



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

WALLACE EDELKY DE SOUZA FREITAS

ADUBAÇÃO SUPLEMENTAR COM ENXOFRE COMO ATENUADOR DOS
EFEITOS DO ESTRESSE SALINO EM PLANTAS DE ALFACE HIDROPÔNICA

FORTALEZA

2018

WALLACE EDELKY DE SOUZA FREITAS

ADUBAÇÃO SUPLEMENTAR COM ENXOFRE COMO ATENUADOR DOS EFEITOS
DO ESTRESSE SALINO EM PLANTAS DE ALFACE HIDROPÔNICA

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Agronomia/Fitotecnia da Universidade Federal do Ceará como requisito parcial para obtenção do grau de Doutor em Agronomia. Área de concentração: Fitotecnia.

Orientador: Prof. Dr. Enéas Gomes Filho

FORTALEZA

2018

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal do Ceará
Biblioteca Universitária

Gerada automaticamente pelo módulo Catalog, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

- F938a Freitas, Wallace Edelky de Souza.
Adubação suplementar com enxofre como atenuador dos efeitos do estresse salino em plantas de alface hidropônica / Wallace Edelky de Souza Freitas. – 2018.
97 f. : il.
- Tese (doutorado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências Agrárias, Programa de Pós-Graduação em Agronomia (Fitotecnia), Fortaleza, 2018.
Orientação: Prof. Dr. Enéas Gomes Filho.
1. Fotossíntese. 2. Lactuca sativa. 3. Nutrição mineral. 4. Salinidade. 5. Sistema de defesa antioxidante. I. Título.

CDD 630

WALLACE EDELKY DE SOUZA FREITAS

ADUBAÇÃO SUPLEMENTAR COM ENXOFRE COMO ATENUADOR DOS EFEITOS
DO ESTRESSE SALINO EM PLANTAS DE ALFACE HIDROPÔNICA

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Agronomia/Fitotecnia da Universidade Federal do Ceará como requisito parcial para obtenção do grau de Doutor em Agronomia. Área de concentração: Fitotecnia.

Aprovada em: 25/06/2018.

BANCA EXAMINADORA

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

Prof.^a Dra. Rosilene Oliveira Mesquita
Universidade Federal do Ceará (UFC)

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

Pesq. Dr. Marlos Alves Bezerra
Embrapa Agroindústria Tropical (EMBRAPA)

Dr. Elton Camelo Marques

A Deus.

Aos meus pais, Aurea Lima e José Maria.

A minha esposa, Maria Lucilania.

Ao meu filho, José Quemuel.

AGRADECIMENTOS

A Deus, pelo que conquistei até agora, pela sabedoria, coragem, entusiasmo, proteção, saúde, conforto material e espiritual;

À Universidade Federal do Ceará (UFC) e ao Programa de Pós-graduação em Agronomia/Fitotecnia, pela aprendizagem e oportunidades concedidas;

Ao CNPq e Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia em Salinidade (INCTSal/CNPq), pelo suporte financeiro;

Ao Departamento de Bioquímica e Biologia Molecular, pelo fornecimento do espaço físico para realização dos experimentos;

Ao LASAP, Laboratório de Análise de Solo, Água e Planta da UFERSA, na pessoa do Prof. Francismar de Medeiros, pelas análises minerais;

Ao meu Orientador, Enéas Gomes Filho, pela orientação, disponibilidade, confiança e apoio nessa jornada de trabalho;

Aos membros da banca, pelas correções e contribuições para o aperfeiçoamento deste trabalho;

A todos os amigos (as) do Laboratório de Fisiologia Vegetal: Dalton Perote, Gyedre Araújo, Stelamaris Oliveira, Daniel Farias, Daniel Coelho, Cibelle Gadelha, Luckas Huriel, Paulo André, Lineker Lopes, Igor Moura, Rafael Miranda e Valdinéia Freitas;

Aos meus tios (as), Maria Luci, José Augusto, Ozamir Lima, José Antônio, José Humberto, Adonias Filho, Maria Lúcia, entre outros pelo apoio e incentivo durante todas as etapas de minha formação e crescimento profissional;

Aos meus primos (as), Heráclito Lima, Kaliane Aguiar, Rodrigo Jacob, Jerfeson José, Renata Jaqueline, Thiago Pérciles, Anátalia Barreto, Hiroito Yuri, entre outros, pela amizade, apoio e incentivo durante todas as etapas de minha formação e crescimento profissional;

Enfim, a todos os meus amigos e familiares que contribuíram direta e indiretamente para a realização deste trabalho

"Antes de julgar a minha vida ou o meu caráter... Calce os meus sapatos e percorra o caminho que eu percorri, viva as minhas tristezas, as minhas dúvidas e minhas alegrias. Percorra os anos que eu percorri, tropece onde eu tropecei e levante-se assim como eu fiz. E então, só aí poderás julgar. Cada um tem a sua própria história. Não compare a sua vida com a dos outros. Você não sabe como foi o caminho que eles tiveram que trilhar na vida.
(Autor desconhecido)

RESUMO

A alface é uma das hortaliças mais cultivadas no Brasil, difundindo-se praticamente por todo território nacional, inclusive nas regiões semiáridas do Nordeste, onde a água de boa qualidade está cada vez mais escassa. Diante dessa situação, torna-se importante para os setores hortícolas o desenvolvimento de pesquisas e técnicas que permitam o cultivo de plantas com o uso de águas salinas. Assim, este estudo teve como objetivo avaliar os efeitos da adubação foliar com enxofre em plantas de alface cultivadas em sistema hidropônico e sob estresse salino. O experimento foi conduzido em arranjo fatorial 2 x 3, sendo as plantas submetidas a dois níveis de salinidade na solução nutritiva (0 e 40 mM de NaCl) e a três níveis de adubação suplementar com enxofre (0,0; 1,5 e 3,0 g L⁻¹), com quatro repetições. Foram analisados caracteres fisiológicos e bioquímicos e a nutrição mineral da parte aérea das plantas. O crescimento, a fotossíntese e a condutância estomática das plantas foram reduzidos pelo estresse salino, porém, naquelas que receberam o tratamento com enxofre suplementar, essa redução foi atenuada. Em condições naturais de cultivo, o tratamento com enxofre a 1,5 g L⁻¹ também proporcionou um melhor crescimento e desenvolvimento das plantas. O estresse salino aumentou a relação Na⁺/K⁺ nas folhas das plantas de alface, porém isso foi menos acentuado nas que foram suplementadas com enxofre. Nas plantas sob estresse salino, os danos de membrana foram menores naquelas adubadas com enxofre, as quais também apresentaram menores teores de peróxido de hidrogênio, maior atividade das enzimas antioxidantes peroxidase do ascorbato e catalase. De modo geral, a salinidade da solução nutritiva reduziu os teores dos nutrientes analisados na parte aérea, porém, para potássio e fósforo, essa redução foi minimizada pelo fornecimento de enxofre suplementar. Conclui-se que a adubação suplementar com enxofre atenuou os efeitos deletérios da salinidade no crescimento e nas trocas gasosas das plantas de alface, e que isso, pelo menos em parte, deveu-se a um sistema antioxidativo mais eficiente, associado a uma melhor absorção de fósforo e potássio e uma menor relação Na⁺/K⁺.

Palavras-chave: Fotossíntese. *Lactuca sativa*. Nutrição mineral. Salinidade. Sistema de defesa antioxidante.

ABSTRACT

Lettuce is one of the most grown vegetables in Brazil, spreading practically throughout the national territory, including in the semi-arid regions of the Northeast, where the availability of good quality water is increasingly scarce. Therefore, it is important for the horticultural sectors to develop research and techniques that allow the cultivation of plants using saline water. Thus, this study aimed to evaluate the effects of leaf fertilization with sulfur in lettuce plants grown under hydroponic system and under salt stress. The experiment was conducted in a 2 x 3 factorial arrangement, with the plants submitted to two levels of salinity in the nutrient solution (0 and 40 mM of NaCl) and at three levels of supplemental fertilization with sulfur (0.0, 1.5 and 3.0 g L⁻¹), with four replicates. Physiological and biochemical characteristics and mineral nutrition of shoots were analyzed. The growth, photosynthesis and stomatal conductance of plants were reduced by salt stress. However, those plants supplemented with sulfur fertilizer treatment this reduction was attenuated. Under natural conditions of cultivation, treatment with sulfur at 1.5 g L⁻¹ also resulted in better growth and plants development. The salt stress increased the Na⁺/K⁺ ratio in leaves of lettuce plants, but this was less pronounced in those supplemented with sulfur. In plants under salt stress, membrane damage was lower in those fertilized with sulfur, which also presented lower levels of hydrogen peroxide, higher activity of antioxidant enzymes, such as ascorbate peroxidase and catalase. In general, the nutrient solution salinity reduced the nutrient uptake, but for potassium and phosphorus this reduction was minimized by the supplemental sulfur. It is concluded that supplemental fertilization with sulfur attenuated the deleterious effects of salinity on the growth and gas exchange of lettuce plants, and that this, at least in part, was due to a more efficient antioxidative system, associated with a better phosphorus and potassium uptake and a lower Na⁺/K⁺ ratio.

Key words: Photosynthesis. *Lactuca sativa*. Mineral nutrition. Salinity. Antioxidant defense system.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 – Massas fresca e seca da parte aérea e área foliar de plantas de alface cultivadas sob condições hidropônicas, na ausência ou presença de NaCl a 40 mM e adubadas com enxofre suplementar nas doses de 0,0; 1,5 e 3,0 g L⁻¹ 43
- Figura 2 – Massas frescas e seca das raízes de plantas de alface cultivadas sob condições hidropônicas, na ausência ou presença de NaCl a 40 mM e adubadas com enxofre suplementar nas doses de 0,0; 1,5 e 3,0 g L⁻¹ 44
- Figura 3 – Condutância estomática (g_s), fotossíntese líquida (A), transpiração (E) e relação entre as concentrações interna e externa de CO₂ (C_i/C_a) e de plantas de alface cultivadas sob condições hidropônicas, na ausência ou presença de NaCl a 40 mM e adubadas com enxofre suplementar nas doses de 0,0; 1,5 e 3,0 g L⁻¹ 46
- Figura 4 – Eficiência de carboxilação (A/C_i) e eficiência instantânea do uso da água (A/E) de plantas de alface cultivadas sob condições hidropônicas, na ausência ou presença de NaCl a 40 mM e adubadas com enxofre suplementar nas doses de 0,0; 1,5 e 3,0 g L⁻¹ 48
- Figura 5 – Teores de clorofila *a*, clorofila *b*, clorofila total e carotenoides de plantas de alface cultivadas sob condições hidropônicas, na ausência ou presença de NaCl a 40 mM e adubadas com enxofre suplementar nas doses de 0,0; 1,5 e 3,0 g L⁻¹ 50
- Figura 6 – Extravasamento de eletrólitos, teores de substâncias reativas ao ácido tiobarbitúrico (TBARS) e teores de H₂O₂ da parte aérea de plantas de alface cultivadas sob condições hidropônicas, na ausência ou presença de NaCl a 40 mM e adubadas com enxofre suplementar nas doses de 0,0; 1,5 e 3,0 g L⁻¹ 53
- Figura 7 – Teores de N-aminossolúveis, carboidratos solúveis redutores, não redutores e totais da parte aérea de plantas de alface cultivadas sob condições hidropônicas, na ausência ou presença de NaCl a 40 mM e adubadas com enxofre suplementar nas doses de 0,0; 1,5 e 3,0 g L⁻¹ 55

Figura 8	– Atividade da dismutase do superóxido (SOD), da catalase (CAT) e da peroxidase do ascorbato (APX) da parte aérea de plantas de alface cultivadas sob condições hidropônicas, na ausência ou presença de NaCl a 40 mM e adubadas com enxofre suplementar nas doses de 0,0; 1,5 e 3,0 g L ⁻¹	58
Figura 9	– Atividade da peroxidase do guaiacol (GPX) da parte aérea de plantas de alface cultivadas sob condições hidropônicas, na ausência ou presença de NaCl a 40 mM e adubadas com enxofre suplementar nas doses de 0,0; 1,5 e 3,0 g L ⁻¹	60
Figura 10	– Teores de glutatona reduzida (GHS), estado redox da glutatona [GSH/(GSH + GSSG)] da parte aérea de plantas de alface cultivadas sob condições hidropônicas, na ausência ou presença de NaCl a 40 mM e adubadas com enxofre suplementar nas doses de 0,0; 1,5 e 3,0 g L ⁻¹	63
Figura 11	– Teores de ascorbato reduzido (ASC) e ascorbato oxidado (DHA) e ascorbato total da parte aérea de plantas de alface cultivadas sob condições hidropônicas, na ausência ou presença de NaCl a 40 mM e adubadas com enxofre suplementar nas doses de 0,0; 1,5 e 3,0 g L ⁻¹	65
Figura 12	– Estado redox do ascorbato [ASC/(ASC + DHA)] da parte aérea de plantas de alface cultivadas sob condições hidropônicas, na ausência ou presença de NaCl a 40 mM e adubadas com enxofre suplementar nas doses de 0,0; 1,5 e 3,0 g L ⁻¹	66
Figura 13	– Teores de sódio, potássio e cloreto e relação Na ⁺ /K ⁺ da parte aérea de plantas de alface cultivadas sob condições hidropônicas, na ausência ou presença de NaCl a 40 mM e adubadas com enxofre suplementar nas doses de 0,0; 1,5 e 3,0 g L ⁻¹	68
Figura 14	– Teores de nitrogênio, fósforo e enxofre da parte aérea de plantas de alface cultivadas sob condições hidropônicas, na ausência ou presença de NaCl a 40 mM e adubadas com enxofre suplementar nas doses de 0,0; 1,5 e 3,0 g L ⁻¹	71
Figura 15	– Teores de magnésio e cálcio da parte aérea de plantas de alface cultivadas sob condições hidropônicas, na ausência ou presença de NaCl a 40 mM e	

adubadas com enxofre suplementar nas doses de 0,0; 1,5 e 3,0 g L ⁻¹	73
Figura 16 – Teores de cobre e manganês da parte aérea de plantas de alface cultivadas sob condições hidropônicas, na ausência ou presença de NaCl a 40 mM e adubadas com enxofre suplementar nas doses de 0,0; 1,5 e 3,0 g L ⁻¹	75
Figura 17 – Teores de ferro e zinco da parte aérea de plantas de alface cultivadas sob condições hidropônicas, na ausência ou presença de NaCl a 40 mM e adubadas com enxofre suplementar nas doses de 0,0; 1,5 e 3,0 g L ⁻¹	76

LISTA DE TABELAS

Tabela 1	– Quantidade de fertilizantes para o preparo de 1 m ³ de solução nutritiva para o cultivo hidropônico de alface (FURLANI, 1998)	31
Tabela 2	– Resumo da análise de variância dos dados de massa fresca da parte aérea, massa fresca das raízes, massa seca da parte aérea, massa seca das raízes e área foliar de plantas de alface hidropônica cultivadas na presença ou ausência de NaCl a 40 mM e adubação suplementar com enxofre	42
Tabela 3	– Resumo das análises de variância dos dados de fotossíntese líquida, condutância estomática, relação entre a concentração interna e externa (<i>C_a</i>) de CO ₂ , transpiração, eficiência de carboxilação e eficiência instantânea do uso da água de plantas de alface hidropônica, cultivadas na presença ou ausência de NaCl a 40 mM e adubação suplementar com enxofre	45
Tabela 4	– Resumo da análise de variância dos dados de clorofila <i>a</i> , clorofila <i>b</i> e clorofila total e carotenoides de plantas de alface hidropônica, cultivadas na presença ou ausência de NaCl a 40 mM e adubação suplementar com enxofre	49
Tabela 5	– Resumo da análise de variância dos dados de extravasamento de eletrólitos, peroxidação de lipídeos, peróxido de hidrogênio, carboidratos solúveis totais, redutores e não redutores, N-aminossolúveis e proteínas solúveis da parte aérea de plantas de alface hidropônica, cultivadas na presença ou ausência de NaCl a 40 mM e adubação suplementar com enxofre	51
Tabela 6	– Resumo da análise de variância dos dados de atividade da peroxidase do ascorbato, peroxidase do guaiacol, dismutase do superóxido e catalase da parte aérea de plantas de alface hidropônica, cultivadas na presença ou ausência de NaCl a 40 mM e adubação suplementar com enxofre	57
Tabela 7	– Resumo da análise de variância dos dados de glutatona total, glutatona reduzida e oxidada e estado redox da glutatona da parte aérea de plantas de alface hidropônica, cultivadas na presença ou ausência de NaCl a 40 mM e adubação suplementar com enxofre	61

Tabela 8 – Resumo da análise de variância dos dados de ascorbato total, ascorbato reduzido e oxidado e estado redox do ascorbato da parte aérea de plantas de alface hidropônica, cultivadas na presença ou ausência de NaCl a 40 mM e adubação suplementar com enxofre	62
Tabela 9 – Resumo da análise de variância dos teores dos íons sódio, potássio, cloreto e da relação sódio/potássio da parte aérea de plantas de alface hidropônica, cultivadas na presença ou ausência de NaCl a 40 mM e adubação suplementar com enxofre	67
Tabela 10 – Resumo da análise de variância dos teores de fósforo, nitrogênio, enxofre, cálcio e magnésio da parte aérea de plantas de alface hidropônica, cultivadas na presença ou ausência de NaCl a 40 mM e adubação suplementar com enxofre	69
Tabela 11 – Resumo da análise de variância dos teores de cobre, manganês, ferro e zinco da parte aérea de plantas de alface hidropônica, cultivadas na presença ou ausência de NaCl a 40 mM e adubação suplementar com enxofre	74

LISTA DE ABREVIATURAS

<i>A</i>	Fotossíntese líquida
<i>A/E</i>	Eficiência instantânea do uso da água
<i>A/Ci</i>	Eficiência de carboxilação
APX	Peroxidase do ascorbato
ASC	Ascorbato (reduzido)
ASC/ (ASC + DHA)	Estado redox do ascorbato
CAT	Catalase
<i>Ci/Ca</i>	Relação entre as concentrações interna e externa de CO ₂
DHA	Desidroascorbato
<i>E</i>	Transpiração
GPX	Peroxidase do guaiacol
<i>g_s</i>	Condutância estomática
GSH	Glutationa (reduzida)
GSSG	Glutationa oxidada
GSH/(GSH + GSSG)	Estado redox da glutathione
ROS	Espécies reativas de oxigênio
SOD	Dismutase do superóxido
TBARS	Substâncias reativas ao ácido tiobarbitúrico
EE	Extravasamento de eletrólitos

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	19
1.1	Justificativa	19
1.2	Hipótese	20
1.3	Objetivos	21
<i>1.3.1</i>	<i>Objetivo geral</i>	21
<i>1.3.2</i>	<i>Objetivos específicos</i>	21
1.4	Revisão de Literatura	21
<i>1.4.1</i>	<i>Alface</i>	21
<i>1.4.2</i>	<i>Enxofre</i>	22
<i>1.4.3</i>	<i>Salinidade</i>	23
<i>1.4.4</i>	<i>Estresse salino em plantas</i>	24
<i>1.4.5</i>	<i>Estresse salino e nutrição mineral</i>	27
<i>1.4.6</i>	<i>Estresse salino em alface</i>	28
<i>1.4.7</i>	<i>Enxofre e estresse salino</i>	29
2	MATERIAIS E MÉTODOS	30
2.1	Condução do experimento	30
2.2	Variáveis avaliadas	32
<i>2.2.1</i>	<i>Trocas gasosas e análise do crescimento</i>	32
<i>2.2.2</i>	<i>Pigmentos fotossintéticos</i>	33
<i>2.2.3</i>	<i>Danos de membrana, peroxidação de lipídios e teores de H₂O₂</i>	33
<i>2.2.4</i>	<i>Carboidratos solúveis totais, redutores e não redutores</i>	34
<i>2.2.5</i>	<i>N-aminossolúveis</i>	36
<i>2.2.6</i>	<i>Enzimas antioxidantes e proteínas solúveis</i>	36
<i>2.2.7</i>	<i>Teores de ascorbato e glutathione e estado redox</i>	38
<i>2.2.8</i>	<i>Minerais</i>	40
<i>2.2.8.1</i>	<i>Manganês, ferro, zinco, magnésio, cálcio, cobre, fósforo e enxofre</i>	40
<i>2.2.8.2</i>	<i>Potássio, sódio e cloreto</i>	41
<i>2.2.8.3</i>	<i>Nitrogênio</i>	41
<i>2.2.9</i>	<i>Análise estatística</i>	42
3	RESULTADOS E DISCUSSÃO	42
3.1	Análise de crescimento	42

3.2	Trocas gasosas e pigmentos fotossintéticos	45
3.3	Danos de membranas, peróxido de hidrogênio, proteínas solúvel e solutos orgânicos	51
3.4	Sistema enzimático	56
3.5	Sistema não enzimático	61
3.6	Análise minerais	66
4	CONCLUSÃO	77
	REFERÊNCIAS	78

1 INTRODUÇÃO

1.1 Justificativa

No Brasil há uma grande produção de diversas espécies de hortaliças, com destaque para as classificadas no nicho das folhosas. No país, as folhosas mais produzidas são rúcula, repolho, couve de folha, alface, agrião e almeirão, sendo que a mais consumida entre os brasileiros é a alface (BELING, 2015). Pelo fato de a alface apresentar grande divergência entre as cultivares existentes, essa hortaliça se difundiu praticamente por todo território brasileiro, até mesmo em regiões onde as condições climáticas são adversas, o que a torna de grande importância social e econômica (OLIVEIRA et al., 2011; SOUSA et al., 2007).

Um grande problema que vem se agravando com o passar dos anos, em diversas regiões do Brasil e do mundo, é a escassez de água, principalmente em regiões de clima semiárido. Diante dessa situação em que a água de boa qualidade (potável) está escassa, torna-se importante para os setores agrícolas, o desenvolvimento de pesquisas e técnicas que permitam a produção de alimentos com o uso de águas salinas (PAULUS et al., 2012).

O uso de água salina no cultivo hidropônico pode ser uma alternativa, partindo da hipótese de que as plantas nesse sistema de cultivo são mais tolerantes à salinidade, já que haverá uma maior disponibilidade de água livre comparada ao sistema convencional, pois na hidroponia o potencial mátrico pode ser considerado desprezível, o qual é um dos fatores que diminui a energia livre da água no solo (SOARES et al., 2007). Perante a baixa qualidade e escassez de água, tem-se investido em pesquisas visando o aproveitamento de água salina no cultivo hidropônico (COVA et al., 2017; FURTADO et al., 2017; GUIMARÃES et al., 2017; LIMA et al., 2017; LIMA et al., 2018; MORAES et al., 2014).

Existe uma contradição entre autores com relação à tolerância da alface à salinidade. Segundo Rodrigues (2002), a alface hidropônica é tolerante à salinidade. Por outro lado, a alface é considerada moderadamente sensível à salinidade quando cultivada em sistema convencional, com uma salinidade limiar em torno de $1,3 \text{ dS m}^{-1}$, ocorrendo uma redução de 13% na produção com o aumento unitário da condutividade elétrica acima do limiar (AYERS; WESTCOT, 1999). No entanto, essa discrepância pode ser considerada como sendo devida às respostas das plantas ao estresse salino variar entre os sistemas de cultivo, cultivares da mesma espécie, solução nutritiva utilizada, manejo de irrigação, fertilidade do solo e condições climáticas (MORAES et al., 2014).

Dentre os estresses abióticos, a salinidade é um dos que mais prejudicam o desenvolvimento e produção das plantas (FATMA et al., 2014; VEERANAGAMALLAIAH et al., 2007). O estresse salino afeta o crescimento das plantas devido ao seu efeito osmótico, que dificulta a absorção de água, ocasionada pela redução de potencial hídrico no ambiente radicular, e ao efeito tóxico, em que íons específicos ocasionam desordens fisiológicas e desbalanceamento nutricional (GHEYI et al., 2010; NEGRÃO; SCHMÖCKEL; TESTER, 2017). Além do efeito oxidativo, resultante de uma produção excessiva de espécies reativas de oxigênio que, ao se acumular nas células, promovem um dano oxidativo secundário, causando danos em lipídeos, ácidos nucleicos e proteínas (AHMAD; SARWAT; SHARMA, 2008; BEN AMOR et al., 2005; HOSSAIN; DIETZ, 2016; MITTLER, 2002; MØLLER et al., 2007; YOU; CHAN, 2015).

Recentemente, pesquisas vêm evidenciando que, mesmo em meio salino, as plantas quando supridas com enxofre na quantidade adequada conseguem melhorar a eficiência de seus mecanismos de defesa, aumentando a atividade das enzimas antioxidantes, a síntese de compostos antioxidantes, entre outros, e fazendo com que os efeitos do estresse salino sejam atenuados (ASTOLFI; ZUCHI, 2013; FATMA et al., 2014; JASIM e AL-TIMMEN, 2014; NAZAR et al., 2014). O enxofre é considerado um macronutriente essencial para o desenvolvimento das plantas, sendo encontrado em diversos compostos metabólicos, como metionina, cisteína, glutatona, vitaminas, aglomerados de ferro-enxofre, sulfóxido e glicosinatos (ABDALLAH et al., 2010, KHAN et al. 2013).

