1) \cdot (t_2 - t_1)^{-1}$$

$$\text{TAL (g.dm}^{-2}\text{.dia}^{-1}\text{)} = [(\text{MS}_2 - \text{MS}_1) \cdot (\ln \text{AF}_2 - \ln \text{AF}_1)] \cdot [(\text{AF}_2 - \text{AF}_1) \cdot (t_2 - t_1)]^{-1}$$

Em que: MS_1 representa a matéria seca total inicial; MS_2 a matéria seca total final; AF_1 a área foliar inicial; AF_2 a área foliar final e $(t_2 - t_1)$ o intervalo de tempo entre as amostragens (30 dias).

A folha mais jovem completamente expandida, foi congelada em nitrogênio líquido, liofilizada e macerada a seco, sendo utilizada para determinação dos teores de carboidratos solúveis totais (Dubois et al., 1956), de prolina (Bates et al., 1973) e de N-amino solúvel (Cocking e Yemm, 1954).

O material vegetal, seco em estufa, foi moído e utilizado para determinação dos elementos minerais. Os materiais resultantes da moagem do con-

junto de colmos + bainhas e dos limbos foliares foram utilizados para determinação dos teores de Na⁺, K⁺ e Cl⁻, sendo o extrato obtido pela mistura de 100 mg de matéria seca com 15 ml de água desmineralizada, após agitação durante uma hora e posterior filtração a vácuo. Os teores da Na⁺ e K⁺ foram determinados por fotometria de chama (Malavolta et al., 1989). Para a determinação de Cl⁻ utilizou-se a metodologia descrita por Gaines et al. (1984).

O delineamento experimental utilizado foi o inteiramente casualizado, com arranjo fatorial (2 x 2). Os dados foram submetidos à análise de variância e as médias comparadas pelo teste de Tukey com $P \leq 0,05$.

Resultados e Discussão

Crescimento vegetativo

Os efeitos deletérios da salinidade sobre o crescimento das plantas nos dois genótipos de sorgo forrageiro foram detectados em todos os parâmetros analisados (Tabela 1). Estes efeitos, entretanto, foram maiores no genótipo CSF 18 (sensível), tendo sido verificadas neste genótipo reduções na produção de matéria seca das raízes e da parte aérea de 94,9 e 95,4%, respectivamente. No genótipo CSF 20 (tolerante), estas reduções foram de 74,9 e 68,6%, respectivamente. A área foliar dos dois genótipos foi também reduzida pela salinidade, tendo esse efeito sido bem mais pronunciado no genótipo CSF 18 (Tabela 1). Esses resultados mostram a maior sensibilidade do genótipo CSF 18 em relação ao genótipo CSF 20 durante a fase de crescimento vegetativo, confirmando estudos anteriores realizados durante a fase inicial do crescimento da planta (Lacerda et al., 2001 e 2003).

Tabela 1 - Produção de matéria seca das raízes (MSR) e da parte aérea (MSPA), e área foliar (AF) de dois genótipos de sorgo-forrageiro, cultivados em solução nutritiva sem NaCl e solução nutritiva com NaCl (75 mM)¹.

NaCl (mM)	Parâmetros de Crescimento					
	MSR (g)		MSPA(g)		AF(cm ²)	
	CSF 18	CSF 20	CSF 18	CSF 20	CSF 18	CSF 20
0	10,18 Aa	8,91 Aa	35,44 Aa	28,20 Ba	6.312,7 Aa	4.048,9 Ba
75	0,52 Ab	2,23 Ab	1,65 Bb	8,85 Ab	152,1 Bb	1.031,3 Ab

¹ Médias seguidas pelas mesmas letras maiúsculas na linha, para genótipos dentro de tratamento, e pelas mesmas letras minúsculas na coluna, para tratamentos dentro de genótipo, não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey, com $P \leq 0,05$. Médias originadas de cinco repetições.