Tudo isso demonstra a relevância da realização de pesquisas sobre a utilização de uma adubação suplementar com enxofre e uso de água salina, na reposição ou preparo de solução nutritiva em alface hidropônica, em busca de uma alternativa para os produtores que não possuem muitas opções de fonte de água com qualidade, bem como para conhecer as alterações fisiológicas e bioquímicas resultantes dessa adubação.

1.2 Hipótese

A adubação suplementar com enxofre atenua os efeitos do estresse salino em plantas de alface hidropônica.

1.3 Objetivos

1.3.1 *Objetivo geral*

Avaliar respostas fisiológicas e bioquímicas de plantas de alface hidropônica cultivadas sob estresse salino e suplementadas com enxofre.

1.3.2 *Objetivos específicos*

Utilizando plantas de alface hidropônica, cultivadas em presença e ausência de estresse salino, e suplementadas e não suplementadas com enxofre, pretende-se:

- Estudar o crescimento das plantas, determinando-se as massas fresca e seca da parte aérea e raízes e a área foliar;
- Avaliar as trocas gasosas (condutância estomática, fotossíntese líquida, transpiração e concentração interna de CO₂) e os teores de pigmentos fotossintéticos (clorofila *a*, clorofila *b* e carotenoides);
- Estimar os danos de membrana, os teores de H₂O₂, os teores de solutos orgânicos (carboidratos solúveis e N-aminossolúveis) e inorgânicos (Na⁺, Cl⁻ e K⁺) e antioxidantes enzimáticos (dismutase do superóxido, catalase, peroxidase do ascorbato e peroxidase do guaiacol) e não enzimáticos (glutathiona reduzida e oxidada e ascorbato reduzido e oxidado);
- Avaliar a nutrição mineral, determinando-se os teores de macro (N, P, K, S, Ca e Mg) e micronutrientes (Cu, Mn, Fe e Zn).

1.4 REVISÃO DE LITERATURA

1.4.1 *Alface*

A alface (*Lactuca sativa* L.) é uma planta herbácea de clima temperado, que pertencente à família Asteraceae, e com centro de origem na Bacia Ocidental do Mediterrâneo. A alface é considerada a folhosa mais consumida no Brasil e no mundo, destacando-se por seus aspectos nutricionais, sendo uma ótima fonte de vitaminas e minerais, além de apresentar uma grande importância socioeconômica (GALIENE; PISANTE, 2015; SANTI et al., 2010; STAGNARI; SOUZA et al., 2017b).

Em escala mundial, os maiores produtores de alface são a China, com aproximadamente 10 milhões de t/ano, seguido de Estados Unidos e Espanha, com aproximadamente 4 milhões e 1 milhão de t/ano, respectivamente (FAO, 2016). Em escala nacional, as regiões Sul e Sudeste são as maiores produtoras, detendo juntas cerca de 63% do total da alface produzida no Brasil, com destaque para os Estados de São Paulo e Rio de Janeiro (IBGE, 2006).

A alface é uma cultura bastante influenciada pelas condições climáticas, com seu crescimento e desenvolvimento bastante afetado pelo fotoperíodo, temperatura e intensidade luminosa (BLAT et al., 2011). Apesar de ser fortemente influenciada pelas condições climáticas, atualmente existe uma grande divergência entre as cultivares de alface existentes, o que permite que essa hortaliça se difunda praticamente por todo território brasileiro, até mesmo em regiões onde as condições climáticas são adversas, tornando-a de grande importância social e econômica (OLIVEIRA et al., 2011; SOUSA et al., 2007).

Existe uma ampla diversidade de cultivares de alface, dentre as quais se encontram cultivares lisas, crespas, repolhudas, roxa, entre outras. A alface possui uma vida útil bastante curta, devido a sua sensibilidade à desidratação e ferimentos, fato esse que faz com que as suas folhas entrem em senescência rapidamente, principalmente quando são manuseadas de maneira inadequadas (CALBO; FERREIRA; PESSOA, 2010).

1.4.2 Enxofre

O enxofre (S) é um macronutriente secundário que está associado a várias rotas metabólicas nas plantas. Apesar de ser o macronutriente encontrado em menores quantidades nos tecidos vegetais, a sua deficiência compromete significativamente o desenvolvimento das plantas (RAIJ, 2011; SCHMIDT, 2012). O requerimento de enxofre pelas culturas varia conforme a espécie e com a produtividade desejada, sendo que as plantas mais exigentes são as que apresentam maior teor proteico, como as gramíneas, seguido do grupo das leguminosas (ALVAREZ et al., 2007; RHEINHEIMER et al., 2005).

O enxofre pode ser encontrado sob duas formas no solo, orgânica e inorgânica, sendo a forma orgânica encontrada em maiores proporções, principalmente em solos mais intemperizados. Existe uma série de fatores que influenciam a disponibilidade dessas formas de enxofre no solo para a planta, como o teor de matéria orgânica, a profundidade do perfil do

solo, a composição mineralógica, o pH, as condições de drenagem, dentre outros (BOHN et al, 1986; HOROWITZ, 2003).

O enxofre é encontrado em diversos compostos metabólicos, como metionina, cisteína, glutathiona, vitaminas, aglomerados de ferro-enxofre, sulfóxido e glicosinatos (ABDALLAH et al., 2010, KHAN et al. 2013). A forma mineral mais encontrada no solo é o ânion SO_4^{2-} , sendo também a principal forma absorvida pelas plantas. Apesar de a absorção via radicular ser a principal forma de entrada de enxofre na planta, a absorção desse elemento pode ocorrer via foliar (STIPP; CASARIN, 2010)

Uma maior atenção vem sendo dada ao fornecimento de enxofre na agricultura, pelo fato da constatação da deficiência desse elemento em muitas regiões, em virtude da redução de sua disponibilidade para as plantas, sendo isso justificado pelos baixos teores de matéria orgânica no solo e pelo uso de fertilizantes concentrados em nitrogênio, fósforo e potássio (MAXIMO et al., 2005). O enxofre é absorvido principalmente na forma de íon sulfato, sendo essa forma a mais encontrada nos solos. A absorção desse mineral se dá tanto pelas raízes como pelas folhas (SCHMIDT, 2012). A absorção de enxofre pelas raízes ocorre através de transportadores de alta afinidade, sendo um transporte ativo, em que um íon SO_4^{2-} entra acompanhado de um íon H^+ ; esse cotransporte é regulado através de expressão de genes específicos (HAWKESFORD et al., 2012).

O enxofre interage fortemente com o nitrogênio nos vegetais, visto que parte desse elemento encontrado nas plantas está constituindo as proteínas, sendo o enxofre constituinte de dois importantes aminoácidos, cisteína e metionina. Portanto, na ausência de enxofre, as proteínas que contêm esses dois aminoácidos não serão formadas. Dessa forma, na recomendação de adubação, as quantidades desses dois elementos devem ser equilibradas para não interferir no crescimento e na produção das culturas (MARSCHNER, 2012).

1.4.3 Salinidade

A caracterização do estresse salino se dá pelas elevadas concentrações de sais solúveis encontradas no solo, sendo considerado um solo salino, aquele que apresenta uma condutividade elétrica maior que 4 dS m^{-1} (MUNNS; GILLIHAM, 2015). Os ânions Cl^- , CO_3^{2-} , NO_3^- , SO_4^{2-} , HCO_3^- e os cátions Mg^{2+} , Na^+ , Ca^{2+} e K^+ são os principais íons que estão relacionados ao estresse salino e estes íons compõem diversos sais que em excesso são

prejudiciais às plantas, com destaque para os cloretos de sódio e magnésio, por apresentarem uma maior solubilidade (CARMONA, 2011).

A salinidade é um dos principais problemas enfrentados na produção agrícola, sendo um dos estresses abióticos que mais compromete o crescimento, desenvolvimento e produtividade das plantas, em diversas regiões do Brasil e do mundo (ACOSTA-MOTOS et al., 2017; FREIRE et al., 2014; SOUZA et al., 2017a). Estima-se que, em todo o planeta, mais de 800 milhões de hectares são atualmente afetados por sais, e que cerca de 45 milhões de hectares de terras irrigadas estejam afetadas em maior ou menor intensidade (FAO, 2015). No Brasil, estima-se que cerca de 20% das áreas irrigadas apresentem problemas de salinização (FAGERIA; STONE; SANTOS, 2011), e que aproximadamente 2% dos solos do território nacional estão acometidos por sais, concentrando-se principalmente na região Nordeste (FAO, 2015; GORJI; TANIK; SERTEL, 2015).

A salinidade é um processo complexo que se desenvolve de diferentes maneiras de acordo com a região afetada. Sendo considerada um fenômeno que envolve vários fatores e/ou a interação deles, a salinidade pode ser originada por causas naturais ou manejo inadequado na agricultura (VARGAS et al., 2018). Esse fenômeno ocorre principalmente nas regiões áridas e semiáridas, em consequência de baixas precipitações pluviométricas, alta taxa de evaporação, intemperismo mineral e sais fósseis, que são causas naturais (BEZERRA et al., 2010). Além do manejo agrícola de forma incorreta, como irrigações e adubações em excesso, associados a solos que apresentam má drenagem, também podem contribuir para o aumento da concentração de sais no solo (SILVA JÚNIOR et al., 2009).

A disponibilidade de água de boa qualidade vem sendo um dos maiores problemas enfrentados pelos agricultores nos dias atuais, principalmente, nas regiões áridas e semiáridas, fazendo com que façam uso de águas salinas para a irrigação na agricultura; conseqüentemente deve ser feito um manejo adequado desta água para a irrigação, para que as culturas expressem ao máximo possível o seu potencial produtivo (OLIVEIRA et al., 2010; TRAVASSOS et al., 2012).

1.4.4 Estresse salino nas plantas

O estresse salino afeta o crescimento das plantas diretamente devido a dois fatores: o osmótico e o tóxico. O primeiro é resultado do aumento da concentração de sais dissolvidos na solução do solo, o qual prejudica a disponibilidade de água e nutrientes para a

planta, devido à redução dos potenciais osmótico e hídrico do ambiente radicular; assim, as plantas têm dificuldade ou não conseguem absorver a água, sendo esse processo de estresse hídrico também chamado de seca fisiológica (ALVES et al., 2011; DIAS; BLANCO, 2010). O segundo deve-se ao acúmulo em excesso de íons tóxicos, tais como o cloreto e o sódio, que ocasionam distúrbios fisiológicos e desbalanceamento nutricional (GHEYI et al., 2010). Esses íons e outros inibem a atividade enzimática e contribuem fortemente para a redução do crescimento e desenvolvimento das plantas, afetando processos como a fotossíntese, e causando redução na área foliar. O fluxo de absorção de íons tóxicos e sua ação ocorrem de maneira diferenciada, variando de acordo com a espécie de planta (MAIA et al., 2012; FREITAS et al., 2013).

Além desses dois fatores prejudiciais às plantas, a salinidade gera uma produção excessiva de espécies reativas de oxigênio (ROS), que ao se acumularem nas células promovem um estresse oxidativo secundário, causando danos em lipídeos, ácidos nucleicos e proteínas (AHMAD et al., 2008; BEN AMOR et al., 2005; HOSSAIN; DIETZ, 2016; MITTLER, 2002; MØLLER et al., 2007; YOU; CHAN, 2015). As principais ROS responsáveis pelo estresse oxidativo são o oxigênio singleto (1O_2), o peróxido de hidrogênio (H_2O_2), os radicais livres, hidroxil ($^{\bullet}OH$) e superóxido ($^{\bullet}O_2^-$), os quais são produzidas nos peroxissomos, cloroplastos e mitocôndrias (BHATTACHARJEE, 2010; CHOUDHURY et al., 2017; KARUPPANAPANDIAN et al., 2011; WILLADINO; CAMARA, 2010).

A forma como as plantas respondem ao estresse salino varia de acordo com a espécie, intensidade e tempo de exposição ao sal e estágio fenológico. As plantas desenvolveram tanto mecanismos fisiológicos como bioquímicos para tolerar a salinidade. Esses mecanismos dão condições para que as plantas consigam sobreviver em ambiente salino, pois protegem a funcionalidade do aparato fotossintético e facilitam a absorção de água e nutrientes (CANTABELLA et al., 2017; MUNNS; TESTER, 2008; PARIDA; DAS, 2005). Dentre eles, pode-se citar o ajustamento osmótico, o qual ocorre pelo acúmulo de íons tóxicos no vacúolo e produção de solutos compatíveis no citosol, como carboidratos solúveis, aminoácidos livres, prolina livre, glicina betaína, trealose, poliálcoois e ácidos orgânicos (BENDALY et al., 2016; FLOWERS; COLMER, 2015; MENEZES et al., 2017)).

As plantas quando submetidas ao estresse salino, frequentemente acumulam N-aminossolúveis (COELHO et al., 2018; FEIJÃO et al., 2011; GOMES do Ó et al., 2017). Esse acúmulo é considerado como um indicador de condições de estresse (WIDODO et al., 2009). Todavia, os N-aminossolúveis em sua maior parte são aminoácidos livres (KARAMANOS,

1995), que atuam como osmólitos protetores, proporcionando um melhor ajuste osmótico em condições salinas (ABBAS et al., 2015; 2015; BERTRAND et al., 2016). Outra forma que as plantas encontram para promover o ajustamento osmótico em condições de estresse é acumulando carboidratos solúveis, mantendo as suas atividades metabólicas e assegurando assim a sua sobrevivência (MAVIA et al., 2012; PEDROSO et al., 2014). Porém, as plantas respondem de formas diferenciadas quanto à síntese de carboidratos sob condições de salinidade. Há plantas que amentam os teores desse soluto, como o feijão-caupi (GOMES do Ó et al., 2017) e o coentro (VASCONCELOS et al., 2014). Por outro lado, há plantas que reduzem, como o amaranto (MENEZES et al., 2017) e mulungu (RIBEIRO et al., 2017). Por fim, há plantas que não alteram os teores de carboidratos, como o noni (SOUZA et al., 2014) e o malvariço (MESQUITA et al., 2017). Também, o controle da absorção dos íons sódio e cloreto pelas raízes, o controle do transporte desses íons para a parte aérea das plantas, além da regulação do fluxo e compartimentação em nível celular, mediados por transportadores de membranas específicos, são mecanismos desenvolvidos pelas plantas na tentativa de sobrevivência sob condições de estresse salino (BLUMWALD et al., 2000; FLOWERS; COLMER, 2008; MAATHUIS, 2007; MIRANDA et al., 2017).

As plantas também possuem um complexo sistema antioxidativo, que pode ser de natureza enzimática ou não enzimática, mas que operam em conjunto, tentando manter o estado redox celular e eliminando o excesso de ROS (MUCHATE et al., 2016; VIGHI et al., 2017). Os principais antioxidantes não enzimáticos são os carotenoides, o ascorbato (ASC), a glutathione (GSH), os tocoferóis e os flavonoides; enquanto os enzimáticos são formados pela catalase (CAT), peroxidase do ascorbato (APX), superóxido dismutase (SOD), peroxidase do guaiacol (GPX), dentre outras enzimas (PARIDA et al., 2016; YOU; CHAN, 2015). A SOD constitui a primeira linha de defesa, eliminando o radical superóxido e produzindo peróxido de hidrogênio; este, por sua vez, é eliminado diretamente pela CAT, ou pela APX, que utiliza como co-substrato o ascorbato, ou então pela GPX, que utiliza como co-substrato o fenol, guaiacol (BOAS et al., 2016; GARG; MANCHANDA, 2009; GILL; TUTEJA, 2010). Portanto, a ação coordenada dessas e de outras enzimas, tais como aquelas do ciclo ascorbato/glutathione, como a redutase da glutathione (GR), a redutase do desidroascorbato (DHAR) e redutase do monodesidroascorbato (MDHAR), garante um estado redox favorável (FOYER; NOCTOR, 2011).

A GSH é considerada um dos principais agentes antioxidantes não enzimáticos de baixo peso molecular e desempenha importante papel contra danos oxidativos (DELAPLACE

et al., 2011). O aumento nos teores de GSH em plantas sob condições de salinidade está relacionado com um melhor desempenho das plantas em tolerar o estresse, característica ressaltada em vários estudos (CHAWLA; JAIN; JAIN, 2013; NAHAR et al., 2015; NAZAR; UMAR; KHAN, 2015; PAVLOVIĆ et al., 2018). A modulação do estado redox da glutathiona apresenta um papel muito importante na proteção oxidativa de plantas quando submetidas ao estresse salino (FERREIRA-SILVA et al., 2012; ZHOU et al., 2017). O ASC, da mesma forma que a GSH, é considerado como uma das primeiras linhas de defesa contra o estresse oxidativo, o qual, no ciclo ascorbato-glutathiona, promove a eliminação do H_2O_2 , sendo co-substrato da reação catalisada pela APX. Nesse ciclo, o DHA produzido por essa reação é então reduzido e recuperado como ASC por meio da oxidação da GSH, a qual volta a ser reduzida pela ação da glutathiona redutase. Esse mecanismo é de extrema importância para manter o estado redox celular (DINAKAR; DJILIANOV; BARTELS, 2012; FOYER; NOCTOR, 2013), o qual em níveis elevados é indicativo de aclimação às condições de estresse.

1.4.5 Estresse salino e nutrição mineral

O estresse salino ocasiona distúrbios nutricionais nas plantas, devido ao excesso dos íons Na^+ e Cl^- na solução do solo e ao aumento de sua absorção pelas plantas, fazendo com que ocorra uma inibição da absorção de nutrientes, pois esses íons competem por sítios de absorção com alguns elementos como N, P, K, Ca, Mg e S (COELHO et al., 2017).

O aumento nos teores de Na^+ não é o único efeito prejudicial do componente iônico do estresse salino, visto que esse íon compete pelos mesmos sítios de transporte do K^+ , fazendo com que ocorra também redução nos teores de K^+ (TUTEJA et al., 2012). A manutenção da homeostase intracelular do K^+ é essencial, visto que ele participa de vários processos fisiológicos das plantas, tais como a abertura estomática (CAPITULINO et al., 2017; MONÇÃO et al., 2012; TAIZ et al., 2017), além de ser fundamental para a regulação da homeostase iônica, um mecanismo relevante para a tolerância das plantas ao estresse salino (ANJANEYULU et al., 2014; TAIZ et al., 2017; WAKEEL, 2013).

Estudos demonstram que os teores de fósforo na parte aérea das plantas são reduzidos em função da salinidade (MAHOUACHI, 2018; SOARES et al., 2016). Segundo Santos et al. (2017), essa redução dos teores de P pode ser ocasionada pelo fato de a salinidade da água causar sua precipitação ou ser devido ao seu antagonismo com outros

nutrientes, acarretando assim em uma menor absorção do mesmo pelas plantas. Do mesmo modo, a salinidade ocasiona uma redução no teores de magnésio (KASRATI et al., 2014; SGHAIER et al., 2015) e de cálcio (MATRASZEK et al., 2017).

Com relação ao teores de N, alguns autores relatam que os teores desse elemento são reduzidos em função da salinidade (GARCÍA-CAPARRÓS et al., 2016; GARG; BHANDARI, 2016; SAIED et al., 2010; SANTOS et al., 2010b). Porém, Reges et al. (2017) verificaram, em plantas de pimentão, que o estresse salino ocasionou aumento nos teores de N. Da mesma forma, pesquisas aponta uma discrepância para os teores de S em plantas cultivadas sob estresse salino. Santos et al. (2017) verificaram um aumento nos teores de S na parte aérea de plantas de tomateiro em função da salindade. Por outro lado, a salinidade não exerceu influência sobre os teores de S em plantas de alface (SOARES et al., 2016) e de tomateiro (FREIRE et al., 2010), evidenciando que, em condições de salinidade, as respostas quanto aos teores de S variam de acordo com a espécie e as condições experimentais (LACERDA et al., 2016).

De modo geral, os teores de micronutrientes tendem a reduzir com o aumento da salinidade (PARIDA et al., 2016; TALAAT et al., 2015; TIAN et al., 2015; WEISANY et al., 2014). No entanto, alguns autores relatam que os teores de manganês aumentam em função do estresse salino (BHATT et al., 2008; LEE; VAN IERSEL, 2008; SALACHNA; ZAWADZIŃSKA; PODSIADŁO, 2016).

1.4.6 Estresse salino em alface

Os produtores rurais de hortaliças, em sua maioria, fazem o uso de águas para irrigação que apresentam teores de sais elevados, o que restringe sua utilização, dada a sensibilidade das culturas à salinidade (OLIVEIRA et al., 2014). As culturas apresentam respostas diferenciadas à salinidade, variando de extremamente sensíveis a tolerantes (SANTANA et al., 2007).

Existe uma contradição entre autores com relação a tolerância da alface à salinidade. Segundo Rodrigues (2002), a alface hidropônica é tolerante à salinidade. Por outro lado, a alface é considerada moderadamente sensível à salinidade quando cultivada em sistema convencional, com uma salinidade limiar em torno de 1,3 dS m⁻¹, ocorrendo uma redução de 13% na produção com o aumento unitário da condutividade elétrica acima do limiar (AYERS; WESTCOT, 1999). No entanto, essa discrepância pode ser relacionada às

respostas das plantas ao estresse salino variar entre os sistemas de cultivo, cultivares da mesma espécie, solução nutritiva utilizada, manejo de irrigação, fertilidade do solo e condições climáticas (MORAES et al., 2014).

Diversos estudos apontam a variabilidade que a alface apresenta em resposta ao seu cultivo em ambiente salino, com essa variação ocorrendo entre grupos (crespa, lisa e americana) e subgrupos (verde ou roxa) existentes na classificação de comercialização para esta cultura (DIAS et al., 2011a; DIAS et al., 2011b; GUIMARÃES et al., 2017; MAHMOUDI et al., 2011; OLIVEIRA et al., 2011; PAULUS et al., 2010; PAULUS et al., 2012; SANTOS et al., 2010a; SANTOS et al., 2010b).

No cultivo da alface hidropônica, a utilização de água salina somente para reposição da evapotranspiração não compromete o desenvolvimento das plantas, porém, quando a água salina é utilizada para o preparo da solução nutritiva, as plantas tendem a ficar nanicas e coriáceas (SOARES et al., 2010). De fato, a salinidade promove efeitos negativos no crescimento da alface, porém plantas submetidas ao estresse salino apresentam uma melhor capacidade ao processamento, reduzindo os danos causados pelo corte, pois o estresse pelo sal provoca modificações na estrutura das folhas, como compactação dos tecidos e mudanças na elasticidade, causados pela redução do turgor e conteúdo de água (GARRIDO et al., 2014). Além disso, em condições salinas, a inoculação de sementes de alface com *Azospirillum* promove um melhor desenvolvimento e valor nutricional, além de prolongar a vida útil de prateleira das folhas, tornando-se assim uma alternativa para o cultivo dessa hortaliça em regiões onde a salinidade é um fator limitante para produção (FASCIGLIONE et al., 2015).

1.4.7 Enxofre e o estresse salino

A incorporação de enxofre nas plantas ocorre através de moléculas orgânicas como grupos tiol (-SH) em proteínas (cisteína) ou tióis não proteicos (glutathiona), compostos esses que podem ser moduladores potenciais de respostas ao estresse (Khan et al., 2009a; Szalai et al., 2009). Assim, o fornecimento desse elemento como fertilizante pode ser uma alternativa para amenizar os efeitos da salinidade, visto que o metabolismo do enxofre exerce papel importante na resposta das plantas ao estresse, mantendo ou modulando processos fisiológicos e moleculares que promovem tolerância ao estresse salino (KHAN et al., 2014; NORTH; KOPRIVA, 2007; RAUSCH; WACHTER, 2005;).

Astolfi e Zuchi (2013), em estudos realizados com plantas de cevada sob condições de salinidade e adubação com enxofre, observaram que o estresse salino associado à deficiência de enxofre reduzia a eficiência fotossintética e os teores de clorofilas das plantas; porém, quando as plantas foram cultivadas com um fornecimento adequado de enxofre, os efeitos ocasionados pela salinidade foram anulados, sendo isso atribuído ao aumento nos teores de glutathione reduzida, que foi capaz de neutralizar a ação do excesso de ROS. Por outro lado, Nazar et al. (2014) atribuíram o aumento na síntese de glutathione reduzida como o principal fator na amenização dos efeitos do estresse salino, em plantas de mostarda submetidas a uma adubação suplementar com enxofre. De acordo com os autores, essa síntese é regulada pelo etileno, visto que, em condições normais, a suplementação com enxofre em excesso aumentou a produção de etileno e reduziu a síntese de glutathione reduzida, resultando em um estresse oxidativo e, conseqüentemente, redução na fotossíntese e crescimento das plantas. Já em condições de salinidade, a produção de etileno foi diminuída e a síntese de glutathione reduzida foi aumentada (NAZAR et al., 2014).

Também, em plantas de mostarda cultivadas em meio salino, foi observado que a suplementação com enxofre promoveu a manutenção da homeostase iônica, ocasionando redução nos teores dos íons sódio e cloreto na parte aérea das plantas (FATMA et al., 2014). Além disso, concomitantemente, o enxofre proporcionou maior atividade de enzimas antioxidantes (catalase e peroxidase do ascorbato) e redução nos teores de H₂O₂, mantendo, assim, o estado redox celular e favorecendo melhor desenvolvimento das plantas sob estresse salino. Em um estudo com plantas de mostarda adubadas com diferentes combinações de nitrogênio e enxofre e sob estresse salino, Siddiqui et al. (2012) observaram que as plantas dos tratamentos que continham os dois elementos apresentavam maior tolerância à salinidade, quando comparadas com aquela do tratamento que continha somente o nitrogênio, evidenciando assim a importância do papel do enxofre na tolerância das plantas ao estresse salino.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Condução do experimento

O experimento foi conduzido na casa de vegetação do Laboratório de Fisiologia Vegetal, do Departamento de Bioquímica e Biologia Molecular, da Universidade Federal Ceará (UFC), Fortaleza, Ceará. As sementes de alface (*Lactuca sativa* L.), cultivar Elba

(TopSeed Garden), foram semeadas em espuma fenólica umedecidas com água destilada. Aos cinco dias após a semeadura, as plântulas foram transferidas para bacias de plástico, contendo 8 L de solução nutritiva de Furlani a 50% (Tabela 1), onde permaneceram por 15 dias, correspondente ao período de berçário das plantas. Decorrido esse tempo, foi feita uma seleção das plantas mais uniformes e em seguida realizou-se a transferência destas para baldes plásticos contendo 3 L de solução nutritiva a 100%, sendo transferido uma planta por balde.

Tabela 1. Quantidade de fertilizantes para o preparo de 1 m³ de solução nutritiva para o cultivo hidropônico de alface (FURLANI, 1998).

Fertilizante	Quantidade g m ⁻³
Nitrato de cálcio	750
Nitrato de potássio	500
Fosfato monoamônico	150
Sulfato de magnésio	400
Sulfato de cobre	0,15
Sulfato de zinco	0,3
Sulfato de manganês	1,5
Ácido bórico	1,8
Molibdato de sódio	0,15
Fe-EDTA -13%	16

O delineamento experimental foi o inteiramente casualizado, sendo estudados os efeitos do estresse salino, composto por duas concentrações de NaCl na solução nutritiva (0 e 40 mM de NaCl) e o da adubação suplementar com enxofre (S), composta por três aplicações nas doses (0, 1,5 e 3,0 g L⁻¹), esquematizado em um arranjo fatorial 2 x 3, com quatro repetições de duas plantas cada. A adição de NaCl teve início quando as plantas foram transferidas para os baldes, o qual foi adicionado de forma parcelada para evitar choque osmótico, na base de 20 mM por dia, até atingir a concentração de 40 mM. Essa concentração foi escolhida porque resulta em uma CE de aproximadamente 6,0 dS m⁻¹, salinidade acima da limiar, a qual pode reduzir o crescimento das plantas em até 50% (AYERS; WESCOT, 1999). A adubação com enxofre foi realizada via foliar, com o produto comercial a base de enxofre (pó molhável constituído de 88% de enxofre), sendo realizadas três pulverizações em intervalos de seis dias entre as aplicações, com início após as plantas serem transferidas para

os baldes. Foram aplicados, aproximadamente, 20 mL da solução de enxofre por planta, diluindo-se em água cerca 1,7 e 3,4 g L⁻¹ do produto comercial para compor as doses de 1,5 e 3,0 g L⁻¹, respectivamente, sendo a aplicação realizada de uma única vez no final da tarde. As doses de enxofre foram definidas a partir de ensaios preliminares.

Todas as etapas de cultivo das plantas foram realizadas em casa de vegetação, sendo registrados valores médios de temperatura diurna e noturna e de umidade relativa do ar de 31,1 ± 0,9 °C, 25,4 ± 1,1 °C e 65,5%, respectivamente. A cada quatro dias foi feita a troca da solução nutritiva e o volume perdido por evapotranspiração foi repostado diariamente pela adição de água destilada. O pH da solução nutritiva nos baldes foi mantido próximo de 6,0, sendo ajustado diariamente com uma solução de NaOH a 1M.

2.2 Variáveis avaliadas

2.2.1 Trocas gasosas e análise do crescimento

As plantas foram coletadas após 20 dias do início dos tratamentos. No dia anterior à coleta, foram determinados os parâmetros de trocas gasosas [condutância estomática (g_s), fotossíntese líquida (A), transpiração (E) e concentração interna de CO₂ (C_i)]. As medidas foram feitas numa folha do terceiro par de folhas completamente expandidas, no período de 08:00-10:00 h da manhã, utilizando-se o analisador de gás no infravermelho portátil LI-6400-XT (LI-COR, Inc. Lincoln, NE, USA), em sistema aberto e uma fonte de luz com densidade de fluxo de fótons fotossintético saturante de 1.200 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Com base nos valores de A , E , C_i e C_a (concentração externa de CO₂), determinaram-se a eficiência instantânea de carboxilação das plantas (A/C_i), a eficiência instantânea do uso da água (A/E) e a relação C_i/C_a .

Após a coleta das plantas, estas foram divididas em parte aérea (caule e folhas) e raízes. Nessa ocasião, foi determinada a área foliar, utilizando-se o medidor de área foliar LI-3000 (LI-COR, Inc. Lincoln, NE, USA). O terceiro par de folhas foi pesado separadamente e, logo após, uma folha deste foi utilizada para a determinação do extravasamento de eletrólitos; a outra folha foi congelada em nitrogênio líquido e armazenada a -80 °C para utilização nas determinações de peroxidação de lipídeos e teores de H₂O₂. Em seguida, determinou-se a massa fresca da parte aérea e raízes, sendo o material vegetal, posteriormente, acondicionado em papel de alumínio, congelado em nitrogênio líquido e posto para secar em um liofilizador. Após a secagem, determinou-se a massa seca das raízes e da parte aérea, levando-se em conta

a massa do terceiro par de folhas retirado inicialmente. O material liofilizado de folhas foi triturado a pó e armazenado a 80 ° C até utilização nas demais análises.

2.2.2 Pigmentos fotossintéticos

Os teores das clorofilas *a*, *b*, *total* e carotenoides foram determinados a partir de três discos foliares coletados da uma folha do terceiro par de folhas completamente expandidas. Os discos foram colocados em tubos de ensaio, previamente revestidos com papel alumínio, e contendo 2,0 mL de uma solução de dimetilsulfóxido saturada com carbonato de cálcio. Em seguida, as amostras foram incubadas a 65 °C, em banho-maria, por 30 min. Após terem atingindo a temperatura ambiente, realizou-se a leitura dos extratos por espectrofotometria UV-visível nos comprimentos de onda de 665, 649 e 480 nm, sendo os teores dos pigmentos calculados de acordo com as fórmulas abaixo (WELLBURN, 1974) e os resultados expresso em $\mu\text{g g}^{-1}$ MS.

$$\text{Chl}_a = 12,47 A_{665} - 3,62 A_{649}$$

$$\text{Chl}_b = 25,06 A_{649} - 6,50 A_{665}$$

$$\text{Chl}_{\text{total}(a+b)} = 7,15 A_{665} + 18,71 A_{649}$$

$$\text{Carotenoides} = \frac{(1000 A_{480} - 1,29 \text{Chl}_a - 53,78 \text{Chl}_b)}{220}$$

2.2.3 Danos de membranas, peroxidação de lipídios e teores de H_2O_2

Os danos de membranas foram estimados pelo extravasamento de eletrólitos, o qual foi determinado através da incubação de 10 discos foliares, retirados de uma folha do terceiro par de folhas completamente expandidas (recém-coletada), em água desionizada, a 25 °C, por 6 h. Passado esse período, a condutividade elétrica inicial (CEi) do meio foi medida com o auxílio de um condutivímetro e, logo após, as amostras foram incubadas em banho-maria a 95 °C, por 30 min. Após alcançarem a temperatura ambiente novamente, a condutividade elétrica final (CEf) foi medida. Os danos de membranas (DM), expressos em percentagem, foram estimados através da seguinte equação: $\text{DM} = (\text{CEi}/\text{CEf}) \times 100$ (SINGH et al., 2007).

A peroxidação dos lipídios de membrana foi mensurada através do teste para substâncias reativas ao ácido tiobarbitúrico (TBARS, *thiobarbituric acid reactive substances*). O extrato foi obtido a partir da maceração de cerca de 250 mg do tecido fresco da folha com nitrogênio líquido, seguida por homogeneização do tecido macerado, a 4 °C, com 2,0 mL de ácido tricloroacético (TCA) a 5%. Em seguida, o homogenato foi centrifugado a $12.000 \times g$, por 20 min, a 4 °C, sendo o sobrenadante utilizado para determinação dos teores de TBARS. A reação ocorreu a partir da adição de 0,5 mL do extrato convenientemente diluído a 0,5 mL de uma solução de ácido tiobarbitúrico a 0,5%, preparada em TCA a 20%. A mistura foi incubada em banho-maria a 95 °C, por 30 min, e, após esse tempo, a reação foi interrompida por meio de resfriamento dos tubos em banho de gelo. Para quantificação dos teores de TBARS, das leituras de absorvância específica (532 nm) foram subtraídas as leituras de absorvância não-específica (600 nm), sendo utilizado o seu coeficiente de extinção molar ($\epsilon = 0,155 \text{ M}^{-1} \text{ cm}^{-1}$) (HEATH; PACKER, 1968). Cada extrato (repetição) foi dosado em duplicata, sendo os teores de TBARS expressos em $\mu\text{mol g}^{-1} \text{ MF}$.

O extrato utilizado para a quantificação dos teores de H_2O_2 foi obtido após maceração de 200 mg do tecido da folha do terceiro par de folhas completamente expandido, seguida por homogeneização do macerado, a 4 °C, com 2,0 mL de TCA a 5%. Em seguida, o homogeneizado foi centrifugado a $12.000 \times g$, por 15 min, e o sobrenadante, utilizado para análise. Os teores de H_2O_2 foram determinados através de leituras de absorvância em 390 nm, em decorrência da reação do H_2O_2 com o iodeto de potássio, baseando-se na curva padrão obtida a partir de soluções com concentrações crescentes de H_2O_2 (ALEXIEVIA et al., 2001). Cada extrato (repetição) foi dosado em duplicata, sendo os teores de H_2O_2 expressos em $\mu\text{mol H}_2\text{O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ MF}$.

2.2.4 Carboidratos solúveis totais, redutores e não redutores

Para extração dos carboidratos solúveis, em tubos de ensaios contendo cerca de 50 mg do pó liofilizado de tecido da parte aérea (folhas), foram adicionados 2,5 mL de etanol a 80%, sendo a mistura homogeneizada, e os tubos deixados em banho-maria, a 75 °C, durante 1 h, com agitações a cada 15 min. Decorrido esse tempo, o homogenato foi centrifugado a $3.000 \times g$, por 15 min, à temperatura ambiente (25 °C), sendo o sobrenadante coletado. A extração foi repetida mais duas vezes, partindo-se do precipitado remanescente, nas mesmas condições descritas, com exceção do tempo de extração, que foi reduzido para 30 min. Todos

os sobrenadantes coletados foram reunidos em um balão volumétrico e tiveram seu volume completado para 10 mL com etanol a 80%, sendo esse sobrenadante final (extrato) armazenado a -25 °C até sua utilização.

Os carboidratos solúveis foram determinados de acordo com Dubois et al. (1956). Em uma alíquota de 0,2 mL do extrato, convenientemente diluído com etanol a 80%, foram adicionados 0,2 mL de fenol a 5% e 1,0 mL de ácido sulfúrico concentrado. A mistura foi agitada vigorosamente e deixada em repouso para seu resfriamento. Em seguida, as amostras foram submetidas à quantificação dos carboidratos solúveis, por meio de leituras de absorvância em 490 nm, utilizando-se como branco uma mistura contendo 0,2 mL de etanol a 80% (em substituição ao extrato), 0,2 mL de fenol a 5% e 1,0 mL de ácido sulfúrico concentrado. A curva padrão foi obtida utilizando-se concentrações crescentes de D(+) glicose anidra. Cada extrato (repetição) foi dosado em duplicata, sendo os teores de carboidratos solúveis expressos em $\mu\text{mol g}^{-1}$ MS.

Os carboidratos redutores foram determinados de acordo com Nelson (1944), como descrito por Hodge e Hofreiter (1962). Em tubos de ensaio, contendo 0,5 mL do extrato anteriormente descrito, convenientemente diluído, foram adicionados 0,5 mL do reativo Nelson AB, formado pela mistura da solução de Nelson A [carbonato de sódio anidro a 2,5% (p/v), tartarato de sódio e potássio a 2,5% (p/v), bicarbonato de sódio a 2,0% (p/v) e sulfato de sódio anidro a 20% (p/v), em água desionizada] com a solução de Nelson B (7,5 g de sulfato de cobre pentahidratado, em 50 mL de água desionizada adicionada de uma gota de ácido sulfúrico concentrado), na proporção de 4:1 (v/v). Em seguida, os tubos foram agitados e mantidos em banho-maria a 95 °C, durante 20 min. Após esse tempo, os tubos foram resfriados em banho de gelo, sendo adicionado em cada um deles 0,5 mL da solução arsenitomolíbica [molibdato de amônio tetraidratado a 5% (p/v), ácido sulfúrico concentrado a 4,2% (v/v) e arsenito de sódio heptaidratado a 0,6% (p/v) em água desionizada], sendo os tubos agitados vigorosamente por aproximadamente 2 min. Em seguida, foram adicionados aos tubos de ensaio 3,5 mL de água desionizada, sendo os mesmos agitados novamente. A quantificação dos carboidratos redutores foi realizada por meio de leituras de absorvância em 540 nm, utilizando-se o branco com etanol a 80% ao invés do extrato e os demais componentes do meio de reação. Foi utilizada uma solução de D(+) glicose anidra como padrão. Cada extrato (repetição) foi dosado em duplicata, sendo os teores de carboidratos redutores expressos em $\mu\text{mol g}^{-1}$ MS.

Os carboidratos não redutores foram determinados pela diferença entre os carboidratos solúveis totais e os redutores e os resultados expressos $\mu\text{mol g}^{-1}$ MS.

2.2.5 N-aminossolúveis

Os N-aminossolúveis foram determinados de acordo com o método de Yemm, Cocking e Ricketts (1955), utilizando-se o mesmo extrato preparado para carboidratos solúveis. Em tubos de ensaio, foram adicionados 0,5 mL do extrato, convenientemente diluído, 0,25 mL de tampão citrato a 0,2 M (pH 5,0), 0,5 mL de cianeto de potássio a 0,2 mM, em metilcelosolve ($\text{C}_3\text{H}_8\text{O}_2$) a 100%, e 0,1 mL de ninhidrina a 5%, em metilcelosolve a 100%. Em seguida, os tubos foram fechados, agitados vigorosamente e mantidos em banho-maria, a 95 °C, durante 20 min. A reação foi interrompida abruptamente colocando-se os tubos em banho de gelo e, após resfriamento, foram adicionados 0,65 mL de etanol a 60%. Os teores de N-aminossolúveis foram estimados através de leituras de absorbância em 570 nm, tomando-se como branco uma mistura de todos os constituintes do meio de reação, exceto o extrato, o qual foi substituído por igual volume de etanol a 80%. A curva padrão foi ajustada a partir de concentrações crescentes de glicina. Cada extrato (repetição) foi dosado em duplicata, sendo os teores de N-aminossolúveis expressos em $\mu\text{mol g}^{-1}$ MS.

2.2.6 Enzimas antioxidantes e proteínas solúveis

Os extratos para a determinação da atividade das enzimas SOD, CAT, GPX e APX foram obtidos a partir da maceração e homogeneização, em almofariz a 4 °C, de 300 mg do pó liofilizado de folhas com 10 mL de solução-tampão fosfato de potássio a 100 mM, pH 7,0, contendo EDTA a 0,1 mM. Para a extração da APX, a solução-tampão conteve, adicionalmente, ascorbato a 2 mM (ASADA, 1962). Posteriormente, o homogeneizado foi centrifugado a $12.000 \times g$, a 4 °C, durante 15 min, e o sobrenadante resultante foi coletado e armazenados em ultrafreezer a -80 °C até o momento das análises.

A atividade da dismutase do superóxido (SOD; EC 1.15.1.1)) foi determinada medindo-se sua capacidade de inibir a fotorredução do azul de nitrotetrazólio (NBT), como descrito por Giannopolitis e Ries (1977). O meio de reação constou de tampão fosfato de potássio a 50 mM (pH 7,8), EDTA a 1 μM , metionina a 13 mM, NBT a 75 μM , riboflavina a 2 μM e 50 μl do extrato, convenientemente diluído com o tampão de extração. A reação foi

conduzida a 25 °C em uma câmara de reação revestida internamente com papel de alumínio e iluminada com duas lâmpadas fluorescentes de 20 W, por 15 min. Definiu-se uma unidade de atividade enzimática (UA) como sendo a quantidade de enzima necessária para inibir 50% da fotorredução do NBT no intervalo de tempo de 15 min. A produção do azul de formazana, resultante da fotorredução do NBT, foi determinada por leituras de absorbância em 560 nm (BEAUCHAMP; FRICOVICH, 1971). Cada extrato (repetição) foi dosado em duplicata, sendo os resultados expressos em UA mg⁻¹ proteína.

A atividade da catalase (CAT; CE 1.11.1.6) foi determinada pelo método descrito por Havir e McHale (1987), sendo o meio de reação constituído por tampão fosfato de potássio a 100 mM, pH 7,0, contendo EDTA a 0,1 mM, acrescido de H₂O₂ a 0,5 M e do extrato convenientemente diluído. A atividade enzimática foi determinada pelo decréscimo da absorbância em 240 nm, ocasionado pelo consumo de H₂O₂, durante 2 minutos, com leituras sucessivas em intervalos de 30 segundos, e usando seu coeficiente de extinção molar ($\epsilon = 36 \text{ M}^{-1} \text{ cm}^{-1}$). Cada extrato (repetição) foi dosado em duplicata, sendo os resultados expressos em mmol H₂O₂ min⁻¹ mg⁻¹ proteína.

A atividade da pexoxidase do ascorbato (APX; EC 1.11.1.1) foi determinada conforme Nakano e Asada (1981), sendo a mistura de reação constituída por ascorbato a 15 mM, H₂O₂ a 30 mM, tampão fosfato de potássio a 50 mM, pH 6,0 e extrato enzimático, convenientemente diluído. A atividade da APX foi determinada mediante o decréscimo da absorbância em 290 nm, devido à oxidação do ascorbato, durante 2 minutos, com leituras sucessivas em intervalos de 30 segundos, levando-se em consideração seu coeficiente de extinção molar ($\epsilon = 2,8 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$) e a estequiometria da reação de dois moles de ascorbato para um mol de H₂O₂. Cada extrato (repetição) foi dosado em duplicata, sendo os resultados expressos em $\mu\text{mol H}_2\text{O}_2 \text{ min}^{-1} \text{ mg}^{-1}$ proteína.

A atividade da peroxidase do guaiacol (GPX; EC 1.11.1.7) foi determinada pelo método descrito por Kar e Mishra (1976), sendo o meio de reação constituído do extrato convenientemente diluído, tampão fosfato de potássio a 100 mM, pH 7,0, guaiacol a 0,02 M e H₂O₂ a 60 mM. A atividade da GPX foi determinada pelo acompanhamento do aumento da absorbância em 420 nm, devido à formação do tetraguaiacol, durante 2 minutos, com leituras sucessivas em intervalos de 30 segundos, levando-se em consideração o coeficiente de extinção molar do tetraguaiacol ($\epsilon = 26,6 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$) e a estequiometria da reação (cada mol de tetraguaiacol envolve o consumo de quatro moles de H₂O₂). Cada extrato (repetição) foi dosado em duplicata, sendo os resultados expressos em $\mu\text{mol H}_2\text{O}_2 \text{ min}^{-1} \text{ mg}^{-1}$ proteína.

A concentração de proteína solúvel utilizada para o cálculo da atividade enzimática foi determinada de acordo com o método desenvolvido por Bradford (1976). Utilizou-se uma alíquota de 50 μL do extrato (mesmo das enzimas antioxidantes), convenientemente diluído com o tampão de extração, na qual foi adicionado 1 mL do reagente composto de Coomassie Brilliant Blue G- 250 (Sigma Chemical Company). A reação foi conduzida à temperatura ambiente, por 15 min. As proteínas solúveis foram estimadas pela medida de absorvância a 595 nm, utilizando-se como branco a água desionizada. Os resultados foram calculados através de uma curva de calibração utilizando-se como padrão a albumina sérica bovina (BSA). Cada extrato (repetição) foi dosado em duplicata, sendo os teores expressos em mg g^{-1} MS.

2.2.7 Teores de ascorbato e glutatona e estado redox

Os extratos para determinação dos teores de ascorbato e a glutatona foram obtidos a partir da pulverização de 300 mg do tecido fresco das folhas com nitrogênio líquido, seguida pela homogeneização com (TCA) a 5% (m/v), a 4 °C. Sendo as amostras centrifugadas em seguida a $12.000 \times g$, por 15 min, e o sobrenadante utilizado para análise.

Para a determinação do ascorbato reduzido (ASC), o meio de reação foi constituído de 100 μL de extrato, 300 μL de solução-tampão fosfato de potássio a 200 mM, pH 7,4, 200 μL de água destilada, 400 μL de TCA a 10%, 400 μL de H_2PO_4 a 42%, 400 μL de bipyridil a 4%, em etanol a 70%, e 200 μL de FeCl_3 a 3%. A mistura foi agitada e mantida em banho-maria a 42 °C, por 40 min, seguida de banho de gelo para interromper a reação.

Para a determinação do ascorbato total [ASC + ascorbato oxidado (DHA), o DHA presente no extrato foi inicialmente reduzido a ASC devido à presença de ditioneitol (DTT)] a 300 μL de extrato adicionaram-se 100 μL de DTT a 10 mM (em solução-tampão fosfato de potássio a 200 mM, pH 7,4), 100 μL de solução-tampão fosfato de potássio a 200 mM, pH 7,4, sendo a mistura agitada e mantida em banho-maria a 42 °C por 15 min. Em seguida, adicionaram-se 100 μL de N-etilmaleiamida a 0,5% e aguardou-se o tempo de 2 min para então acrescentar os demais reagentes: 400 μL de TCA a 10%, 400 μL de H_2PO_4 a 42%, 400 μL de bipyridil a 4%, em etanol a 70% e 200 μL de FeCl_3 a 3%. A mistura foi agitada e mantida em banho-maria a 42 °C, por 40 min, seguida de banho de gelo para interromper a reação.

A determinação dos teores de ASC e ascorbato total foi feita através de leituras de absorvância em 525 nm, em decorrência da formação de um complexo entre o biperidil e o íon Fe^{2+} , sendo esse último resultante da redução do Fe^{3+} pelo ascorbato presente no meio de reação (LAW; CHARLES; HALLIWELL, 1983). Nas duas determinações, utilizou-se como padrão uma curva obtida a partir de soluções com concentrações crescentes de ácido L-ascórbico.

Os teores de DHA foram obtidos pela diferença entre os de ascorbato total e os de ASC. O estado redox do ascorbato foi determinado pela razão entre o ASC e o ascorbato total. Cada extrato (repetição) foi dosado em duplicata, sendo os teores de ASC, DHA e ascorbato total expressos em $\mu\text{mol g}^{-1}$ MF.

Para a determinação da glutathiona reduzida (GSH), o meio de reação foi constituído de 150 μL de extrato, 700 μL de solução-tampão fosfato de sódio a 150 mM, pH 7,4, e 150 μL de solução-tampão fosfato de sódio a 100 mM, pH 6,8, contendo ácido DTNB (5,5-ditiobis-(2-nitrobenzóico) a 6 mM. A mistura foi agitada e mantida em banho-maria a 30 °C, por 10 min, seguido de banho de gelo para interromper a reação.

Para a determinação dos teores de glutathiona total [GSH + glutathiona oxidada (GSSG); a GSSG presente no extrato foi inicialmente reduzida a GSH pela ação da enzima redutase da glutathiona (GR)], adicionaram-se 150 μL do extrato a uma mistura de reação composta de 200 μL de solução-tampão fosfato de sódio a 150 mM, pH 7,4 contendo uma unidade da enzima GR. A mistura foi agitada e mantida em banho-maria a 30 °C por 10 min. Em seguida, adicionaram-se 500 μL de NADPH a 150 μM e manteve-se a mistura de reação em banho-maria a 30 °C por 10 min. Finalmente, acrescentou-se 150 μL de solução-tampão fosfato de sódio a 200 mM, pH 6,8, contendo DTNB a 6 mM, sendo os tubos de ensaio agitados e deixados em banho-maria a 30 °C, por 10 min, seguido de banho de gelo para interromper a reação.