No tratamento controle as taxas de crescimento absoluto (TCA) e relativo (TCR) foram maiores no genótipo CSF 18, enquanto a taxa de assimilação líquida (TAL) não diferiu entre os genótipos (Tabela 2). A aplicação do estresse salino reduziu as taxas de crescimento absoluto e relativo dos dois genótipos, tendo sido as reduções maiores no genótipo CSF 18. A salinidade provocou, também, redução na TAL, porém de forma similar nos dois genótipos. As reduções nestas taxas, induzidas pela salinidade, são reflexos da menor produção de fotoassimilado, que, por sua vez, depende do grau de injúrias sofridas pelas folhas maduras e da redução na área foliar disponível para fotossíntese (Igartua et al., 1995; Munns, 2002). Além do mais, a limitação da atividade fotossintética pode ser devida a fatores não estomáticos, relacionados aos efeitos tóxicos dos íons, e a fatores estomáticos que limitam o suprimento de CO₂, ou ambos (Robinson et al., 1997).

As plantas controle dos dois genótipos emitiram 18 folhas, sendo que seus comprimentos e larguras foram influenciados pela posição ao longo do colmo e pelo genótipo (Figura 1), sendo essa uma característica da espécie (Bernstein et al., 1993). Nestas condições, as plantas dos genótipos CSF 18 e CSF 20 mantiveram, no máximo, quatro folhas em crescimento simultâneo, ou seja, quando as plantas controles foram coletadas, as folhas 15, 16, 17 e 18 ainda não tinham atingido o tamanho final (dados não mostrados). A aplicação do estresse salino inibiu a expansão foliar e diminuiu o número de folhas por planta, principalmente no genótipo CSF 18. Na ocasião da coleta, as plantas estressadas do genótipo CSF 20 haviam emitido 15 folhas, sendo que as folhas 13, 14 e 15 ainda estavam em processo de crescimento. Já as plantas do genótipo CSF 18 haviam

emitido somente 13 folhas, sendo que as folhas 11, 12 e 13 ainda não tinham atingido o tamanho final. Essa inibição do crescimento foliar em plantas de sorgo sob estresse salino também foi observada por outros autores (Bernstein et al., 1993; Lacerda et al., 2003), e tem sido atribuída, pelo menos em parte, ao encurtamento da região de alongamento no meristema (Bernstein et al., 1993). Por outro lado, a redução do número de folhas pode estar associada a efeitos diretos sobre o meristema e à redução na capacidade produtiva da planta devida à aceleração da senescência das folhas

Tabela 2 - Taxa de crescimento absoluto (TCA), taxa de crescimento relativo (TCR) e taxa de assimilação líquida (TAL) em dois genótipos de sorgo-forrageiro, cultivados em solução nutritiva sem NaCl e solução nutritiva com NaCl (75 mM)¹.

NaCl (mM)	Taxa de Crescimento					
	TCA (g dia ⁻¹)		TCR (g g ⁻¹ dia ⁻¹)		TAL(g dm ⁻² dia ⁻¹)	
	CSF 18	CSF 20	CSF 18	CSF 20	CSF 18	CSF 20
0	1,52 Aa	1,23 Ba	0,227 Aa	0,206 Ba	0,153 Aa	0,167 Aa
75	0,07 Bb	0,37 Ab	0,125 Bb	0,166 Ab	0,131 Ab	0,146 Ab

¹ Médias seguidas pelas mesmas letras maiúsculas na linha, para genótipos dentro de tratamento, e pelas mesmas letras minúsculas na coluna, para tratamentos dentro de genótipo, não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey, com $P \leq 0,05$. Médias originadas de cinco repetições.

maduras (Munns, 2002), o que foi observado, principalmente no genótipo sensível (dados não mostrados). Isso implica em menor produção de fotoassimilado pela planta o que limita o crescimento das folhas mais novas.