Os teores de GSH e glutathiona total foram determinados através de leituras de absorvância em 412 nm, resultantes da reação da GSH com o DTNB, e usando-se o coeficiente de extinção molar para o TNB ($\epsilon = 0,1415 \text{ M}^{-1} \text{ cm}^{-1}$), que é produto dessa reação (GRIFFITH, 1980).

Os teores de GSSG foram determinados pela diferença entre os de glutathiona total e GSH e o estado redox da glutathiona foi expresso pela razão entre GSH e a glutathiona total. Cada extrato (repetição) foi dosado em duplicata, sendo os teores de GSH, GSSG e glutathiona total expressos em nanomol g^{-1} MF.

2.2.8 *Minerais*

2.2.8.1 Manganês, ferro, zinco, magnésio, cálcio, cobre, fósforo e enxofre

As amostras foram digeridas por via úmida, em bloco digestor a 200 °C. Nos tubos de digestão, foram adicionados cerca de 0,5 g do pó seco (liofilizado) das folhas e 8,0 mL da mistura de ácido nítrico (HNO₃) a 65% com ácido perclórico (HClO₄) a 72%, na proporção 3:1 (v/v). Os tubos com a amostra e a mistura ácida foram mantidos à temperatura ambiente por 3 horas, e em seguida foram colocados em um bloco digestor, cuja temperatura foi aumentada gradativamente até 200 °C, permanecendo então por um período de 4 horas até cessar a liberação de fumaça branca. Após os tubos esfriarem, os extratos foram transferidos para balões volumétricos, sendo os volumes aferidos para 50 mL com água desionizada (SILVA, 2009).

Os teores de manganês (Mn), ferro (Fe), zinco (Zn), magnésio (Mg), cálcio (Ca) e cobre (Cu) foram determinados pela leitura em espectrofotômetro de absorção atômica. Cada extrato (repetição) foi dosado uma única vez, sendo os teores de Mn, Fe, Zn e Cu expressos em mg kg⁻¹ MS. Já os teores de Mg e Ca foram expressos em mg g⁻¹ MS (SILVA, 2009).

Para a determinação de fósforo (P), em erlenmeyers adicionaram-se 5 mL de extrato, convenientemente diluído, 10 mL da solução diluída de molibdato de amônio e uma pitada de ácido ascórbico. Após agitação vigorosa, os erlenmeyers permaneceram em repouso por 30 minutos. Os teores de fósforo (P) foram determinados através de leituras de absorbância em 660 nm, pelo método azul de molibdênio, tendo como base uma curva padrão ajustada a partir de soluções com concentrações crescentes de KH₂PO₄. Cada extrato (repetição) foi dosado em duplicata, sendo os resultados expressos em mg g⁻¹ MS (SILVA, 2009).

Para a determinação de enxofre (S), em tubos de ensaio adicionaram-se 10 mL extrato, convenientemente diluído, 1 mL de HCl 6,0 N contendo S a 20 mg L⁻¹ e 500 mg de cloreto de bário. Após agitação vigorosa, os tubos permaneceram em repouso por 1 minuto. Os teores de enxofre (S) foram determinados através de leituras de absorbância em 420 nm, pelo método de turbidimetria com cloreto de bário (BaCl₂), baseando-se na curva padrão obtida a partir de soluções com concentrações crescentes de K₂SO₄. Cada extrato (repetição) foi dosado em duplicata, sendo os resultados expressos em mg g⁻¹ MS (SILVA, 2009).

2.2.8.2 Potássio, sódio e cloreto

O extrato utilizado para a determinação dos teores dos íons potássio (K^+), sódio (Na^+) e cloreto (Cl^-) foi preparado através da adição de água desionizada a 20 mg do pó das folhas em tubos de ensaio, realizando-se a incubação deles em banho-maria a 45 °C por 1 h, com agitações a cada 15 min. Posteriormente, as amostras foram centrifugadas a $5.000 \times g$, por 15 min, e o sobrenadante filtrado em papel de filtro (CATALDO et al., 1975). Os teores de K^+ e Na^+ foram quantificados por espectrofotometria de chama (Fotômetro de Chama Digimed) (MALAVOLTA; VITTI; OLIVEIRA, 1989). Cada extrato (repetição) foi dosado em duplicata, sendo os resultados expressos em $mg\ g^{-1}\ MS$.

Para a determinação de Cl^- , em tubos de ensaio adicionaram-se 1,0 mL de extrato, convenientemente diluído e 0,5 mL da mistura formada por tiocianato de mercúrio [$Hg(SCN)_2$] a 13,2 mM, em metanol absoluto, e nitrato férrico [$Fe(NO_3)_3 \cdot 9H_2O$] a 20,2%, em água desionizada, na proporção de 4:1. Após agitação vigorosa, os tubos permaneceram em repouso por 15 min. Os teores de Cl^- foram determinados através de leituras de absorvância em 460 nm, baseando-se na curva padrão obtida a partir de soluções com concentrações crescentes de NaCl (GAINES; PARKER; GASCHO, 1984). Cada extrato (repetição) foi dosado em duplicata, sendo os resultados expressos em $mg\ g^{-1}\ MS$.

2.2.8.3 Nitrogênio

Para quantificação do N, as amostras foram digeridas por via úmida, em bloco digestor a 350 °C. Nos tubos de digestão, foram adicionados cerca de 50 mg do pó seco das folhas e 1,11 g da mistura catalisadora [sulfato de potássio (K_2SO_4), sulfato de zinco ($CuSO_4 \cdot 5H_2O$) e selênio em pó (Se), na proporção 1:0,1:0,01 (p/p)], juntamente com 2,0 mL de ácido sulfúrico (H_2SO_4) concentrado. Posteriormente, os tubos foram colocados em um bloco digestor, sendo a temperatura aumentada gradativamente até 350 °C, permanecendo o tempo necessário para ocorrer a mineralização da amostra (5 horas). Após os tubos esfriarem, os extratos foram transferidos para balões volumétricos, sendo o volume aferido para 25 mL. Os teores de N foram determinados através de leituras de absorvância em 650 nm, baseando-se na curva padrão obtida a partir de soluções com concentrações crescentes de $(NH_4)_2SO_4$ (BAETHGEN; ALLEY, 1989). Cada extrato (repetição) foi dosado em duplicata, sendo os resultados expressos em $mg\ g^{-1}\ MS$.

2.2.9 Análise estatística

Os dados obtidos foram submetidos à análise de variância e as médias dos dados comparadas pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade, com o auxílio do programa estatístico Sistema para Análise de Variância - SISVAR.

3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1 Análise de crescimento

Realizada a análise de variância para os dados de crescimento, observou-se interação significativa entre os tratamentos salinidade e adubação suplementar com enxofre para as variáveis massa fresca e seca da parte aérea e área foliar (Tabela 2). As massas fresca e seca das raízes foram afetadas significativamente pela suplementação com enxofre (Tabela 2).

Tabela 2. Resumo da análise de variância dos dados de massa fresca da parte aérea (MFPA), massa fresca das raízes (MFR), massa seca da parte aérea (MSPA), massa seca das raízes (MSR) e áreas foliar (AF) de plantas de alface hidropônica cultivadas na presença ou ausência de NaCl a 40 mM e adubação suplementar com enxofre.

Causa da variação	GL	Quadrados médios				
		MFPA	MFR	MSPA	MSR	AF
Salinidade (Sal)	1	1176,00**	1,58 ^{ns}	7,470**	0,004 ^{ns}	143298.760**
Enxofre (Enx)	2	485,29**	4,26*	3,149**	0,012*	145240.11**
Sal x Enx	2	133,625*	0,88 ^{ns}	0,847*	0,002 ^{ns}	58963.56*
Erro	18	32,22	0,76	0,208	0,002	12502.03
CV (%)		11,26	20,32	11,35	20,30	10,02

^{ns}, *, **: não significativo; significativo a 5% e significativo a 1%, respectivamente, pelo teste F.

A adubação suplementar com enxofre influenciou significativamente o crescimento da parte aérea das plantas, tanto para a condição controle (0 mM de NaCl) quanto para a de estresse (40 mM de NaCl), havendo alterações nas massas fresca e seca da parte aérea e na área foliar (Figura 1). Na ausência de NaCl, a adubação suplementar com enxofre na dose de 1,5 g L⁻¹ promoveu um aumento de 29,3% nas massas fresca e seca da parte aérea, e de 24,5% na área foliar, ocorrendo um decréscimo com o aumento da dose para

3,0 g L⁻¹; na presença de NaCl, os maiores valores também foram obtidos com a suplementação de enxofre na dose de 1,5 g L⁻¹, havendo um aumento de 34,0% nas massas fresca e seca da parte aérea e de 24,4% na área foliar, sendo que estes não diferiram dos obtidos com a suplementação de enxofre na dose de 3,0 g L⁻¹ (Figura 1A, B e C).

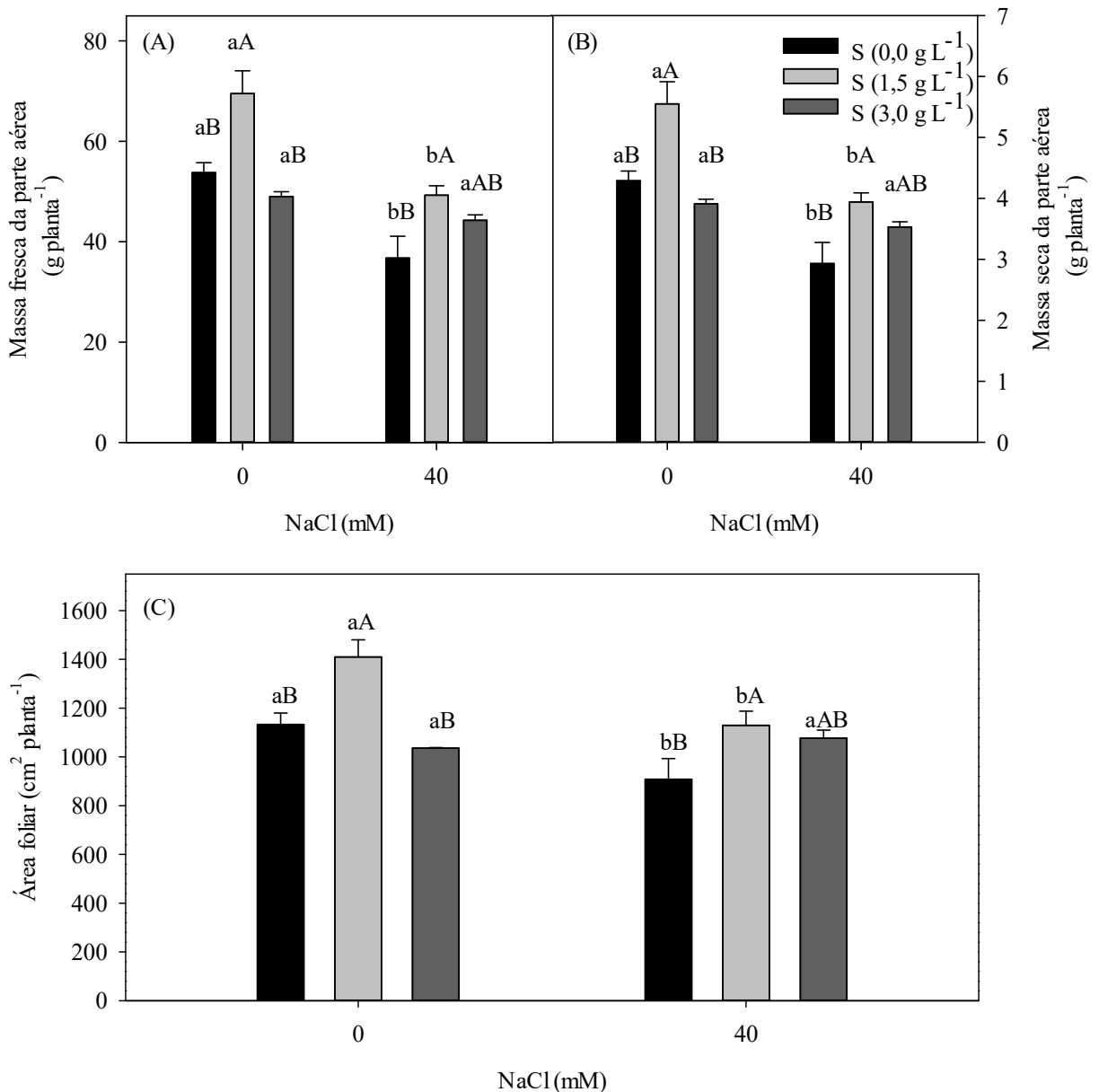


Figura 1. Massas fresca (A) e seca (B) da parte aérea e área foliar (C) de plantas de alface cultivadas sob condições hidropônicas, na ausência ou presença de NaCl a 40 mM e adubadas com enxofre suplementar nas doses de 0,0; 1,5 e 3,0 g L⁻¹. Médias seguidas por letras minúsculas diferentes, em uma mesma dose de enxofre, ou por letras maiúsculas diferentes, em um mesmo nível de salinidade, diferem significativamente entre si mediante o teste de Tukey a 5% de probabilidade. As barras representam o erro padrão.

O crescimento das raízes foi influenciado somente pela adubação suplementar com enxofre, em que as plantas que receberam a aplicação da dose 1,5 g L⁻¹ foram as que apresentaram maiores massas fresca e seca das raízes, verificando-se um aumento de 41% em relação às plantas controle (Figura 2A e B).

Os resultados do presente trabalho corroboram os obtidos por Nazar et al. (2014) e Fatma et al. (2014), ao avaliarem o efeito da suplementação com enxofre no crescimento de plantas de mostarda. Esses autores verificaram que em condição salina o enxofre suplementar promoveu um maior crescimento das plantas, sendo capaz de reverter a redução ocasionada pela salinidade, e isso foi atribuído a uma maior síntese de glutathiona reduzida e melhor homeostase iônica. A redução da biomassa das plantas sob condições de estresse salino ocorre devido ao comprometimento de diversos processos bastantes conhecidos como a síntese de proteínas, a absorção de água e nutrientes, a abertura estomática e a fotossíntese (ACOSTA-MOTOS et al., 2017).

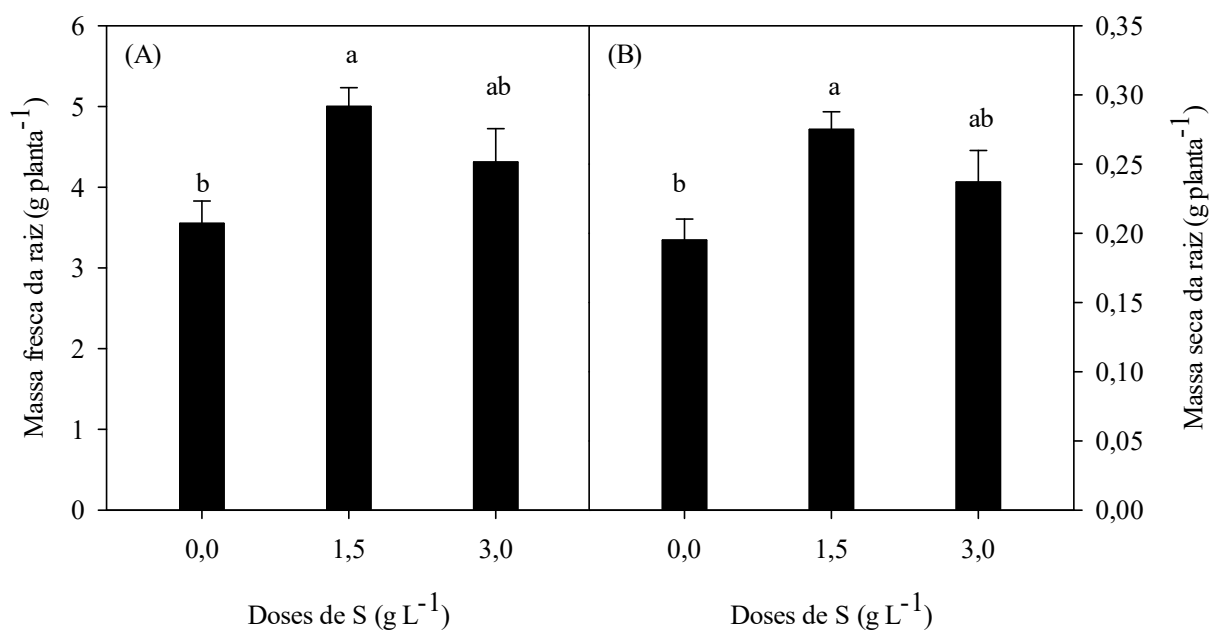


Figura 2. Massas frescas (A) e seca (B) das raízes de plantas de alface cultivadas sob condições hidropônicas, na ausência ou presença de NaCl a 40 mM e adubadas com enxofre suplementar nas doses de 0,0; 1,5 e 3,0 g L⁻¹. Médias seguidas por letras minúsculas diferentes, diferem significativamente entre si mediante ao teste de Tukey a 5% de probabilidade. As barras representam o erro padrão.

3.2 Trocas gasosas e pigmentos fotossintéticos

A análise de variância dos dados mostrou que houve interação significativa entre os dois fatores estudados para as seguintes variáveis: fotossíntese líquida, condutância estomática, transpiração e eficiência instantânea de carboxilação (Tabela 3). Por outro lado, a eficiência instantânea do uso da água foi influenciada somente pela salinidade. Além disso, pode-se observar que a relação entre a concentração interna e externa de CO₂ foi influenciada somente pela adubação suplementar com enxofre (Tabela 3).

Tabela 3. Resumo das análises de variância dos dados de fotossíntese líquida (*A*), condutância estomática (*g_s*), relação entre a concentração interna (*C_i*) e externa (*C_a*) de CO₂ (*C_i/C_a*), transpiração (*E*), eficiência de carboxilação (*A/C_i*) e eficiência instantânea do uso da água (*A/E*) de plantas de alface hidropônica, cultivadas na presença ou ausência de NaCl a 40 mM e adubação suplementar com enxofre¹.

Causa da variação	GL	Quadrados médios					
		<i>A</i>	<i>g_s</i>	<i>C_i/C_a</i>	<i>E</i>	<i>A/C_i</i>	<i>A/E</i>
Salinidade	1	3,11 ^{ns}	0,017 ^{ns}	0,007 ^{ns}	23,48**	0,000022 ^{ns}	1,043**
Enxofre	2	14,12**	0,022*	0,008*	2,60 ^{ns}	0,000061*	0,201 ^{ns}
Sal x Enx	2	20,10**	0,037**	0,003 ^{ns}	19,70**	0,000151**	0,042 ^{ns}
Erro	18	1,25	0,006	0,001	2,00	0,000017	0,060
CV (%)		11,58	28,01	5,65	17,08	12,63	20,29

¹: ns, *, **: não significativo; significativo a 5% e significativo a 1%, respectivamente, pelo teste F.

Em relação às plantas sob condições controle, o estresse salino reduziu em 58% a condutância estomática das plantas de alface na ausência de adubação suplementar com enxofre (Figura 3A). A suplementação com enxofre promoveu respostas diferenciadas nas condições controle e de estresse. No controle, as plantas apresentaram maior condutância quando se aplicou o enxofre na dose de 1,5 g L⁻¹; já nas plantas sob estresse, a aplicação de enxofre, independentemente da dose, proporcionou aumento na abertura estomática das plantas, revertendo o efeito ocasionado pelo estresse salino (Figura 3A). A fotossíntese líquida também foi reduzida em função do estresse salino na ausência de enxofre, porém, a redução não foi tão intensa quanto a observada na condutância estomática, sendo de apenas 18% (Figura 3B). Nas condições controle, as plantas tratadas com enxofre na dose de 1,5 g L⁻¹ foram as que apresentaram maiores taxas fotossintéticas. Já nas condições salinas, o

tratamento com enxofre proporcionou um aumento significativo na fotossíntese líquida em ambas as doses aplicadas (Figura 3B).

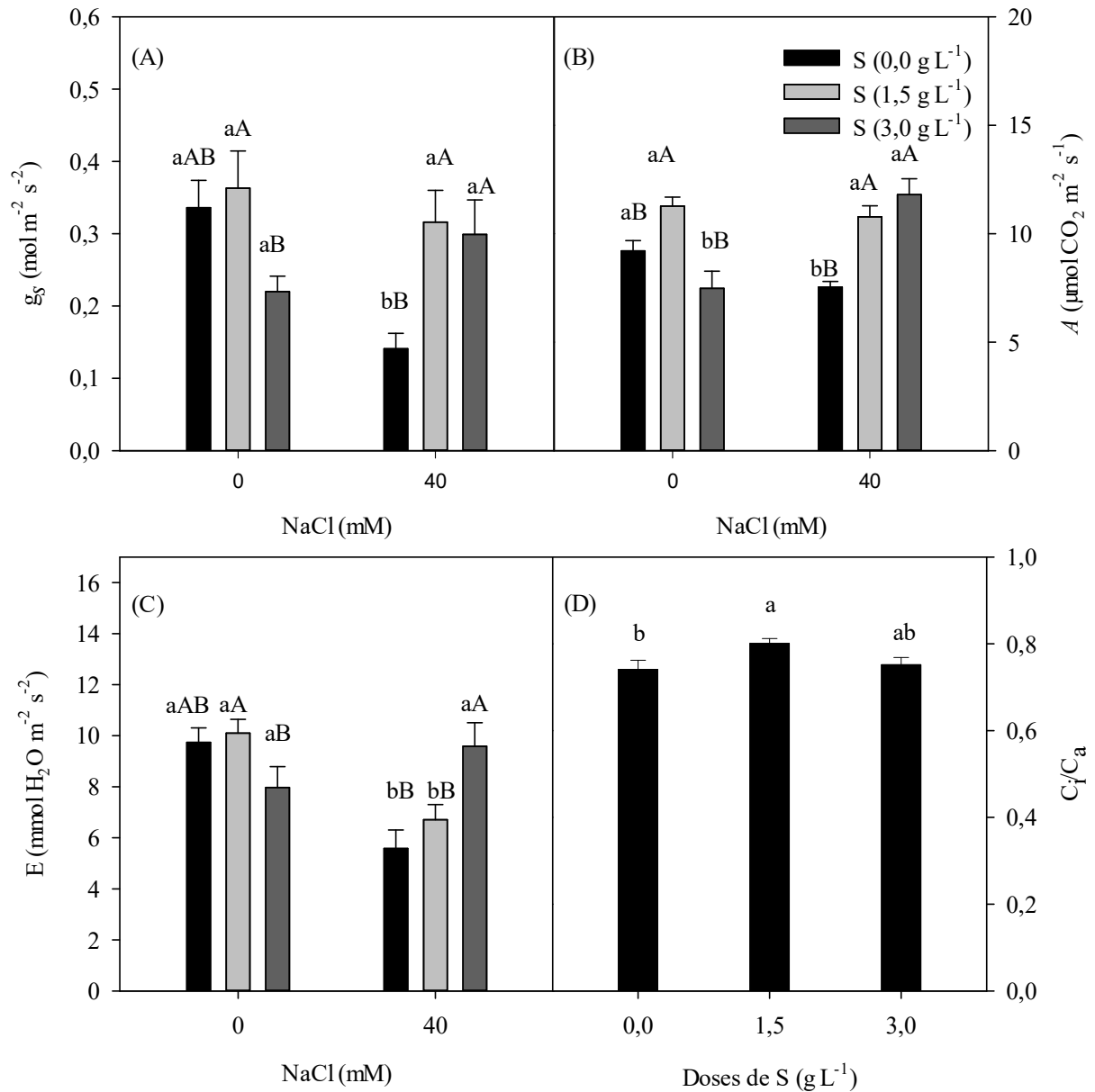


Figura 3. Condutância estomática (g_s ; A), fotossíntese líquida (A ; B), transpiração (E ; C) e relação entre as concentrações interna e externa de CO₂ (C_i/C_a ; D) de plantas de alface cultivadas sob condições hidropônicas, na ausência ou presença de NaCl a 40 mM e adubadas com enxofre suplementar nas doses de 0,0; 1,5 e 3,0 g L⁻¹. Para o gráfico com interação dos tratamentos, as médias seguidas por letras minúsculas diferentes, em uma mesma dose de enxofre, ou por letras maiúsculas diferentes, em um mesmo nível de salinidade, diferem significativamente entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. Para o gráfico sem interação, as médias seguidas por letras minúsculas diferentes, diferem significativamente entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. As barras representam o erro padrão.

Os resultados para transpiração assemelharam-se aos obtidos para a condutância estomática e fotossíntese líquida, sendo que nas condições salinas o tratamento com enxofre suplementar na dose de 3,0 g L⁻¹ foi o que apresentou maior valor para esta variável (Figura 3C). A relação entre a concentração interna e externa de CO₂ foi influenciada somente pelo tratamento com enxofre, no qual os valores mais elevados foram obtidos para as plantas tratadas com esse elemento na dose 1,5 g L⁻¹, os quais na diferiram daqueles na maior dose empregada (Figura 3D).

Plantas de mostarda crescidas em ambiente salino sob suplementação com enxofre, também tiveram a sua taxa fotossintética e abertura estomática afetadas pela salinidade, porém a suplementação com enxofre foi capaz de amenizar esses danos, promovendo um aumento para essas duas variáveis (FATMA et al., 2014). O estresse salino promove uma redução na abertura estomática, na transpiração e na assimilação de CO₂, resultando em uma diminuição na fotossíntese (ACOSTA-MOTOS *et al.*, 2017). Além disso, ocasiona um acúmulo de íons tóxicos no citosol, o que prejudica a maquinaria fotossintética o que impede a planta utilizar a luz absorvida e faz com que ocorra a formação de espécies reativas de oxigênio, as quais são altamente reativas e que alteram o metabolismo celular, devido aos danos causados nas estruturas das membranas celulares (HOSSAIN; DIETZ, 2016; WANG et al., 2017; YOU; CHAN, 2015). Entre os processos que são comprometidos pela salinidade, a fotossíntese é o que mais se destaca, sendo considerada para diversas espécies de plantas como um marcador de tolerância a estresses abióticos (HANIN et al., 2016; SUO et al., 2017).

Para a eficiência de carboxilação, pode-se verificar que não houve diferença entre as condições de salinidade às quais as plantas foram submetidas e que o tratamento com enxofre só demonstrou influência sobre as plantas em condições de estresse salino, com estas tornando-se mais eficientes na fixação de CO₂ quando submetidas à suplementação com esse elemento, independentemente da dose utilizada (Figura 4A). Já a eficiência instantânea do uso da água das plantas foi influenciada somente pelo estresse salino, havendo um aumento de 41,4% para esta variável em função da salinidade (Figura 4B). O aumento da eficiência do uso da água em função do estresse salino pode ser uma consequência da redução da abertura estomática, pois com o fechamento dos estômatos, a planta evita a perda de água por transpiração (CAMPOS et al., 2014; CHAVES; FLEXAS; PINHEIRO, 2009). Os resultados do presente estudo concordam, em parte, com os obtidos por Fatma et al. (2014), que também verificaram um aumento na eficiência do uso da água em plantas de mostarda quando

cultivadas sob condições salinas na ausência de enxofre, por outro lado, quando suplementadas com esse elemento, as plantas tiveram a sua eficiência do uso da água reduzida, fato não observado aqui em plantas de alface.

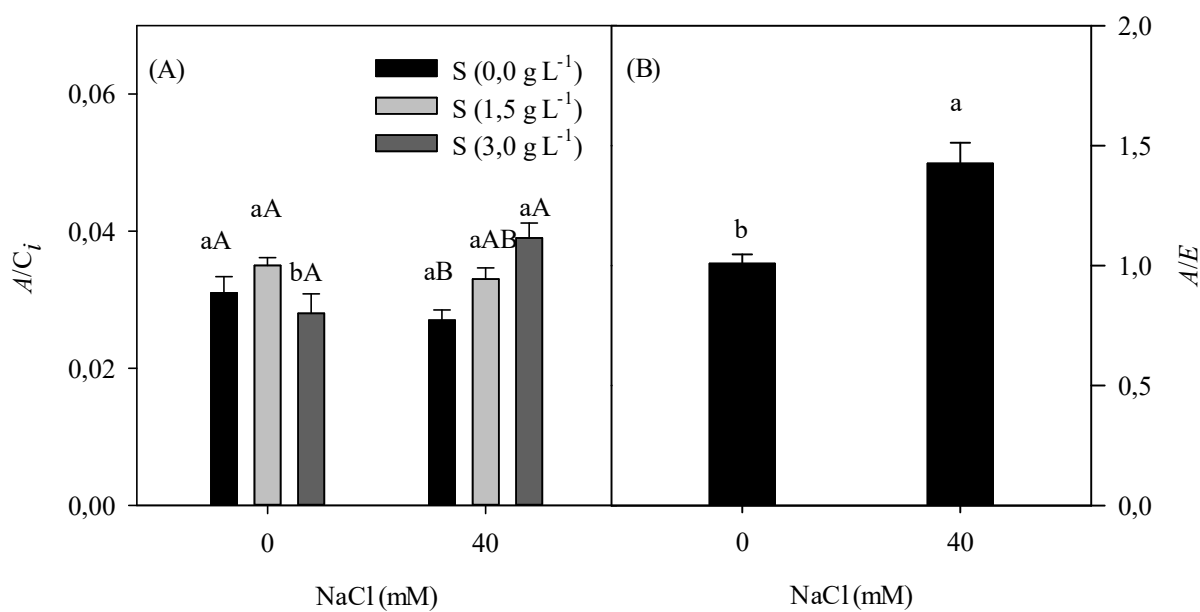


Figura 4. Eficiência de carboxilação (A/C_i ; A) e eficiência instantânea do uso da água (A/E ; B) de plantas de alface cultivadas sob condições hidropônicas, na ausência ou presença de NaCl a 40 mM e adubadas com enxofre suplementar nas doses de 0,0; 1,5 e 3,0 g L⁻¹. Para o gráfico com interação dos tratamentos, as médias seguidas por letras minúsculas diferentes, em uma mesma dose de enxofre, ou por letras maiúsculas diferentes, em um mesmo nível de salinidade, diferem significativamente entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. Para o gráfico sem interação, as médias seguidas por letras minúsculas diferentes, diferem significativamente entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. As barras representam o erro padrão.

A análise de variância dos dados mostrou que os teores de clorofila *b* foram influenciados somente pela adubação suplementar com enxofre, enquanto os teores de carotenoides foram influenciados apenas pelo fator salinidade (Tabela 4). Já para os teores de clorofila *a*, clorofila total e carotenoides, pôde-se observar que houve interação significativa entre os dois fatores estudados.

Os teores de clorofila *a* não diferiram nas plantas de alface sob condições de salinidade, porém houve efeito da suplementação com enxofre em condições controle, em que as plantas tratadas com enxofre na dose de 1,5 g L⁻¹ foram as que apresentaram maiores teores de clorofila *a* (Figura 5A). Os teores de clorofila *b* não foram influenciados pela salinidade, porém variaram com a suplementação com enxofre, sendo observado um aumento médio de

40% nessa variável nas doses de 1,5 e 3,0 g L⁻¹ (Figura 5B). Em condições controle, os teores de clorofila total aumentaram quando as plantas foram tratadas com enxofre na dose de 1,5 g L⁻¹, enquanto que para a condição de estresse os teores mais elevados foram observados com a utilização da dose de 3,0 g L⁻¹ (Figura 5C). Geralmente, os pigmentos fotossintéticos são afetados negativamente pelo estresse salino, acelerando rapidamente a sua degradação ou reduzindo a sua biossíntese (ASHRAF; HARRIS, 2013). Porém, neste estudo, os teores de clorofilas não foram afetados pela salinidade, exceto quando suplementadas com enxofre a 3,0 g L⁻¹ (Figura 5A, B e C). Sarmiento et al. (2014), ao avaliar o uso de rejeito salino no cultivo de alface hidropônica, também observaram que a salinidade não afetou os teores de clorofilas das plantas.

Tabela 4. Resumo da análise de variância dos dados de clorofila *a* (Chl *a*), clorofila *b* (Chl *b*) e clorofila total (Chl *t*) e carotenoides (CARO) de plantas de alface hidropônica, cultivadas na presença ou ausência de NaCl a 40 mM e adubação suplementar com enxofre.

Causa da variação	GL	Quadrados médios			
		Chl <i>a</i>	Chl <i>b</i>	Chl <i>t</i>	CARO
Salinidade (Sal)	1	15752264,94ns	353652,77ns	21759960,06ns	1202011,89*
Enxofre (Enx)	2	13940372,74ns	7618777,67*	28406096,71ns	582764,39 ^{ns}
Sal x Enx	2	27311230,17*	3092913,23ns	48160640,02*	1166298,40*
Erro	18	4976984,38	1092450,97	8392503,07	234390,35
CV (%)		16,10	19,48	15,06	15,95

^{ns}; *, **: não significativo; significativo a 5% e significativo a 1%, respectivamente, pelo teste F.

A adubação suplementar com enxofre promoveu respostas nos teores de carotenoides somente nas plantas cultivadas em condições controle, em que a dose máxima ocasionou uma redução de 30% nos teores de carotenoides (Figura 5D). Os carotenoides são considerados antioxidantes não enzimáticos constituintes do sistema antioxidativo das plantas (AZEVEDO NETO; GOMES-FILHO; PRISCO, 2008; GILL; TUTEJA, 2010). Apesar de alguns estudos terem demonstrado uma redução nos teores de carotenoides em função da salinidade (AKCIN; YALCIN, 2016; RAHMAN et al., 2016), no presente trabalho os teores desse pigmento não foram afetados pelo estresse salino.

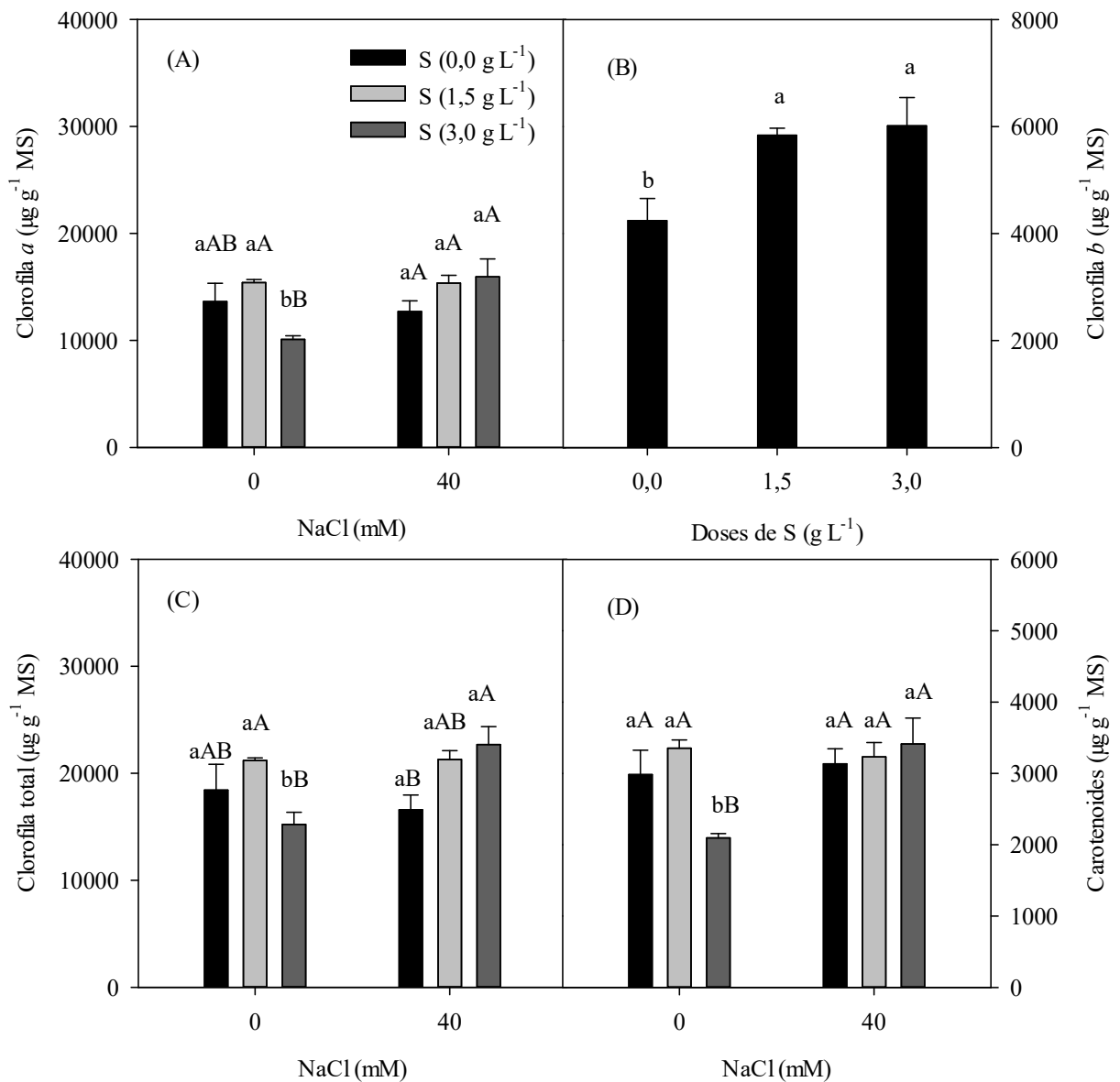


Figura 5. Teores de clorofila *a* (A), clorofila *b* (B), clorofila total (C) e carotenoides (D) de plantas de alface cultivadas sob condições hidropônicas, na ausência ou presença de NaCl a 40 mM e adubadas com enxofre suplementar nas doses de 0,0; 1,5 e 3,0 g L^{-1} . Para os gráficos com interação dos tratamentos, as médias seguidas por letras minúsculas diferentes, em uma mesma dose de enxofre, ou por letras maiúsculas diferentes, em um mesmo nível de salinidade, diferem significativamente entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. Para o gráfico sem interação, as médias seguidas por letras minúsculas diferentes diferem significativamente entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. As barras representam o erro padrão.

3.3 Danos de membranas, peróxido de hidrogênio, proteínas solúvel e solutos orgânicos

O extravasamento de eletrólitos e os teores de carboidratos solúveis totais e redutores foram afetados significativamente pela salinidade. Com exceção dos teores de TBARS e de proteína solúveis, as demais variáveis foram afetadas pelo tratamento com enxofre suplementar (Tabela 5). Os tratamentos de salinidade e adubação suplementar com enxofre mostraram interação significativa para todas as variáveis estudadas, exceto os teores de proteínas solúveis, que não foram afetados pelos tratamentos estudados (Tabela 5).

Tabela 5. Resumo da análise de variância dos dados de extravasamento de eletrólitos (EE), peroxidação de lipídeos (TBARS), peróxido de hidrogênio (H_2O_2), carboidratos solúveis totais (CST), redutores (CR) e não redutores (CNR), N-aminossolúveis (N-amino) e proteínas solúveis (PS) da parte aérea de plantas de alface hidropônica, cultivadas na presença ou ausência de NaCl a 40 mM e adubação suplementar com enxofre.

Causa da variação	GL	Quadrados médios			
		EE	TBARS	H_2O_2	N-amino
Salinidade (Sal)	1	1845,20**	0,392 ^{ns}	0,016 ^{ns}	18,46 ^{ns}
Enxofre (Enx)	2	236,22**	0,322 ^{ns}	0,268**	795,45**
Sal x Enx	2	258,66**	2,301*	0,061**	430,05**
Erro	18	11,51	0,485	0,007	13,174401
CV (%)		5,84	10,65	6,62	5,66

Causa da variação	GL	Quadrados médios			
		CST	CR	CNR	PS
Salinidade (Sal)	1	4888,13**	6,93**	4526,89**	77,04 ^{ns}
Enxofre (Enx)	2	629,68**	3,19*	548,80**	50,16 ^{ns}
Sal x Enx	2	380,59*	3,19*	314,28*	46,16 ^{ns}
Erro	18	68,63	0,73	66,25	22,79
CV (%)		9,03	14,77	9,47	22,96

^{ns}, *, **: não significativo; significativo a 5% e significativo a 1%, respectivamente, pelo teste F.

A adubação suplementar com enxofre na dose de 3,0 g L⁻¹ proporcionou um aumento no extravasamento de eletrólitos das plantas de alface cultivadas na condição controle (Figura 6A). Por outro lado, na condição de salinidade, a suplementação com enxofre reduziu o extravasamento de eletrólitos em relação ao tratamento sem adubação suplementar

com S, visto que houve um aumento de 61% deste em função apenas do estresse salino. Em condições controle (ausência de NaCl), os teores de TBARS não foram afetados pelo enxofre suplementar, porém, sob condições de salinidade, houve efeito das doses de enxofre, em que a suplementação com esse elemento, nas doses de 1,5 ou 3,0 g L⁻¹, reduziu igualmente o conteúdo de TBARS, em aproximadamente 18% (Figura 6B).

As plantas submetidas ao estresse salino e na ausência de enxofre suplementar produziram na parte aérea das plantas de alface 20% a mais de H₂O₂, em relação à respectiva condição controle (Figura 6C). Esse aumento ocasionado pela salinidade foi revertido pela adubação suplementar com enxofre na dose de 1,5 g L⁻¹, que, por sua vez, apresentou teor de H₂O₂ inferior àquele observado na dose de 3,0 g L⁻¹ sob condições de salinidade. A suplementação com enxofre também ocasionou uma redução nos teores de H₂O₂ em condição controle, porém essa redução foi observada somente nas plantas suplementadas com enxofre na dose de 1,5 g L⁻¹ (Figura 6C).

O extravasamento de eletrólitos e o conteúdo de TBARS são utilizados como indicadores de danos nas membranas celulares (ESPASANDIN et al., 2018; KAUR; BHARDWAJ; GREWAL, 2017), sendo também parâmetros importantes na avaliação do estresse oxidativo em plantas (DUHAN et al., 2018; JIANG et al., 2017).

Diante dos dados obtidos, pôde-se observar que o enxofre suplementar amenizou os danos nas membranas causados pelo estresse salino e, concomitantemente, houve redução nos níveis de peróxido de hidrogênio (Figura 6C). Os resultados aqui observados foram semelhantes aos de Astolfi e Zuchi (2013) que, ao avaliarem o efeito do estresse salino em plantas de cevada, reportaram uma redução nos danos das membranas celulares quando as plantas foram supridas com enxofre suplementar. Nazar et al. (2014) também observaram, em plantas de mostarda, que o fornecimento de enxofre em quantidades adequadas ocasiona uma redução nos danos das membranas celulares das plantas em condições salinas, sendo isso atribuído a uma maior síntese de glutathione reduzida, além de uma redução nos teores de H₂O₂ e na absorção e acúmulo de íons tóxicos, como o Na⁺ e Cl⁻.

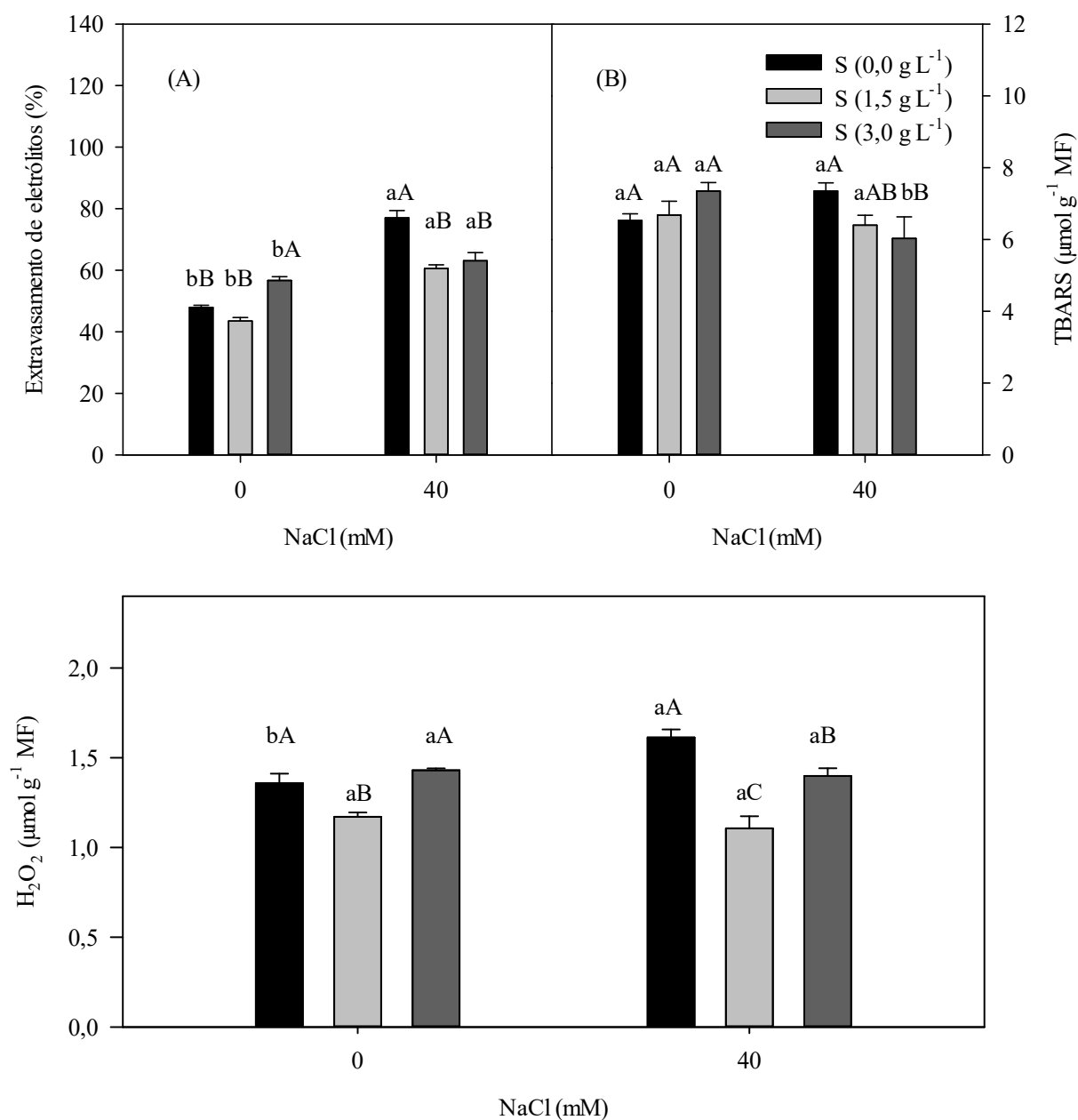


Figura 6. Extravasamento de eletrólitos (A), teores de substâncias reativas ao ácido tiobarbitúrico (TBARS; B) e teores de H₂O₂ (C) da parte aérea de plantas de alface cultivadas sob condições hidropônicas, na ausência ou presença de NaCl a 40 mM e adubadas com enxofre suplementar nas doses de 0,0; 1,5 e 3,0 g L⁻¹. Médias seguidas por letras minúsculas diferentes, em uma mesma dose de enxofre, ou por letras maiúsculas diferentes, em um mesmo nível de salinidade, diferem significativamente entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. As barras representam o erro padrão.

Diversas pesquisas têm revelado aumentos nos teores de H₂O₂ em função do estresse salino (FARHANGI-ABRIZ; TORABIAN, 2018; KHAN et al., 2017; SARABI et al.,

2017; ZHOUA et al., 2018). O aumento de espécies reativas de oxigênio, como o H_2O_2 , é um dos principais causadores da desestruturação das membranas celulares, causando a peroxidação dos lipídeos (AHMAD et al., 2018; LONGO et al., 2017). De modo geral, diante dos resultados obtidos no presente experimento, pode-se estabelecer uma relação entre a quantidade de H_2O_2 e a peroxidação dos lipídeos, visto que, em condições salinas, os teores de TBARS e de H_2O_2 foram reduzidos quando as plantas foram tratadas com a adubação suplementar com enxofre. A adubação suplementar com enxofre mostrou também ser eficiente na redução nos teores de H_2O_2 e nos danos oxidativos nas culturas da cevada (ASTOLFI; ZUCHI, 2013) e mostarda (NAZAR et al., 2014), ambas sob condições de estresse salino, fato também aqui observado com as plantas de alface.

Em condições controle, os teores de N-aminossolúveis na parte aérea das plantas de alface aumentaram em 33% quando estas foram suplementadas com enxofre a $3,0 \text{ g L}^{-1}$ (Figura 7A). Já em condições salinas, em relação ao respectivo controle, os teores de N-aminossolúveis foram maiores nas plantas não supridas com enxofre, que também apresentaram teores desses osmólitos maiores do que naquelas supridas com enxofre, independentemente da dose aplicada. Ainda nessas condições, o menor valor para o teor de N-aminossolúveis foi encontrado nas plantas supridas com enxofre a $1,5 \text{ g L}^{-1}$ (Figura 7A).

As plantas, quando submetidas ao estresse salino, frequentemente apresentam aumento nos teores de N-aminossolúveis (COELHO et al., 2018; FEIJÃO et al., 2011; GOMES do Ó et al., 2017). Esse acúmulo é considerado como um indicador de condições de estresse (WIDODO et al., 2009). Todavia, os N-aminossolúveis em sua maior parte são aminoácidos livres (KARAMANOS, 1995), que atuam como osmólitos protetores, proporcionando um melhor ajuste osmótico em condições salinas (ABBAS et al., 2015; BERTRAND et al., 2016). As variações nos teores de N-aminossolúveis não se relacionaram com os de proteínas, pois estes não variaram em função da salinidade e/ou da suplementação com enxofre (Tabela 4), sendo esse resultado semelhante aos observados por Menezes et al. (2017) e Ribeiro et al. (2017). Considerando-se todos os tratamentos, o valor médio para o teor de proteína foi de $20,0 \pm 1,1 \text{ mg g}^{-1} \text{ MS}$.