Acúmulo de solutos inorgânicos

Os teores de Na⁺ nas partes aéreas das plantas controle foram baixos, e aumentaram consideravelmente nas plantas estressadas (Tabela 3). De modo geral, os aumentos nos teores de Na⁺ foram maiores no genótipo CSF 18, independentemente da parte da planta analisada. Neste genótipo os teores de Na⁺ aumentaram em 3120 e 3507% nos colmos + bainhas e nos limbos foliares, respectivamente. Por outro lado, no genótipo CSF 20, estes aumentos

Tabela 3 - Teores de sódio (Na⁺), potássio (K⁺) e cloreto (Cl⁻) nos colmos + bainhas e folhas de dois genótipos de sorgo-forrageiro, cultivados em solução nutritiva sem NaCl e solução nutritiva com NaCl (75 mM)¹.

NaCl (mM)	Íons (mmol kg ⁻¹ matéria seca)					
	Na ⁺		K ⁺		Cl ⁻	
	CSF 18	CSF 20	CSF 18	CSF 20	CSF 18	CSF 20
Colmos + Bainhas						
0	46 Ab	48 Ab	1.696 Aa	1.762 Aa	826 Ab	792 Ab
75	1.481 Aa	1.098 Ba	311 Bb	1.169 Ab	1.578 Aa	1.303 Ba
Limbos Foliares						
0	31 Ab	33 Ab	930 Ba	1.193 Aa	532 Ab	491 Aa
75	1.118 Aa	515 Ba	278 Bb	870 Ab	1.171 Aa	645 Ba

¹ Médias seguidas pelas mesmas letras maiúsculas na linha, para genótipos dentro de tratamento, e pelas mesmas letras minúsculas na coluna, para tratamentos dentro de genótipo, não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey, com $P \leq 0,05$. Médias originadas de cinco repetições.

foram menores, com valores de 2.188 e 1461%, respectivamente. Esse acúmulo diferencial de Na⁺ pode ter sido um dos fatores que contribuiu para os diferentes graus de tolerância ao estresse salino dos dois genótipos estudados, conforme sugerido por outros autores (Lacerda et al., 2001).

O acúmulo de Cl⁻ em resposta à aplicação do estresse ocorreu nos colmos + bainhas dos dois genótipos e nos limbos foliares do genótipo CSF 18 (Tabela 3). No genótipo CSF 18, os percentuais de acúmulo de Cl⁻ nos colmos + bainhas e nos limbos foliares

foram crescentes, alcançando valores de 91 e 120%, respectivamente. Por outro lado, no genótipo CSF 20, estes percentuais de aumento foram menores e decrescentes, alcançando os valores de 65 e 31%, respectivamente, sendo que o aumento nos limbos foliares não foi significativo. Esse resultado parece evidenciar a maior capacidade do genótipo CSF 20 de reter os íons Cl⁻ nos colmos e bainhas, evitando que os mesmos se acumulassem nos tecidos fotossintetizantes (Boursier e Läuchli, 1989).

Os teores de K⁺ não diferiram entre as plantas controle dos dois genótipos, exceto nos limbos foliares, onde foram maiores no genótipo CSF 20 (Tabela 3). A salinidade provocou redução nos teores de K⁺ nos dois genótipos. Nos colmos + bainhas e nos limbos foliares do genótipo CSF 18 as reduções nos teores de K⁺ foram de 82 e 70%, respectivamente. No genótipo CSF 20 estas reduções foram menores, e atingiram os valores de 34 e 27%, respectivamente. A redução no teor de K⁺ nas folhas deve ter sido resultante, em grande parte, da menor absorção de K⁺, causada pela competição dos íons Na⁺ pelos mesmos sítios no sistema de transporte na membrana plasmática das células radiculares (Taleisnik e Grunberg, 1994; Marschner, 1995). Portanto, a menor redução nos teores de K⁺ no genótipo CSF 20 pode estar relacionada com a maior eficiência na absorção radicular, garantindo a maior seletividade na absorção do K⁺ em relação ao Na⁺. A manutenção de níveis mais adequados de K⁺ nos tecidos fotossintetizantes parece ser uma característica importante para a adapta-