Os carboidratos solúveis redutores e não redutores na parte aérea das plantas de alface tiveram seus teores reduzidos pela salinidade, independentemente da dose empregada de enxofre suplementar, exceto os teores de carboidratos redutores, que na dose de $3,0 \text{ g L}^{-1}$ de enxofre suplementar não foram alterados pela salinidade (Figura 7B, C). Em condições controle, a suplementação com enxofre a $1,5 \text{ g L}^{-1}$ causou aumentos de 27,4 e 18,5% nos

teores de carboidratos redutores e não redutores, respectivamente. Porém, em condições salinas, estes não foram influenciados significativamente pela suplementação com enxofre.

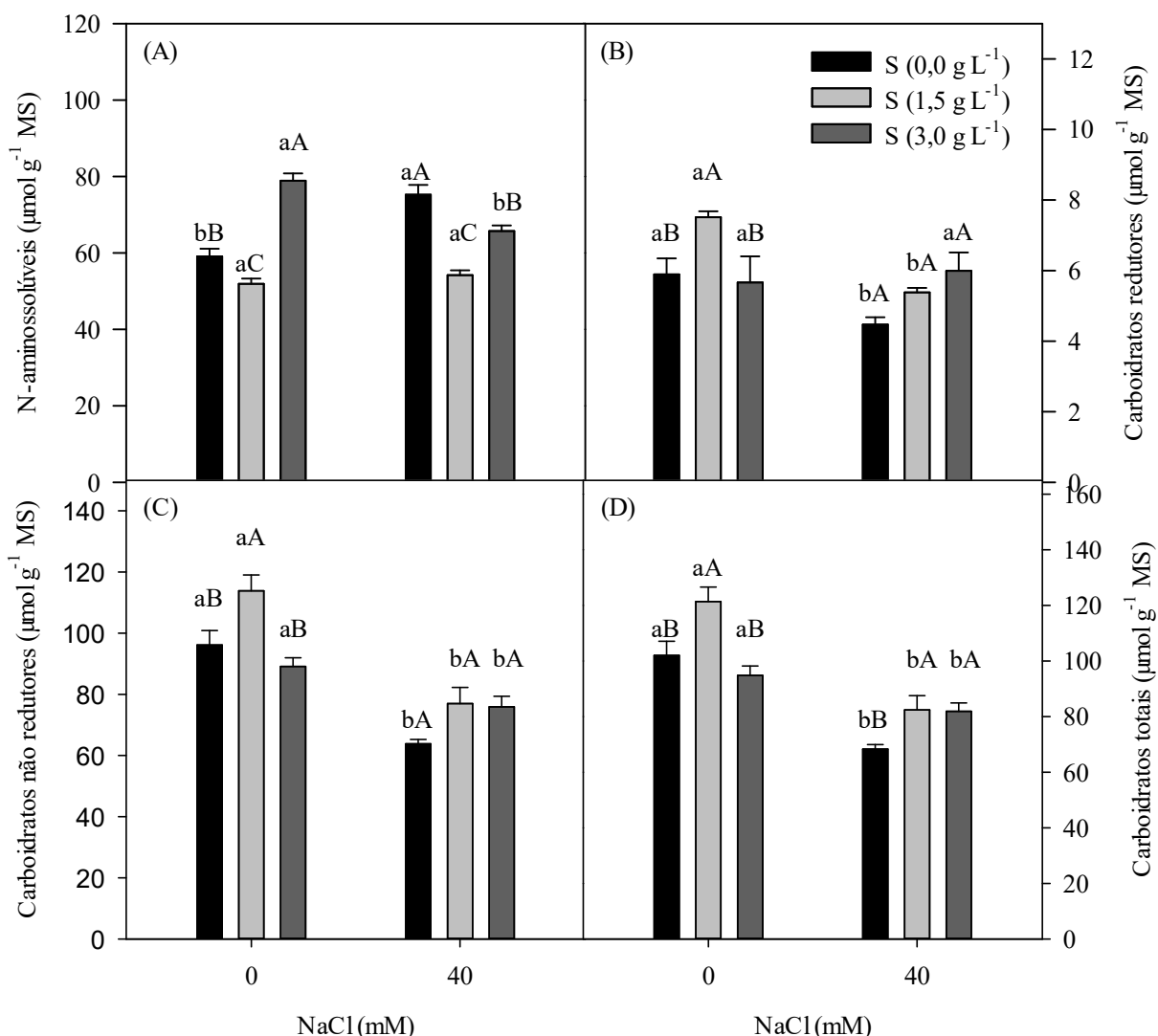


Figura 7. Teores de N-aminossolúveis (A), carboidratos solúveis redutores (B), não redutores (C) e totais (D) da parte aérea de plantas de alface cultivadas sob condições hidropônicas, na ausência ou presença de NaCl a 40 mM e adubadas com enxofre suplementar nas doses de 0,0; 1,5 e 3,0 g L⁻¹. Médias seguidas por letras minúsculas diferentes, em uma mesma dose de enxofre, ou por letras maiúsculas diferentes, em um mesmo nível de salinidade, diferem significativamente entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. As barras representam o erro padrão.

Com relação aos carboidratos solúveis totais, como se pode observar na Figura 7D, os resultados obtidos assemelharam-se aos de carboidratos solúveis redutores e não redutores, diferindo apenas nas respostas das doses de enxofre sob a condição de estresse, na qual os carboidratos solúveis totais foram influenciados significativamente pela

suplementação com enxofre, causando um aumento médio de 20,1%, em relação às plantas não suplementadas com esse nutriente. Os teores de carboidratos não redutores foram, em média, 1381% maiores que os redutores, e representaram 93,4% dos carboidratos totais (Figura 7B, C, D).

O acúmulo de carboidratos solúveis é uma das formas que as plantas encontram para promover o ajustamento osmótico em condições de estresse, mantendo as suas atividades metabólicas, assegurando assim a sua sobrevivência (MAVIA et al., 2012; PEDROSO et al., 2014). Porém, as plantas respondem de formas diferenciadas quanto à síntese de carboidratos sob condições de salinidade. Há plantas que aumentam os teores desses solutos, como o feijão-caupi (GOMES do Ó et al., 2017) e o coentro (VASCONCELOS et al., 2014). Por outro lado, há plantas que os reduzem, como o amaranto (MENEZES et al., 2017) e mulungu (RIBEIRO et al., 2017). Por fim, há plantas que não alteram os teores de carboidratos, como o noni (SOUZA et al., 2014) e o malvariço (MESQUITA et al., 2017). A redução observada nos teores de carboidratos redutores e não redutores em função da salinidade foi concordante com os resultados obtidos por Kumar e Khare (2016) e El-Beltagi et al. (2017), ao avaliarem os efeitos do estresse salino em plantas de arroz e algodão, respectivamente. Contudo, torna-se importante destacar que na literatura pesquisada não foram encontrados estudos relacionando adubação suplementar com enxofre e teores de carboidratos solúveis em plantas sob condições de estresse salino, sendo, provavelmente, os resultados aqui apresentados os primeiros nesse sentido.

3.4 Sistema enzimático

Como se pode observar na Tabela 6, a análise de variância dos dados mostrou interação significativa entre os fatores salinidade e suplementação com enxofre para a atividade das enzimas antioxidantes, peroxidase do ascorbato (APX) e catalase (CAT). Já a atividade da peroxidase do guaiacol (GPX) foi influenciada significativamente de forma isolada pelos tratamentos, enquanto a atividade da dismutase do superóxido (SOD) foi influenciada somente pelo fator suplementação com enxofre.

Tabela 6. Resumo da análise de variância dos dados de atividade da peroxidase do ascorbato (APX), peroxidase do guaiacol (GPX), dismutase do superóxido (SOD) e catalase (CAT) da parte aérea de plantas de alface hidropônica, cultivadas na presença ou ausência de NaCl a 40 mM e adubação suplementar com enxofre.

Causa da variação	GL	Quadrados médios			
		APX	GPX	SOD	CAT
Salinidade (Sal)	1	0,164**	76,67**	5300,05 ^{ns}	18,151**
Enxofre (Enx)	2	0,207**	25,53**	10998,29**	0,394**
Sal x Enx	2	0,216**	5,13 ^{ns}	2674,11 ^{ns}	0,421**
Erro	18	0,012	1,57	1547,27	0,034
CV (%)		9,26	15,83	8,61	8,84

^{ns}, **: não significativo; significativo a 1%, respectivamente, pelo teste F.

A SOD teve sua atividade aumentada em 13% quando as plantas foram tratadas com enxofre suplementar na dose de 1,5 g L⁻¹ (Figura 9A). Apesar de ser considerada como uma enzima atuante na primeira linha de defesa antioxidativa ao dismutar o radical superóxido a peróxido de hidrogênio e oxigênio molecular (HARTER et al., 2014), a SOD não teve sua atividade afetada pela salinidade no presente trabalho (Figura 9A).

Em estudos realizados com gramíneas, foi observado que a atividade da SOD era modulada conforme o fornecimento de enxofre, em que a maior atividade desta enzima foi verificada para plantas que receberam a dose intermediária desse elemento (SCHMIDT, 2012). Mesmo havendo diferenças entre as condições experimentais e a cultura estudada, verificou-se no presente trabalho resultados semelhantes aos obtidos por Schmidt (2012), evidenciando, assim, que a atividade da SOD é expressa de forma máxima quando as plantas são submetidas a uma adubação adequada com enxofre.

A atividade da CAT na parte aérea das plantas de alface foi fortemente aumentada em função do estresse salino (Figura 8B). Nas plantas não suplementadas com enxofre, o aumento em atividade dessa enzima pela salinidade foi de 106,5%, em relação ao respectivo controle, enquanto nas plantas suplementadas com esse nutriente nas doses de 1,5 e 3,0 g L⁻¹ os aumentos foram, respectivamente, de 114% e 230%, em relação aos correspondentes controles. Na condição controle, a maior atividade da CAT ocorreu nas plantas suplementadas com enxofre na dose de 1,5 g L⁻¹. Em condições salinas, as plantas adubadas com enxofre suplementar a 1,5 ou 3,0 g L⁻¹ apresentaram valores semelhantes de atividade da CAT, os quais foram, em média, cerca de 25% maiores que aqueles das plantas não suplementadas e

em ausência de estresse salino (Figura 8B). Resultados semelhantes foram obtidos por Siddiqui et al. (2012) e Fatma et al. (2014), os quais, trabalhando com mostarda, verificaram que a catalase teve sua atividade aumentada quando as plantas foram submetidas à suplementação com enxofre, principalmente, quando expostas ao estresse salino.

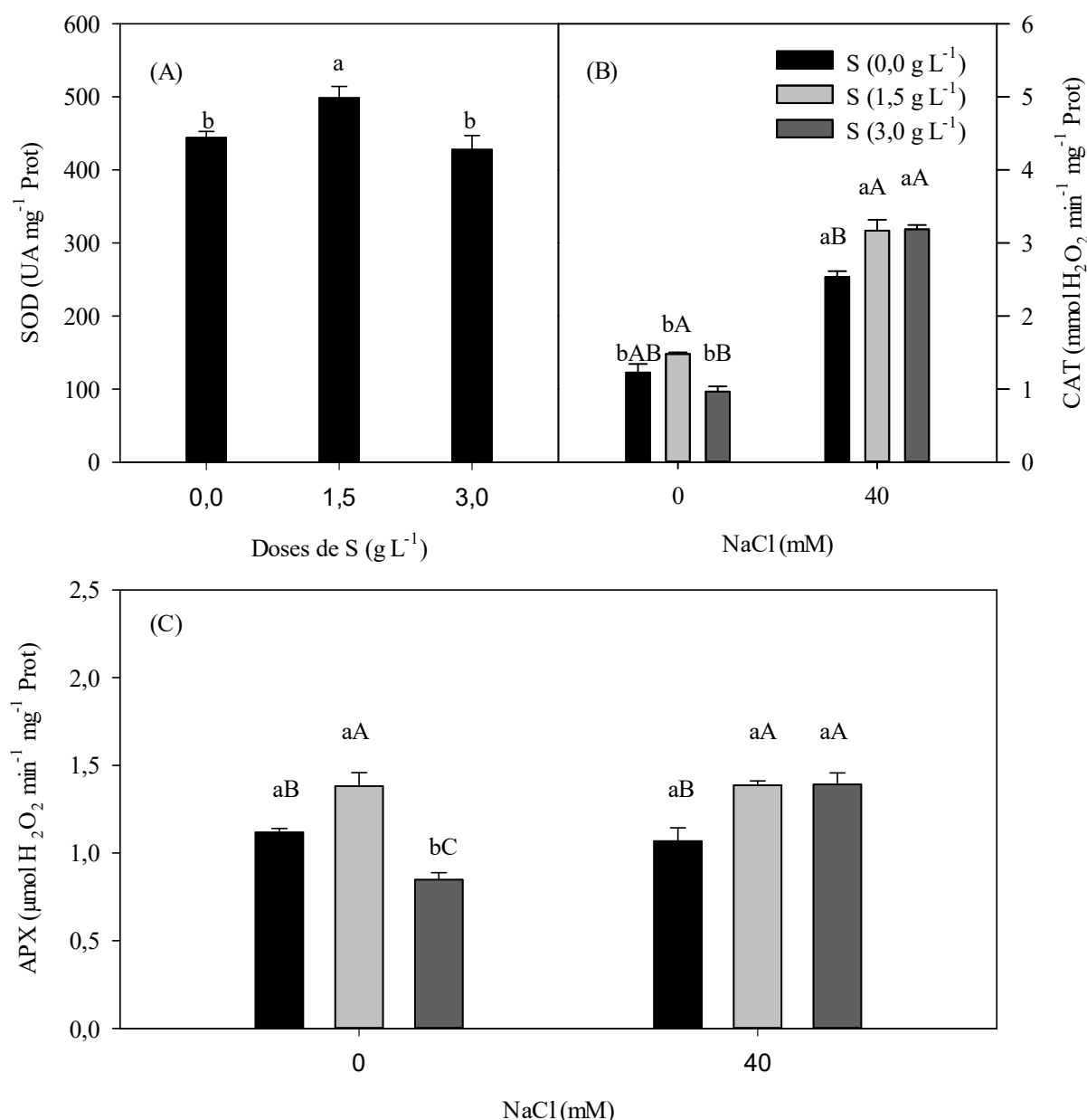


Figura 8. Atividade da dismutase do superóxido (SOD; A), da catalase (CAT; B) e da peroxidase do ascorbato (APX; C) da parte aérea de plantas de alface cultivadas sob condições hidropônicas, na ausência ou presença de NaCl a 40 mM e adubadas com enxofre suplementar nas doses de 0,0; 1,5 e 3,0 g L⁻¹. Para os gráficos com interação dos tratamentos, as médias seguidas por letras minúsculas diferentes, em uma mesma dose de enxofre, ou por letras maiúsculas diferentes, em um mesmo nível de salinidade, diferem significativamente entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. Para o gráfico sem interação, as médias

seguidas por letras minúsculas diferentes, diferem significativamente entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. As barras representam o erro padrão.

A CAT é considerada uma enzima crucial para prevenir os efeitos ocasionados pelo estresse salino, devido a sua alta atividade catalítica, agindo na remoção do peróxido de hidrogênio e, conseqüentemente, reduzindo a peroxidação lipídica e os danos às membranas celulares (EYIDOGAN; OZ, 2007). É possível que o aumento em atividade da CAT nas plantas sob estresse salino e suplementadas com enxofre (Figura 8B), tenha contribuído, pelo menos em parte, para um menor conteúdo de peróxido de hidrogênio dessas plantas nessa condição como foi aqui observado (Figura 6C).

Na ausência de suplementação com enxofre, a atividade da enzima APX nas plantas sob condições controle não diferiu daquelas sob condições salinas, porém, na condição salina, a atividade desta enzima foi aumentada em 30% quando as plantas foram submetidas a adubação suplementar com enxofre (Figura 8C). Na condição controle, a suplementação com enxofre também proporcionou aumento na atividade da APX, sendo que as plantas tratadas com enxofre na dose $1,5 \text{ g L}^{-1}$ foram as que apresentaram maiores valores de atividade (Figura 8C). Os resultados obtidos no presente trabalho são concordantes com os verificados por Fatma et al. (2014) que, ao avaliarem as respostas de plantas de mostarda ao estresse salino e adubação com enxofre, observaram que a suplementação com enxofre aumentava a atividade da APX em plantas sob estresse, além de também aumentar a atividade desta enzima nas plantas em condições controle. Juntamente com a catalase, a APX exerce um papel de suma importância no processo de eliminação de H_2O_2 (FARSHIDI; ABDOLZADEH; SADEGHIPOUR, 2012; KAFI et al., 2011), fato esse que foi observado no presente trabalho, pois as plantas quando submetidas ao tratamento com enxofre aumentaram a atividade das enzimas CAT e APX (Figura 8B, C) e, provavelmente, isto contribuiu para a redução nos teores de peróxido de hidrogênio em condições de salinidade (Figura 6C).

O estresse salino e a adubação suplementar com enxofre proporcionaram incrementos significativos na atividade da GPX (Figura 9), embora não tenha havido interação significativa entre salinidade e suplementação com enxofre (Tabela 6). O aumento em atividade dessa enzima pela salinidade foi de 58,2%, em relação ao controle (Figura 9A), enquanto o aumento devido ao tratamento de suplementação com enxofre foi em média 52%, independentemente da dose, em relação ao tratamento sem adubação suplementar (Figura 10B).

Os resultados obtidos no presente trabalho, com relação à salinidade, foram semelhantes aos observados por outros autores, os quais têm reportado aumentos na atividade da GPX por esse fator de estresse (CUNHA et al., 2016; FAROOQ et al., 2015; HORVÁTH et al., 2015; HOSSAIN et al., 2017). A GPX também é considerada uma enzima importante na eliminação de espécies reativas de oxigênio (LIN; KAO, 2002) e sua atividade varia conforme a intensidade do estresse salino, espécie e tolerância das plantas ao estresse (FREITAS, 2015).

É importante observar que, dentre as peroxidases estudadas, a CAT foi a enzima que mostrou maior atividade eliminadora de peróxido de hidrogênio, sendo seus valores de atividade 1750 vezes maiores que os da APX e 266 vezes maior que os da GPX (Figuras 8B, C; 9), o que destaca a importância dessa enzima na defesa antioxidativa, sendo considerada por diversos autores a principal enzima eliminadora dessa espécie reativa de oxigênio (GADELHA et al., 2017; GONDIM et al., 2012; HASANUZZAMAN et al., 2018; PRAXEDES, et al., 2014).

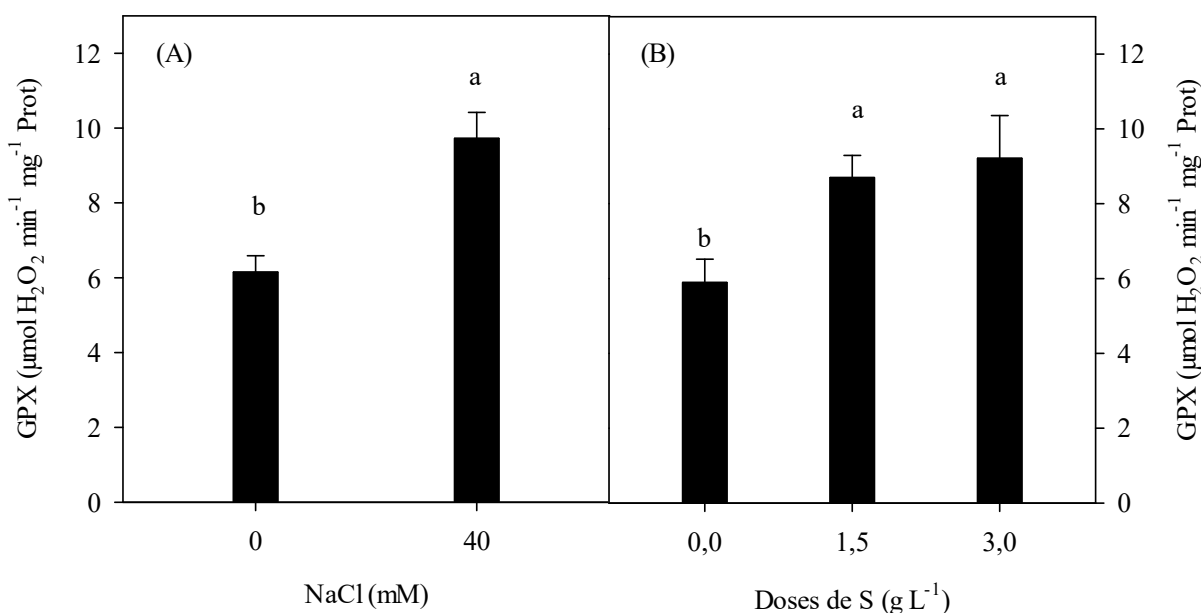


Figura 9. Atividade da peroxidase do guaiacol (GPX) da parte aérea de plantas de alface cultivadas sob condições hidropônicas, na ausência ou presença de NaCl a 40 mM e adubadas com enxofre suplementar nas doses de 0,0; 1,5 e 3,0 g L⁻¹. As médias seguidas por letras minúsculas diferentes, diferem significativamente entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. As barras representam o erro padrão.

3.5 Sistema não enzimático

Os teores de glutathiona reduzida (GSH) e estado redox da glutathiona foram influenciados significativamente de forma isolada pelos tratamentos, enquanto os teores de glutathiona total e oxidada (GSSG) não foram influenciados pelos tratamentos (Tabela 7), tendo sido observado valores médios de $0,32 \pm 0,0024$, para a GSSG, e de $0,33 \pm 0,0026$, para a glutathiona total.

As plantas submetidas ao estresse salino apresentaram, em relação ao controle, um aumento de 33% nos teores de GSH na parte aérea das plantas de alface (Figura 10A), enquanto o tratamento com enxofre suplementar nas plantas desse mesmo tratamento, nas doses de 1,5 e 3,0 g L⁻¹, promoveu igual incremento nos teores de GSH, de 75% em média, em relação ao tratamento sem adubação com enxofre (Figura 10B).

Tabela 7. Resumo da análise de variância dos dados de glutathiona total (GT), glutathiona reduzida (GSH) e oxidada (GSSG) e estado redox da glutathiona (ERG) da parte aérea de plantas de alface hidropônica, cultivadas na presença ou ausência de NaCl a 40 mM e adubação suplementar com enxofre¹.

Causa da variação	GL	Quadrados médios			
		GT	GSH	GSSG	ERG
Salinidade (Sal)	1	0,000048 ^{ns}	0,000010 ^{**}	0,000015 ^{ns}	0,000083 ^{**}
Enxofre (Enx)	2	0,000537 ^{ns}	0,000014 ^{**}	0,000376 ^{ns}	0,000110 ^{**}
Sal x Enx	2	0,000108 ^{ns}	1,97E ^{-7ns}	0,000100 ^{ns}	7,66E ^{-7ns}
Erro	18	0,000136	3,78E ⁻⁷	0,000136	0,000004
CV (%)		3,53	13,52	3,58	13,77

¹: ns, **: não significativo; significativo a 1%, respectivamente, pelo teste F.

O incremento nos teores de GSH em função da adubação suplementar com enxofre ocorreu, provavelmente, devido ao aumento do doador de enxofre reduzido para síntese de GSH, o aminoácido cisteína, que tem sua biossíntese regulada pelo fornecimento e assimilação de enxofre pelas plantas (ASTOLFI; ZUCHI, 2013; KHAN et al., 2014). A GSH é considerada como um dos principais agentes antioxidantes não enzimáticos de baixo peso molecular e desempenha importante papel contra danos oxidativos (DELAPLACE; FAUCONNIER; DU JARDIN, 2011). O aumento nos teores de GSH em plantas sob condições de salinidade está relacionado com um melhor desempenho das plantas em tolerar o

estresse, característica ressaltada em vários estudos (CHAWLA; JAIN; JAIN, 2013; NAHAR et al., 2015; NAZAR; UMAR; KHAN, 2015; PAVLOVIĆ et al., 2018). Apesar de alguns autores como Astolfi e Zuchi (2013), Nazar et al. (2014) e Fatma et al. (2014), relatarem uma interação significativa entre salinidade e suplementação com enxofre nos teores de GSH, no presente trabalho isso não foi observado.

Os resultados observados para o estado redox da glutathiona assemelharam-se aos obtidos para os teores de GSH, sendo observado aumento pela salinidade de 31%, em relação ao controle (Figura 10C), e de 67%, pela suplementação com enxofre, independentemente da dose empregada (Figura 10D). O aumento no estado redox da glutathiona em ambos os tratamentos foi ocasionado pelo aumento nos teores de GSH (Figura 11A, B) e a não alteração dos teores de GSSG, os quais não foram afetados pelos fatores estudados (Tabela 7). A modulação do estado redox da glutathiona apresenta um papel muito importante na proteção oxidativa de plantas quando submetidas ao estresse salino (FERREIRA-SILVA et al., 2012; ZHOU et al., 2017).

Os teores de ascorbato reduzido (ASC) e o estado redox do ascorbato foram afetados significativamente de forma isolada pelos tratamentos, enquanto os teores de ascorbato total e oxidado (DHA) foram afetados somente pela salinidade (Tabela 8).

Tabela 8. Resumo da análise de variância dos dados de ascorbato total (AST), ascorbato reduzido (ASC) e oxidado (DHA) e estado redox do ascorbato (ERA) da parte aérea de plantas de alface hidropônica, cultivadas na presença ou ausência de NaCl a 40 mM e adubação suplementar com enxofre¹.

Causa da variação	GL	Quadrados médios			
		AST	ASC	DHA	ERA
Salinidade	1	5,755**	2,218**	0,827*	0,020*
Enxofre	2	0,884 ^{ns}	2,063**	0,270 ^{ns}	0,059**
Sal x Enx	2	0,355 ^{ns}	0,444 ^{ns}	0,080 ^{ns}	0,006 ^{ns}
Erro	18	0,250	0,147	0,119	0,003
CV (%)		12,23	27,42	12,83	18,39

¹: ^{ns}, *, **: não significativo; significativo a 5% e significativo a 1%, respectivamente, pelo teste F.

Houve um aumento de 55,5% nos teores de ASC da parte aérea das plantas de alface em função da salinidade (Figura 11A). A adubação suplementar com enxofre na dose de 1,5 g L⁻¹ também proporcionou incrementos nos teores de ASC, com um aumento de

96,4%, em relação ao tratamento sem adubação suplementar com enxofre (Figura 11B). Os teores de DHA e ascorbato total foram influenciados somente pelo estresse salino, observando-se aumentos de 15% e 27,2%, respectivamente, em relação aos respectivos controles (Figura 11C, D). O ASC pode ser utilizado tanto no ciclo ascorbato-glutationa, como pode interagir de forma direta contra espécies reativas de oxigênio, promovendo proteção oxidativa contra estresses abióticos (FOYER; NOCTOR, 2011).

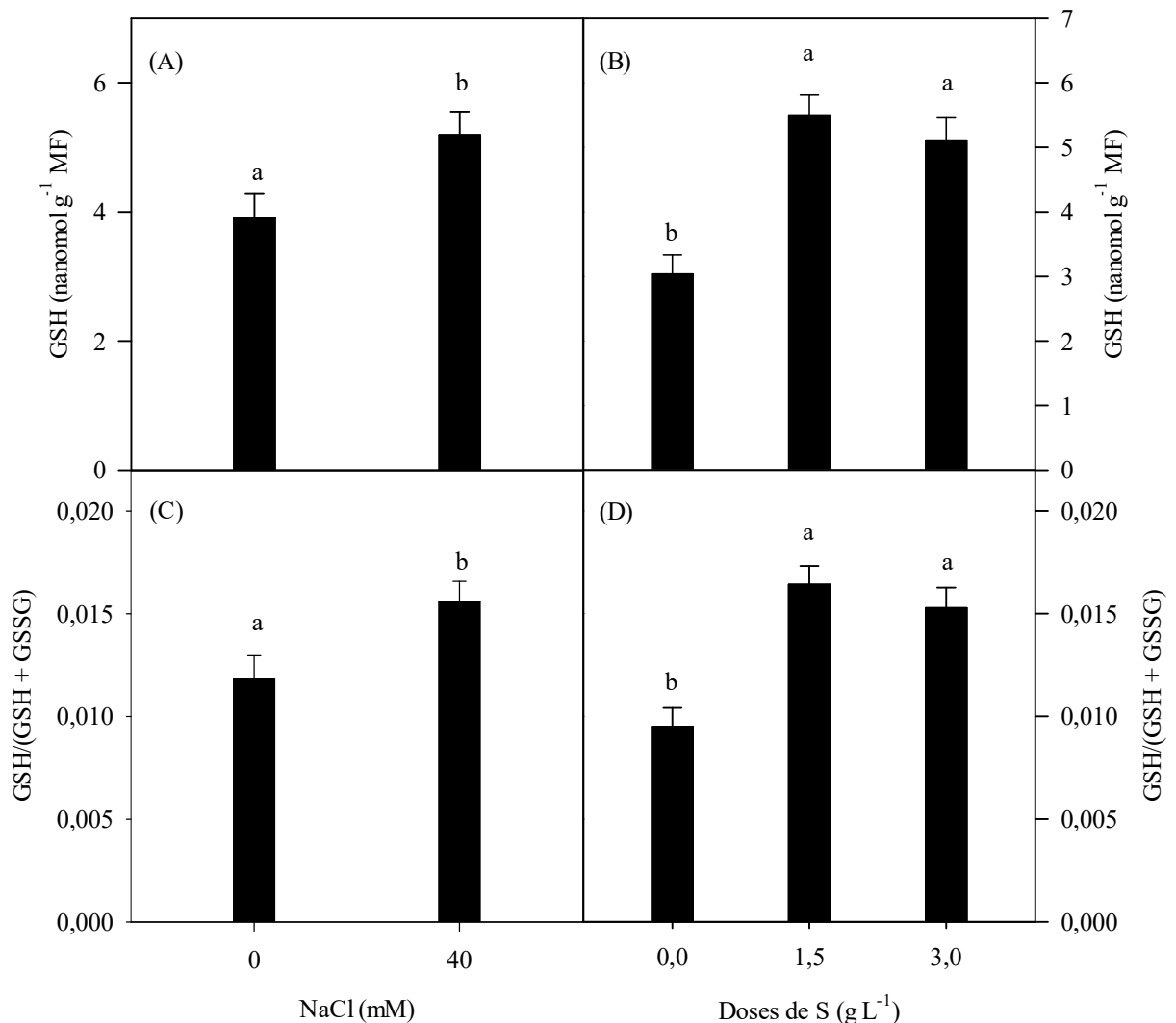


Figura 10. Teores de glutatona reduzida (GHS; A e B), estado redox da glutatona [GSH/(GSH + GSSG); C e D] da parte aérea de plantas de alface cultivadas sob condições hidropônicas, na ausência ou presença de NaCl a 40 mM e adubadas com enxofre suplementar nas doses de 0,0; 1,5 e 3,0 g L⁻¹. Médias seguidas por letras minúsculas diferentes diferem significativamente entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. As barras representam o erro padrão.

Conforme se pôde observar no presente trabalho, algumas pesquisas têm demonstrado que plantas de diferentes espécies, quando cultivadas sob estresse salino, tendem a aumentar os teores de ASC (BOAS et al., 2016; GONDIM et al., 2013; SHAN; LIU, 2017). Esse antioxidante solúvel é um dos mais importantes e mais abundantes, atuando na inativação de espécies reativas de oxigênio e minimizando os danos ocasionados por estas (ATHAR; KHAN; ASHRAF, 2008; DINAKAR; DJILIANOV; BARTELS, 2012). Os aumentos nos teores de ASC e DHA (Figura 11A, C), em função da salinidade, proporcionaram aumento nos teores de ascorbato total em condições salinas (Figura 11D). Em plantas de alho, Chandra e Pandey (2014) verificaram que o fornecimento suplementar de enxofre promoveu um aumento nos teores de ASC, fato também observado no presente estudo.

Os dados obtidos para o estado redox do ascorbato (Figura 12A, B), o qual foi afetado pelos fatores salinidade e suplementação com enxofre isoladamente (Tabela 8), foram semelhantes aos dos teores de ascorbato reduzido (Figura 11A, B). Sob condições salinas, o estado redox do ascorbato aumentou 19%, em relação ao controle, e a adubação com enxofre suplementar na dose de $1,5 \text{ g L}^{-1}$ causou um aumento de 64,5%.

O ASC, da mesma forma que a GSH, é considerado como uma das primeiras linhas de defesa contra o estresse oxidativo, o qual, no ciclo ascorbato-glutationa, promove a eliminação do H_2O_2 , sendo co-substrato da reação catalisada pela APX. Nesse ciclo, o DHA produzido por essa reação é então reduzido e recuperado como ASC por meio da oxidação da GSH, a qual volta a ser reduzida pela ação da glutatona redutase. Esse mecanismo é de extrema importância para manter o estado redox celular (DINAKAR; DJILIANOV; BARTELS, 2012; FOYER; NOCTOR, 2013), o qual em níveis elevados é indicativo de aclimação às condições de estresse. Apesar da importância do ASC e seu estado redox na tolerância das plantas à salinidade, ainda não existe dados na literatura sobre as respostas relacionadas ao fornecimento suplementar de enxofre em plantas cultivadas sob estresse salino, sendo os dados aqui obtidos, os primeiros a abordar essas repostas.

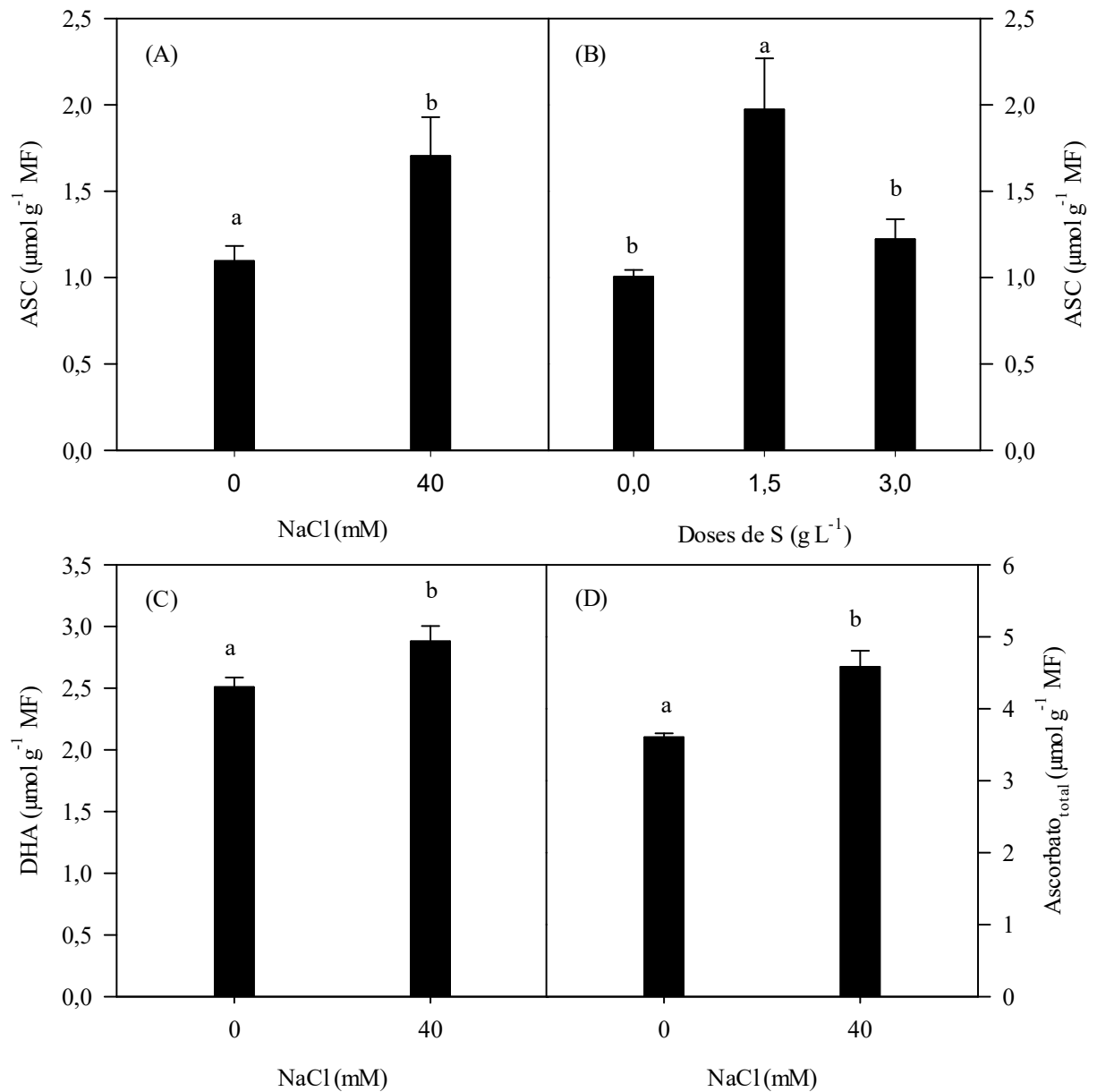


Figura 11. Teores de ascorbato reduzido (ASC; A e B) e ascorbato oxidado (DHA; C) e ascorbato total (D) da parte aérea de plantas de alface cultivadas sob condições hidropônicas, na ausência ou presença de NaCl a 40 mM e adubadas com enxofre suplementar nas doses de 0,0; 1,5 e 3,0 g L^{-1} . Médias seguidas por letras minúsculas diferentes diferem significativamente entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. As barras representam o erro padrão.

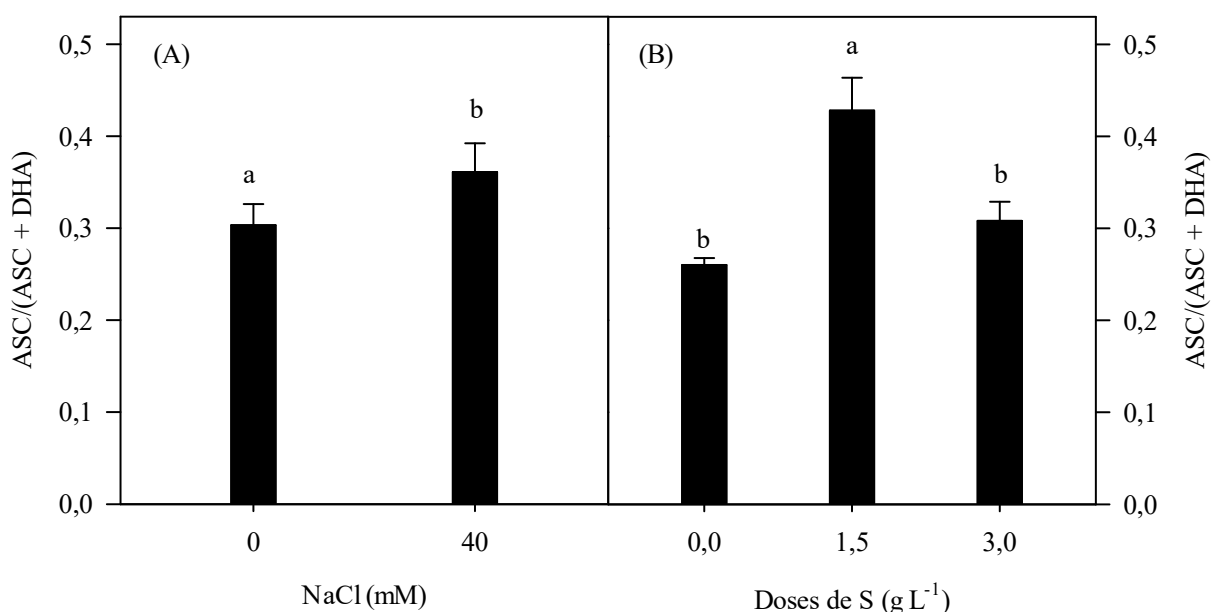


Figura 12. Estado redox do ascorbato [ASC/(ASC + DHA); A e B] da parte aérea de plantas de alface cultivadas sob condições hidropônicas, na ausência ou presença de NaCl a 40 mM e adubadas com enxofre suplementar nas doses de 0,0; 1,5 e 3,0 g L⁻¹. Médias seguidas por letras minúsculas diferentes diferem significativamente entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. As barras representam o erro padrão.

3.6 Análise minerais

De acordo com a análise de variância, os teores dos íons sódio (Na⁺) e potássio (K⁺) e a relação Na⁺/K⁺ foram influenciados pela salinidade e pela suplementação com enxofre e houve interação significativa entre esses dois fatores (Tabela 9). Já os teores de cloreto (Cl⁻) foram afetados somente pela salinidade (Tabelas 9).

Em condições controle, os teores de Na⁺ na parte aérea das plantas de alface não variaram com o tratamento com enxofre suplementar, porém aumentaram expressivamente em função do estresse salino, em cerca de 575,3% (Figura 13A). Em condições salinas, no entanto, as plantas que receberam o tratamento com enxofre, e independentemente da dose empregada, apresentaram menor acúmulo de Na⁺. Já quando comparadas com os controles houve um aumento médio 524% (Figura 13A). Os teores de K⁺ foram reduzidos em função do estresse salino e foram influenciados pelo tratamento com enxofre, tanto em condições controle como de estresse salino (Figura 13B). Na condição controle, as plantas suplementadas com enxofre na dose de 1,5 g L⁻¹ apresentaram maiores teores desse íon, enquanto na condição salina as plantas suplementadas com enxofre, independentemente da

dose, apresentaram teores de K^+ , em média, 20% maiores que aqueles das plantas sem essa suplementação. Os teores de Cl^- foram influenciados somente pelo tratamento de estresse salino, havendo um incremento de 25% nesses teores, em relação ao controle (Figura 13C).

Tabela 9. Resumo da análise de variância dos teores dos íons sódio (Na^+), potássio (K^+), cloreto (Cl^-) e da relação sódio/potássio (Na^+/K^+) da parte aérea de plantas de alface hidropônica, cultivadas na presença ou ausência de $NaCl$ a 40 mM e adubação suplementar com enxofre.

Causa da variação	GL	Quadrados médios			
		Na^+	K^+	Cl^-	Na^+/K^+
Salinidade (Sal)	1	4612,885**	2218,372**	2879,85**	3,773**
Enxofre (Enx)	2	16,189*	137,106**	13,76 ^{ns}	0,062**
Sal x Enx	2	12,323*	17,295*	2,23 ^{ns}	0,052**
Erro	18	3,162	4,006	19,56	0,002
CV (%)		9,37	4,23	4,46	10,10

^{ns}; *, **: não significativo; significativo a 5% e significativo a 1%, respectivamente, pelo teste F.

A relação Na^+/K^+ na parte aérea das plantas de alface, em condições controle, não foi alterada pela adubação suplementar com enxofre, porém foi fortemente aumentada pelo estresse salino, em cerca de 1001%, em relação ao respectivo controle, nas plantas sem a suplementação com enxofre (Figura 13D); já nas plantas suplementadas com esse elemento, independentemente da dose, esse aumento foi menor, cerca de 700% (Figura 13D). Portanto, é possível que essa menor relação Na^+/K^+ , que é mais favorável ao crescimento das plantas sob condições de estresse (JI et al., 2017; LI et al., 2017; SIDDIQUI et al., 2017; ZHANG et al., 2018), tenha contribuído para maior tolerância à salinidade das plantas suplementadas com enxofre, como observado pelas medidas de crescimento (Figuras 1 e 2).

O aumento nos teores de Na^+ não é o único efeito prejudicial do componente iônico do estresse salino, visto que esse íon compete pelos mesmos sítios de transporte do K^+ , fazendo com que ocorra também redução nos teores de K^+ (TUTEJA et al., 2012), fato aqui observado (Figura 13B). A manutenção da homeostase intracelular do K^+ é essencial, visto que ele participa de vários processos fisiológicos das plantas, tais como a abertura estomática (CAPITULINO et al., 2017; MONÇÃO et al., 2012), além de ser fundamental para a regulação da homeostase iônica, um mecanismo relevante para a tolerância das plantas ao estresse salino (ANJANEYULU et al., 2014; WAKEEL, 2013).

Portanto, a adubação das folhas de alface com enxofre, ao promover uma melhor homeostase iônica sob condições salinas, pode, em parte, ter sido responsável pela reversão na redução da condutância estomática e maior taxa fotossintética dessas plantas (Figura 3A, B), além de um maior crescimento como citado anteriormente. Os dados obtidos no presente estudo assemelham-se aos verificados por Nazar et al. (2014) e Fatma et al. (2014), em plantas de mostarda, as quais quando cultivadas sob estresse salino e suplementadas com enxofre, apresentaram maior taxa fotossintética e crescimento, sendo isso atrelado, em parte, à melhor homeostase iônica ocasionada pelo enxofre suplementar.

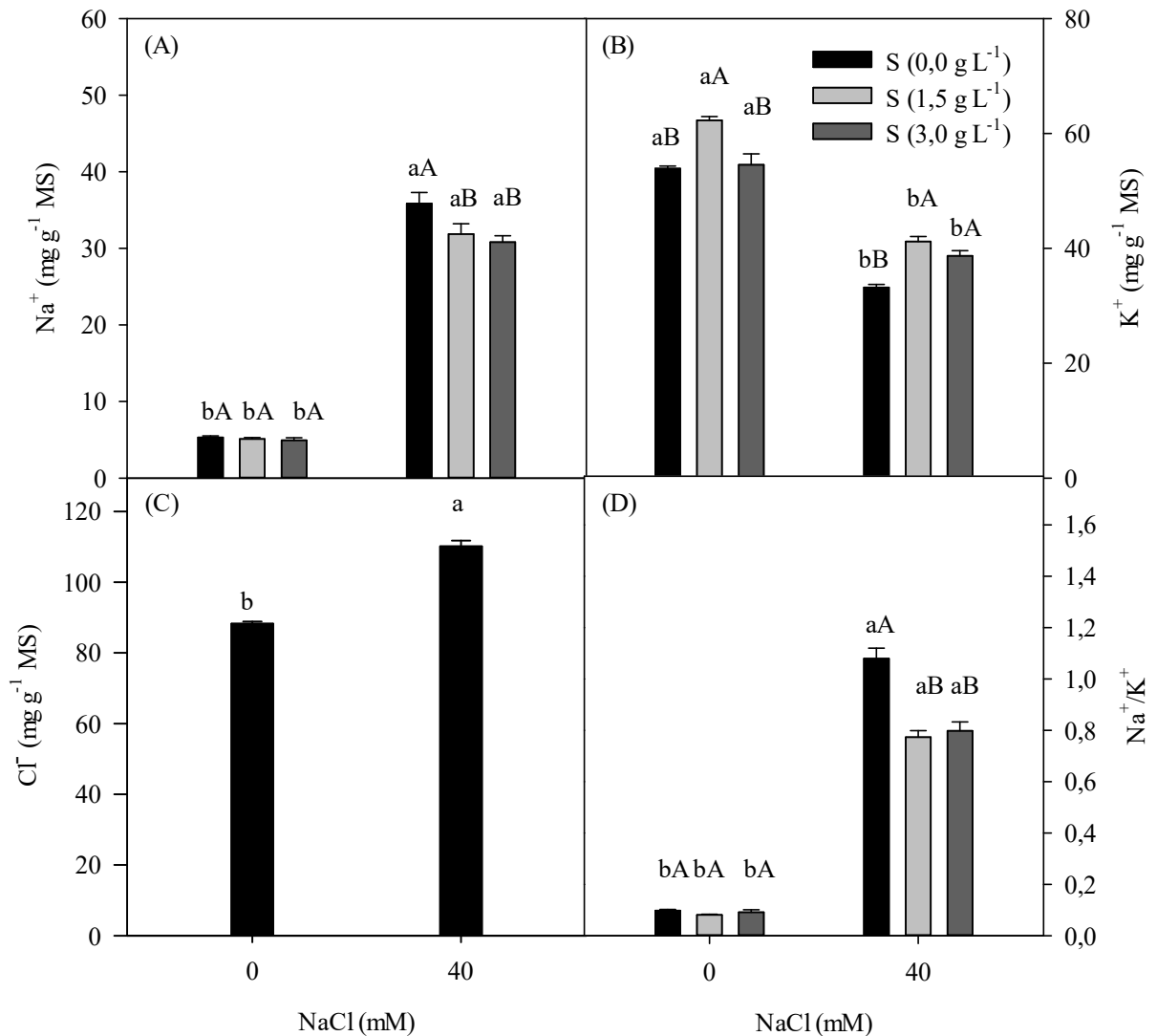


Figura 13. Teores de (Na⁺; A), (K⁺; B) e cloreto (Cl⁻; C) e relação Na⁺/K⁺ (D) da parte aérea de plantas de alface cultivadas sob condições hidropônicas, na ausência ou presença de NaCl a 40 mM e adubadas com enxofre suplementar nas doses de 0,0; 1,5 e 3,0 g L⁻¹. Para o gráfico com interação dos tratamentos, as médias seguidas por letras minúsculas diferentes, em uma

mesma dose de enxofre, ou por letras maiúsculas diferentes, em um mesmo nível de salinidade, diferem significativamente entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. Para o gráfico sem interação, as médias seguidas por letras minúsculas diferentes, diferem significativamente entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. As barras representam o erro padrão.