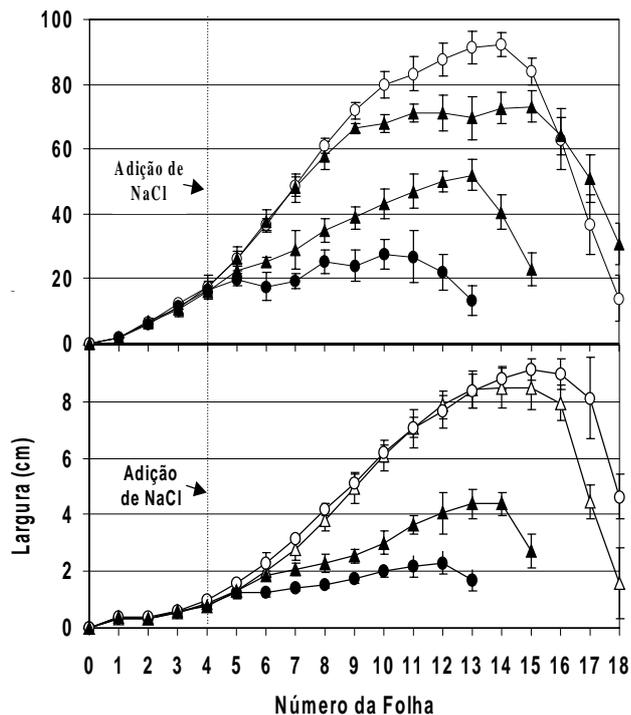


Figura 1 - Comprimento e largura das folhas de genótipos de sorgo forrageiro (*Sorghum bicolor* (L.) Moench), CSF 18 (O) e CSF 20 (Δ), cultivados em solução nutritiva (símbolos vazios) e solução nutritiva com 75 mM de NaCl (símbolos cheios), com 43 dias após a semeadura. (Média \pm Desvio Padrão).

ção à salinidade (Igartua et al., 1995; Lacerda et al., 2001), e pode ter contribuído para o melhor desempenho do genótipo CSF 20 sob estresse salino.

Acúmulo de solutos orgânicos

De maneira geral, os teores dos solutos orgânicos nas plantas controles do genótipo CSF 18, particularmente os de carboidratos solúveis e dos compostos de N-aminosolúveis, foram maiores do que aqueles observados no genótipo CSF 20 (Tabela 4). A aplicação do estresse salino provocou aumento nos teores de prolina nas folhas dos dois genótipos e nos teores de carboidratos apenas nas folhas do genótipo CSF 20, não tendo sido observada nenhuma alteração nos teores de N-aminosolúveis dos dois genótipos.

Dos solutos orgânicos analisados, os carboidratos solúveis e os compostos de N-aminosolúveis apresentaram os maiores teores absolutos, tanto nas plantas controles como

nas estressadas, e os carboidratos solúveis apresentaram maior aumento em termos absolutos em resposta à salinidade (Tabela 4). Esse aumento, entretanto, ocorreu apenas nas folhas do genótipo CSF 20, diferindo dos resultados obtidos por Lacerda et al. (2001) que observaram aumento nas folhas de plântulas dos dois genótipos. Essa discrepância pode estar relacionada aos diferentes tempos de estresse, ao tipo de folha analisada e às diferenças nas condições de cultivo. Embora alguns autores acreditem que o acúmulo desses solutos seja conseqüência da redução no seu consumo em função das injúrias provocadas pela salinidade (Munns, 1988; Serraj e Sinclair, 2002; Lacerda et al., 2003), isto não parece ter ocorrido no presente estudo visto que o aumento na concentração ocorreu no genótipo que apresentou maior tolerância ao estresse. Neste caso, pode-se sugerir que os carboidratos solúveis contribuíram para o ajustamento osmótico, pelo menos no genótipo CSF 20, papel esse atribuído por outros autores (Ashraf, 1994; Lacerda et al., 2001).

Em termos absolutos, os aumentos nos teores de prolina nas folhas do genótipo CSF 20 foram baixos quando comparados aos dos carboidratos solúveis, sugerindo que esse soluto pouco contribuiu para o ajustamento osmótico foliar (Tabela 4). Por outro lado, o aumento relativo no teor desse soluto provocado pela salinidade foi maior no genótipo CSF 18 (89%), o qual apresentou maior sensibilidade ao estresse salino. Essa correlação negativa entre o nível de prolina e a tolerância aos sais, pode estar relacionada com o fato que o acúmulo deste soluto não representa uma resposta adaptativa ao estresse, sendo, possivelmente, uma reação ao dano ou ao processo de desidratação desencadeado pelo estresse salino (Moftah e Michel, 1987; Lutts et al., 1996; Lacerda et al., 2003).

Tabela 4 - Teores de carboidratos solúveis, prolina e N-amino solúvel em folhas de dois genótipos de sorgo-forrageiro, cultivados em solução nutritiva sem NaCl e solução nutritiva com NaCl (75 mM)¹.

NaCl (mM)	Solutos (mmol kg ⁻¹ matéria seca)					
	Carboidratos		Prolina		N-amino Solúvel	
	CSF 18	CSF 20	CSF 18	CSF 20	CSF 18	CSF 20
0	54,61 Aa	41,99 Bb	1,85 Ab	1,57 Ab	62,26 Aa	46,15 Ba
75	51,27 Ba	65,31 Aa	3,50 Aa	2,68 Ba	63,93 Aa	50,88 Aa

¹ Médias seguidas pelas mesmas letras maiúsculas na linha, para genótipos dentro de tratamento, e pelas mesmas letras minúsculas na coluna, para tratamentos dentro de genótipo, não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey, com $P \leq 0,05$. Médias originadas de cinco repetições.

Conclusões

Os resultados obtidos sugerem que o acúmulo diferencial de íons potencialmente tóxicos (Na^+ e Cl^-) e a manutenção de níveis mais adequados de K^+ nas folhas são características que contribuem para a tolerância à salinidade em plantas de sorgo submetidas ao estresse salino. Dentre os solutos orgânicos analisados apenas os carboidratos solúveis mostraram correlação positiva com a tolerância à salinidade, podendo o acúmulo dos mesmos contribuir para o ajustamento osmótico foliar.

Referências Bibliográficas

- ASHRAF, M. Breeding for salinity tolerance in plants. **Critical Review in Plant Sciences**, v.13, n.1, p.17-42, 1994.
- BATES, L. S.; WALDREN, R. P.; TEARE, J. D. Rapid determination of free proline for water-stress studies. **Plant and Soil**, The Hague, v.39, p.205-207, 1973.
- BERNSTEIN, N.; SILK, W. K.; LÄUCHLI, A. Growth and development of sorghum leaves under conditions of NaCl stress: possible role of some mineral elements in growth inhibition. **Planta**, Heidelberg, v.196, p.699-705, 1995.
- BERNSTEIN, N.; SILK, W. K.; LÄUCHLI, A. Growth and development of sorghum leaves under conditions of NaCl stress. **Planta**, Heidelberg, v.191, p.433-439, 1993.
- BOURSIER, P.; LÄUCHLI, A. Mechanisms of chloride partitioning in the leaves of salt-stressed *Sorghum bicolor* L. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v.77, n.4, p.537-544, 1989.
- CLARK, R. B. Characterization of phosphatase of intact maize roots. **Journal of Agriculture and Food Chemistry**, Davis, v.23, p.458-460, 1975.
- COCKING, E. C.; YEMM, E. W. Estimation of amino acids by ninhydrin. **Biochemical Journal**, London, v.58, p.12-13, 1954.
- COOMBS, J.; HALL, D. O. **Técnicas de bioprodutividade e fotossíntese**. Fortaleza: Edições UFC, 1987. 292p.
- DUBOIS, M.; GILLES, K. A.; HAMILTON, J. K.; REBERS, P. A.; SMITH, F. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. **Analytical Chemistry**, Columbus, v.28, p.350-356, 1956.
- GAINES, T. P.; PARKER, M. B.; GASCHO, G. J. Automated determination of chlorides in soil and plant tissue by sodium nitrate. **Agronomy Journal**, Madison, v.76, p.371-374, 1984.
- GHEYI, H. R. Problema de salinidade na agricultura irrigada. In: OLIVEIRA, T. S.; ASSIS JÚNIOR, R. N.; ROMERO, R. E.; SILVA, J. R. C. (Eds.). **Agricultura, sustentabilidade e o semi-árido**. Fortaleza: Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, 2000. cap.16, p.329-345.
- IGARTUA, E.; GRACIA, M. P.; LASA, J. M. Field responses of grain sorghum to a salinity gradient. **Field Crops Research**, Amsterdam, v.42, n.1, p.15-25, 1995.
- LACERDA, C. F.; CAMBRAIA, J.; CANO, M. A. O.; RUIZ, H. A. Plant growth and solute accumulation and distribution in two Sorghum genotypes, under NaCl stress. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, Londrina, v.13, n.3, p.270-284, 2001.
- LACERDA, C. F.; CAMBRAIA, J.; CANO, M. A. O.; RUIZ, H. A.; PRISCO, J. T. Solute accumulation and distribution during shoot and leaf development in two sorghum genotypes under salt stress. **Environmental and Experimental Botany**, v.47, n.2, p.107-120, 2003.
- LÄUCHLI, A.; COLMER, T. D.; FAN, T. W.; HIGASHI, R. M. Solute regulation by calcium in salt-stressed plants. In: CHERRY, J.H. (ed.) **Biochemical and cellular mechanisms of stress tolerance in plants**. NATO ASI Series, v.86, 1994. p.443-461.
- LUTTS, S.; KINET, J. M.; BOUHARMONT, J. Effects of salt stress on growth, mineral nutrition and proline accumulation in relation to osmotic adjustment in rice (*Oriza sativa* L.) cultivars differing in salinity resistance. **Plant Growth Regulation**, Dordrecht, v.19, p.207-218, 1996.
- MALAVOLTA, E.; VITTI, G. C.; OLIVEIRA, S. A. de. **Avaliação do estado nutricional das plantas: Princípios e Aplicações**. Piracicaba: Associação Brasileira para Pesquisa da Potassa e do Fosfato, 1989. 201p.
- MARSCHNER, H. **Mineral nutrition of higher plants**. 2.ed. London: Academic Press, 1995. 889p.

MOFTAH, A. E.; MICHEL, B. E. The effect of sodium chloride on solute potential and proline accumulation in soybean leaves. **Plant Physiology**, Rockville, v.83, n.2, p.238–240, 1987.

MUNNS, R. Why measure osmotic adjustment? **Australian Journal of Plant Physiology**, v.15, p.717-726, 1988.

MUNNS, R. Comparative physiology of salt and water stress. **Plant Cell Environment**, Oxford, v.25, p.239–250, 2002.

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

SERRAJ, R.; SINCLAIR, T. R. Osmolyte accumulation: can it really help increase crop under drought conditions? **Plant Cell Environment**, Oxford, v.25, p.333-341, 2002.

TALEISNIK, E.; GRUNBERG, K. Ion balance in tomato cultivars differing in salt tolerance. I. Sodium and potassium accumulation and fluxes under moderate salinity. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v.92, n.3, p.528-534, 1994.

YEO, A. Predicting the interaction between the effects of salinity and climate change on crop plants. **Scientia Horticulture**, v.78; p.159–174, 1999.