Apesar de o Na^+ ser apontado como principal causador do efeito tóxico ocasionado pelo estresse salino, o Cl^- também, em elevadas concentrações, ocasiona toxicidade nas plantas igualmente ao Na^+ , havendo respostas diferenciais com relação a esses dois elementos, de acordo com a cultura em estudo. Por exemplo, culturas cítricas e vinícola apresentam maior sensibilidade ao Cl^- (TEAKLE; TYERMAN, 2010), enquanto culturas como arroz, feijão, algodão e trigo apresentam-se mais sensíveis ao Na^+ (MUNNS; TESTER, 2008).

De acordo com a análise de variância, houve interação significativa entre salinidade e adubação suplementar com enxofre para os teores de fósforo (P), enquanto os teores de nitrogênio (N) foram afetados somente pela salinidade (Tabela 9). Os teores de enxofre (S) e dos íons magnésio (Mg^{2+}), por sua vez, foram afetados apenas de forma isolada pelos dois fatores de variação estudados. Por outro lado, os teores dos íons cálcio (Ca^{2+}) foram afetados somente pela suplementação com enxofre (Tabelas 10).

Tabela 10. Resumo da análise de variância dos teores de fósforo (P), nitrogênio (N), enxofre (S), cálcio (Ca^{2+}) e magnésio (Mg^{2+}) da parte aérea de plantas de alface hidropônica, cultivadas na presença ou ausência de NaCl a 40 mM e adubação suplementar com enxofre.

Causa da variação	GL	Quadrados médios				
		P	N	S	Ca^{2+}	Mg^{2+}
Salinidade (Sal)	1	0,049 ^{ns}	11929,60 ^{**}	0,144 ^{**}	9,38 ^{ns}	0,832 ^{**}
Enxofre (Enx)	2	0,120 ^{ns}	269,01 ^{ns}	0,458 ^{**}	59,71 [*]	0,381 ^{**}
Sal x Enx	2	0,256 ^{**}	426,05 ^{ns}	0,009 ^{ns}	33,97 ^{ns}	0,080 ^{ns}
Erro	18	0,034	137,41	0,013	10,95	0,037
CV (%)		3,69	11,61	6,44	9,81	6,06

^{ns}, ^{*}, ^{**}: não significativo; significativo a 5% e significativo a 1%, respectivamente, pelo teste F.

Os teores de P da parte aérea das plantas de alface, em ausência do tratamento com enxofre, foram reduzidos pela salinidade, porém, quando estas foram submetidas à suplementação com enxofre, independentemente da dose empregada, os teores desse elemento foram maiores e não diferiram dos respectivos controles (Figura 14A). Já em condições

controle, a suplementação com enxofre não influenciou os teores de P, o qual é um importante elemento mineral, sendo constituinte de vários compostos celulares que fazem parte do metabolismo energético e fotossintético, além de fazer parte de componentes das membranas celulares (MAATHUIS; DIATLOFF, 2013). Os resultados obtidos no presente trabalho estão de acordo com os observados por Soares et al. (2016), que verificaram uma redução nos teores desse nutriente em plantas de alface americana cultivadas em sistema hidropônico com águas salobras. Segundo Santos et al. (2017), essa redução nos teores de P pode ter sido ocasionada pelo fato de a salinidade da água causar sua precipitação ou ser devido ao seu antagonismo com outros nutrientes, acarretando assim uma menor absorção pelas plantas. Em plantas de alface 'Justyna' sob condições controle, Matraszek et al. (2017) observaram que o fornecimento de enxofre suplementar promoveu reduções nos teores de P. Por outro lado, outros autores determinaram que a suplementação com enxofre promoveu aumentos nos teores de P em plantas de trigo (MATRASZEK et al., 2016a) e de mostarda (MATRASZEK et al., 2016b). Esses dados em alface 'Justyna', trigo e mostarda divergem dos obtidos no presente estudo, visto que a suplementação com enxofre não afetou os teores de P das plantas sob condições controle.

Os teores de nitrogênio da parte aérea das plantas de alface sofreram influência somente da salinidade, em que as plantas tiveram os teores de N aumentados em 56,6% quando submetidas ao estresse salino (Figura 14B). Contrariando os resultados obtidos no presente estudo, alguns autores relatam que a salinidade promove redução no acúmulo de N nas plantas (GARCÍA-CAPARRÓS et al., 2016; GARG; BHANDARI, 2016; SAIED et al., 2010; SANTOS et al., 2010b). Essa redução ocasionada pela salinidade pode ser resultado do antagonismo entre o Cl^- e o NO_3^- e/ou entre o Na^+ e o NH_4^+ (PARIHAR et al., 2015). Porém, Reges et al. (2017) verificaram, em plantas de pimentão, que o estresse salino ocasionou aumento nos teores de N, resultado também observado no presente estudo com alface. Embora sejam escassos trabalhos sobre o efeito da adubação foliar com enxofre sobre os teores de N, Matraszek et al. (2017) observaram que houve uma redução, resultado diferente do aqui observado, em que os teores de N não foram afetados pela suplementação com enxofre.

Os teores de S na parte aérea das plantas de alface foram influenciados individualmente pela salinidade, com um aumento de 9,2%, em relação ao controle (Figura 14C), e pela suplementação com enxofre, com aumento de 26,7%, independentemente da dose empregada, em relação às plantas não suplementadas com esse nutriente (Figura 14D).

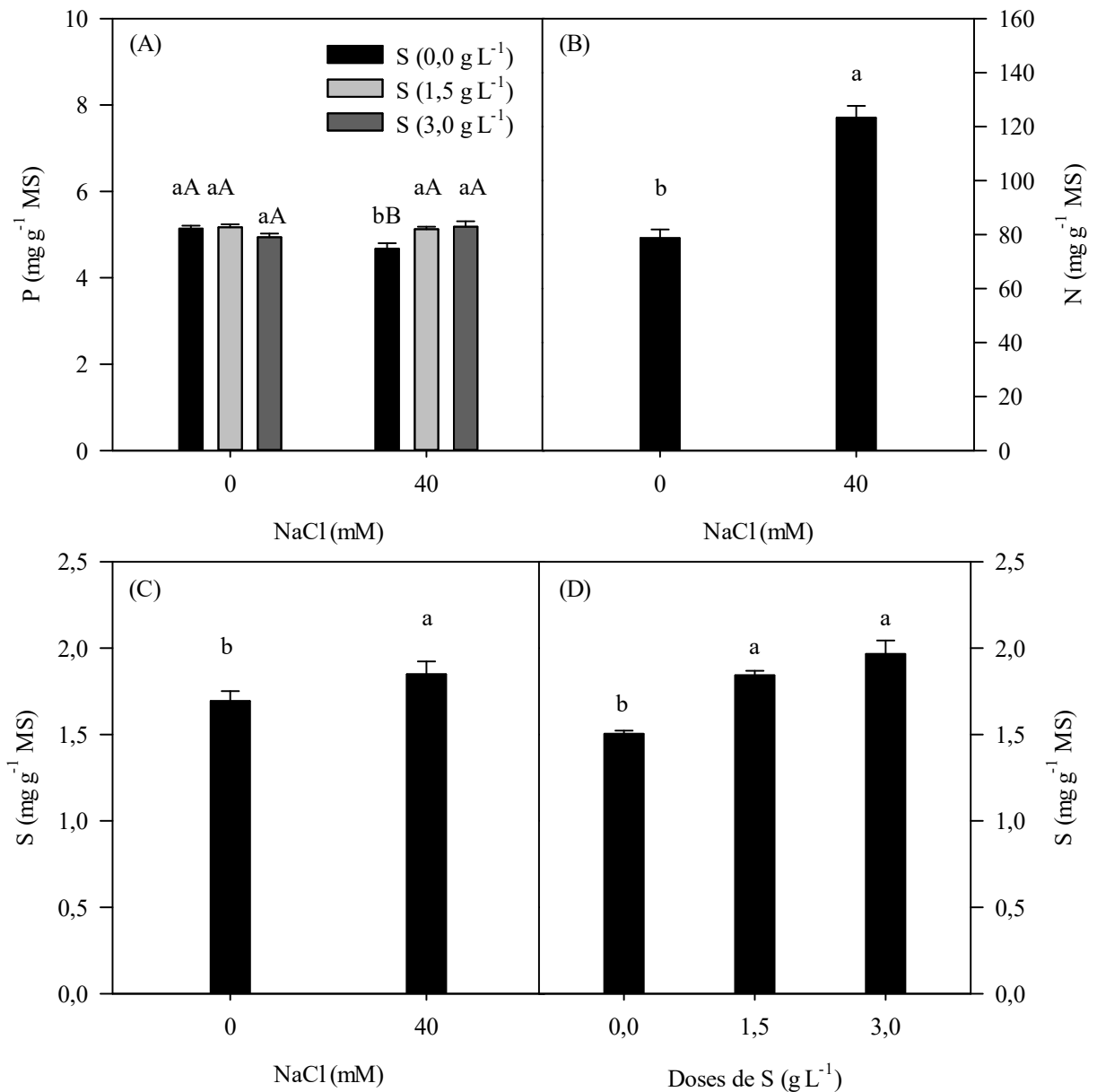


Figura 14. Teores de fósforo (P; A), nitrogênio (N; B) e enxofre (S; C e D) da parte aérea de plantas de alface cultivadas sob condições hidropônicas, na ausência ou presença de NaCl a 40 mM e adubadas com enxofre suplementar nas doses de 0,0; 1,5 e 3,0 g L⁻¹. Para o gráfico com interação dos tratamentos, as médias seguidas por letras minúsculas diferentes, em uma mesma dose de enxofre, ou por letras maiúsculas diferentes, em um mesmo nível de salinidade, diferem significativamente entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. Para os gráficos sem interação, as médias seguidas por letras minúsculas diferentes, diferem significativamente entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. As barras representam o erro padrão.

Os resultados obtidos no presente trabalho concordam com os observados por Santos et al. (2017), que verificaram um aumento nos teores de S na parte aérea de plantas de

tomateiro quando submetidas ao estresse salino. Por outro lado, a salinidade não exerceu influência sobre os teores de S em plantas de alface (SOARES et al., 2016) e de tomateiro (FREIRE et al., 2010), evidenciando que em condições de salinidade as respostas quanto aos teores de S variam de acordo com a espécie e as condições experimentais (LACERDA et al., 2016). Por fim, Nazar et al. (2014) e Matraszek et al. (2016a) verificaram em plantas de mostarda e de trigo, respectivamente, que a suplementação com enxofre promoveu incrementos nos teores desse elemento, fato aqui observado nas plantas de alface.

Os teores de Mg^{2+} da parte aérea das plantas de alface foram alterados isoladamente pelos fatores estudados, sendo reduzidos em 11% em função do estresse salino (Figura 15A) e aumentados em 12,7%, em média, pela adubação suplementar com enxofre, independentemente da dose empregada (Figura 15B). Com relação aos efeitos da salinidade nos teores desse íon, os resultados foram semelhantes aos observados por Kasrati et al. (2014), em menta, e por Sghaier et al. (2015), em tamarisco, que observaram redução nos teores de Mg^{2+} com o aumento da salinidade. Por outro lado, diferentemente do observado no presente trabalho, Matraszek et al. (2016b), em plantas de mostarda, e Matraszek et al. (2017), em plantas de alface, não observaram nenhuma influência do fornecimento de enxofre suplementar nos teores de Mg^{2+} .

Os teores de Ca^{2+} foram influenciados somente pela adubação suplementar com enxofre na dose de $1,5 \text{ g L}^{-1}$, com um aumento de 17,4%, em relação ao tratamento em ausência de adubação suplementar com esse nutriente (Figura 15C). Os resultados obtidos no presente estudo contrariam os observados por Matraszek et al. (2017), que verificaram uma redução nos teores de Ca^{2+} em plantas de alface, quando submetidas a doses crescentes de enxofre. Por outro lado, concordam com os obtidos por Matraszek et al. (2016b), que observaram incrementos nos teores de Ca^{2+} em plantas de mostarda quando estas foram submetidas a doses crescentes de enxofre. Apesar de estudos demonstrarem que a salinidade ocasiona uma redução nos teores de Ca^{2+} nas plantas de alface (DALASTRA, 2017; GONDIM et al., 2010), no presente trabalho os teores desse íon não foram afetados pela salinidade. O Ca^{2+} desempenha, pelo menos, dois papéis importantes na vida das plantas, um como constituinte das paredes celulares, e outro como sinalizador a estímulos ambientais (TAIZ et al., 2017).

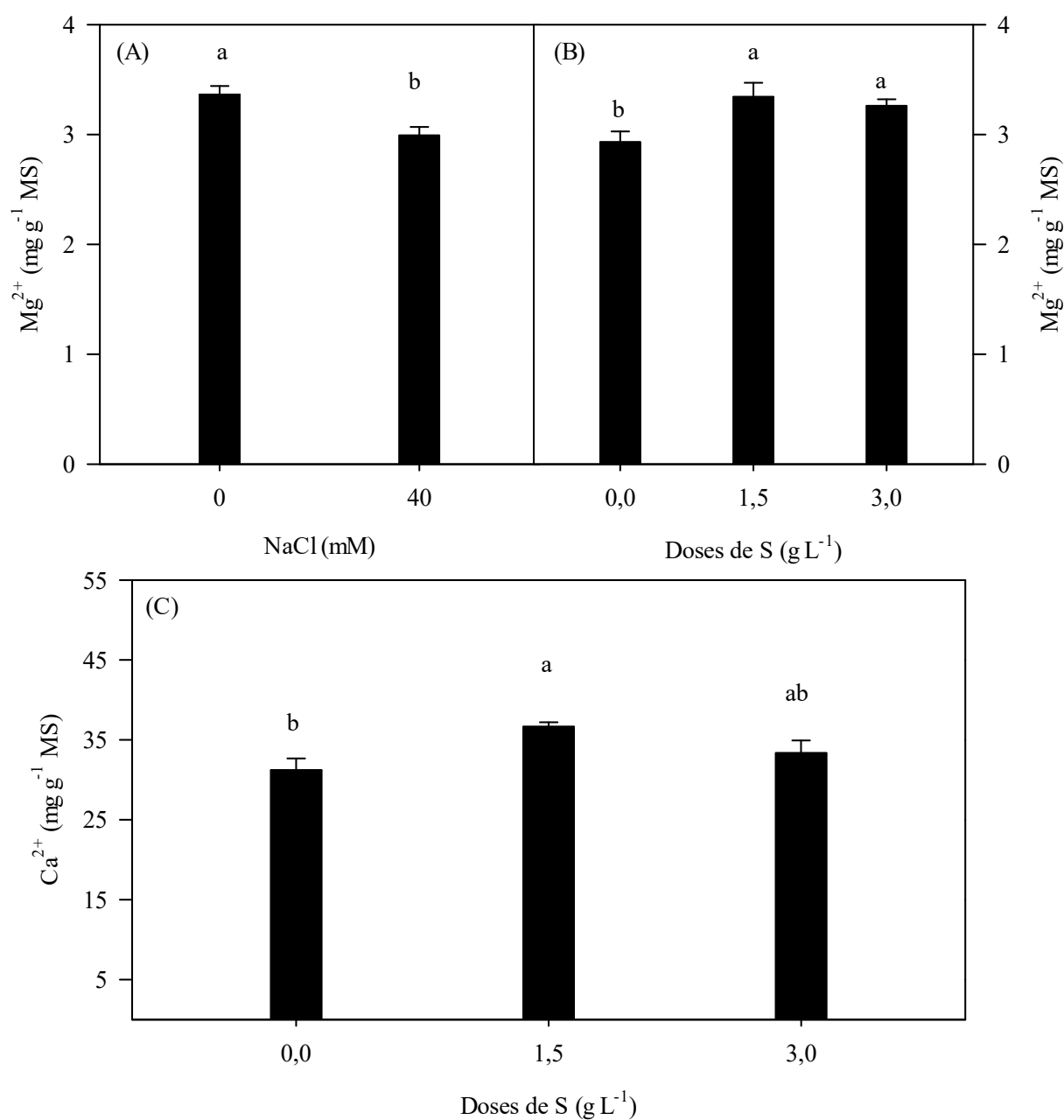


Figura 15. Teores de magnésio (Mg^{2+} ; A e B) e cálcio (Ca^{2+} ; C) da parte aérea de plantas de alfafa cultivadas sob condições hidropônicas, na ausência ou presença de NaCl a 40 mM e adubadas com enxofre suplementar nas doses de 0,0; 1,5 e 3,0 $g\ L^{-1}$. Médias seguidas por letras minúsculas diferentes diferem significativamente entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. As barras representam o erro padrão.

De acordo com a análise de variância, pode-se observar que os micronutrientes cobre (Cu), manganês (Mn), ferro (Fe) e zinco (Zn) foram afetados isoladamente pelos fatores de variação estudados, salinidade e suplementação com enxofre, porém não houve interação significativa entre esses dois fatores (Tabela 11).

Tabela 11. Resumo da análise de variância dos teores de cobre (Cu), manganês (Mn), ferro (Fe) e zinco (Zn) da parte aérea de plantas de alface hidropônica, cultivadas na presença ou ausência de NaCl a 40 mM e adubação suplementar com enxofre.

Causa da variação	GL	Quadrados médios			
		Cu	Mn	Fe	Zn
Salinidade (Sal)	1	78,952**	22648,62**	34079,29**	480,88**
Enxofre (Enx)	2	55,237**	1788,66**	32614,38**	394,65**
Sal x Enx	2	0,916 ^{ns}	428,96 ^{ns}	751,40 ^{ns}	20,64 ^{ns}
Erro	18	1,591	126,15	383,81	11,37
CV (%)		17,03	13,80	12,47	9,30

^{ns}; **: não significativo e significativo a 1%, respectivamente, pelo teste F.

Os teores de Cu na parte aérea das plantas de alface foram alterados isoladamente pela salinidade, com redução de 39%, em relação ao controle (Figura 16A), e pela adubação suplementar com enxofre, com uma redução média de 42%, em relação ao tratamento sem adubação suplementar (Figura 16B). Diversos estudos têm demonstrado que os teores de Cu são reduzidos em função da salinidade (PARIDA et al., 2016; TIAN et al., 2015; TALAAT et al., 2015). Conforme observado no presente estudo, os teores de Cu também foram reduzidos na parte aérea de plantas de capim tanzânia, quando estas foram submetidas a doses crescentes de enxofre (LUPP, 2017).

Os teores de Mn, da mesma forma que os de Cu, também foram reduzidos isoladamente pela salinidade, com uma redução de 55% em relação ao controle (Figura 16C), porém foram aumentados em 22% pelo tratamento com enxofre na dose de 1,5 g L⁻¹, em relação ao tratamento sem adubação suplementar (Figura 16D). As respostas observadas aqui com plantas de alface em relação ao fornecimento suplementar de enxofre corroboram as obtidos por Pratiwi, Aini e Soelistyono (2016), que verificaram um aumento nos teores de Mn em plantas de amendoim cultivadas sob doses crescentes de enxofre. Contrariando os resultados obtidos no presente estudo, alguns autores têm relatado que os teores de Mn aumentam em razão da salinidade (BHATT et al., 2008; LEE; VAN IERSEL, 2008; SALACHNA; ZAWADZIŃSKA; PODSIADŁO, 2016). Estudo recente tem apontado o Mn como importante alternativa para o cultivo de plantas sob estresse salino, visto que plantas de feijão-mungo, quando pulverizadas com esse elemento, apresentaram maior tolerância à salinidade (SHAHI; SRIVASTAVA, 2016).

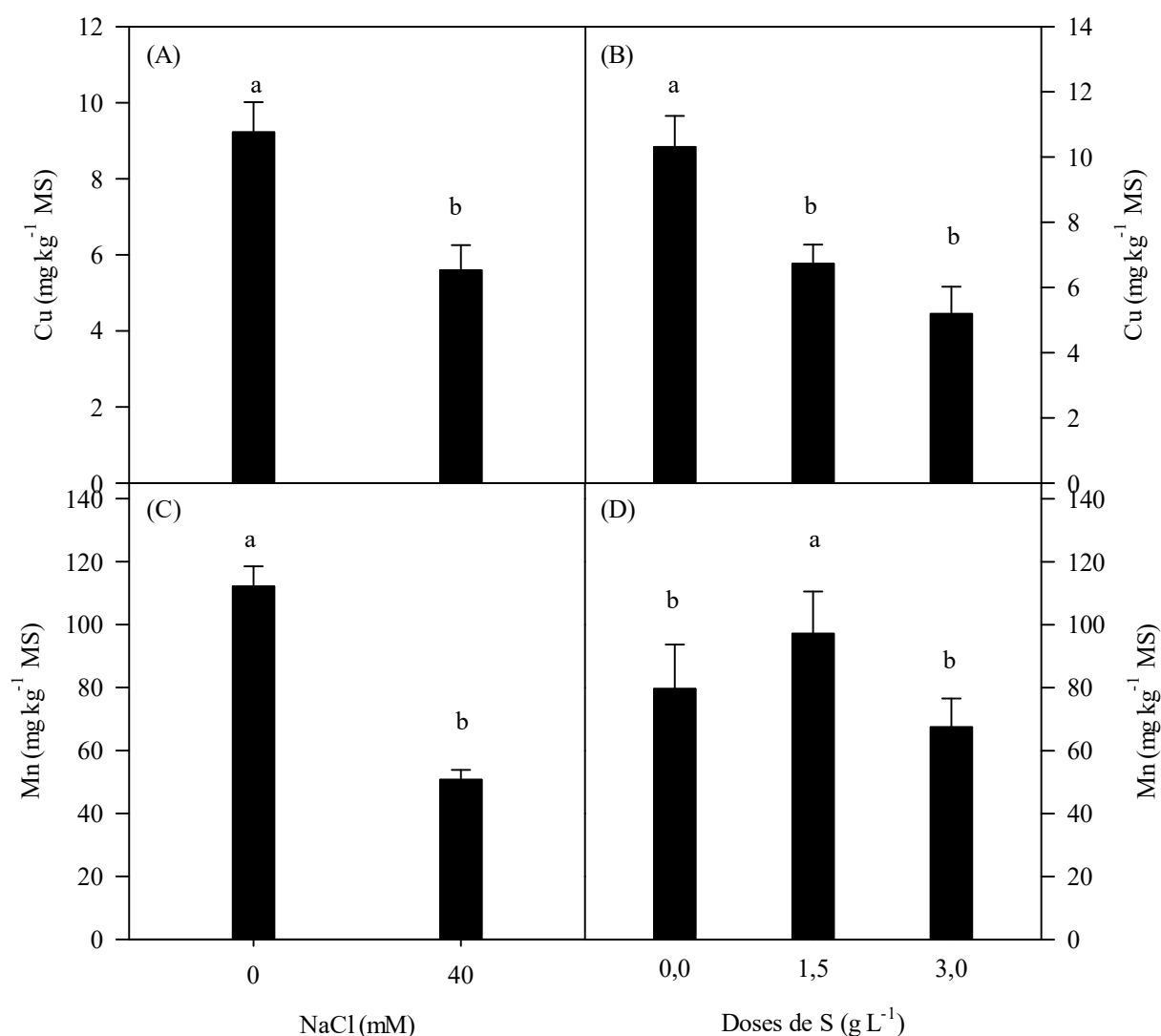


Figura 16. Teores de cobre (Cu; A e B) e manganês (Mn; C e D) da parte aérea de plantas de alface cultivadas sob condições hidropônicas, na ausência ou presença de NaCl a 40 mM e adubadas com enxofre suplementar nas doses de 0,0; 1,5 e 3,0 g L⁻¹. Médias seguidas por letras minúsculas diferentes, diferem significativamente entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. As barras representam o erro padrão.

Os teores de Fe e Zn foram afetados pelos fatores estudados de forma similar (Figura 17). Enquanto os teores de Fe foram reduzidos pela salinidade em 38%, em relação controle, os de Zn foram também reduzidos, porém em 22% (Figura 17A, B). Da mesma forma, ambos os teores desses micronutrientes foram reduzidos pela adubação suplementar com enxofre, porém, enquanto os teores de Fe foram reduzidos em 40 e 54% nas doses de 1,5 e 3,0 g L⁻¹ de enxofre suplementar, respectivamente, os de Zn foram reduzidos, em média, cerca de 27%, e de forma independente da dose aplicada (Figura 17C, D). Os resultados

observados no presente estudo concordam com os obtidos por Weisany et al. (2014) e Talaat et al. (2015), que, ao avaliarem o efeito do estresse salino em plantas de soja e feijão, respectivamente, verificaram que à medida que se aumentava a salinidade, os teores de Fe e Zn foram reduzidos. Por outro lado, o fornecimento de doses crescentes de enxofre também promoveu a redução dos teores de Fe e Zn, na parte aérea de plantas de capim tanzânia (LUPP, 2017), respostas essas que se assemelham às observadas no presente trabalho.

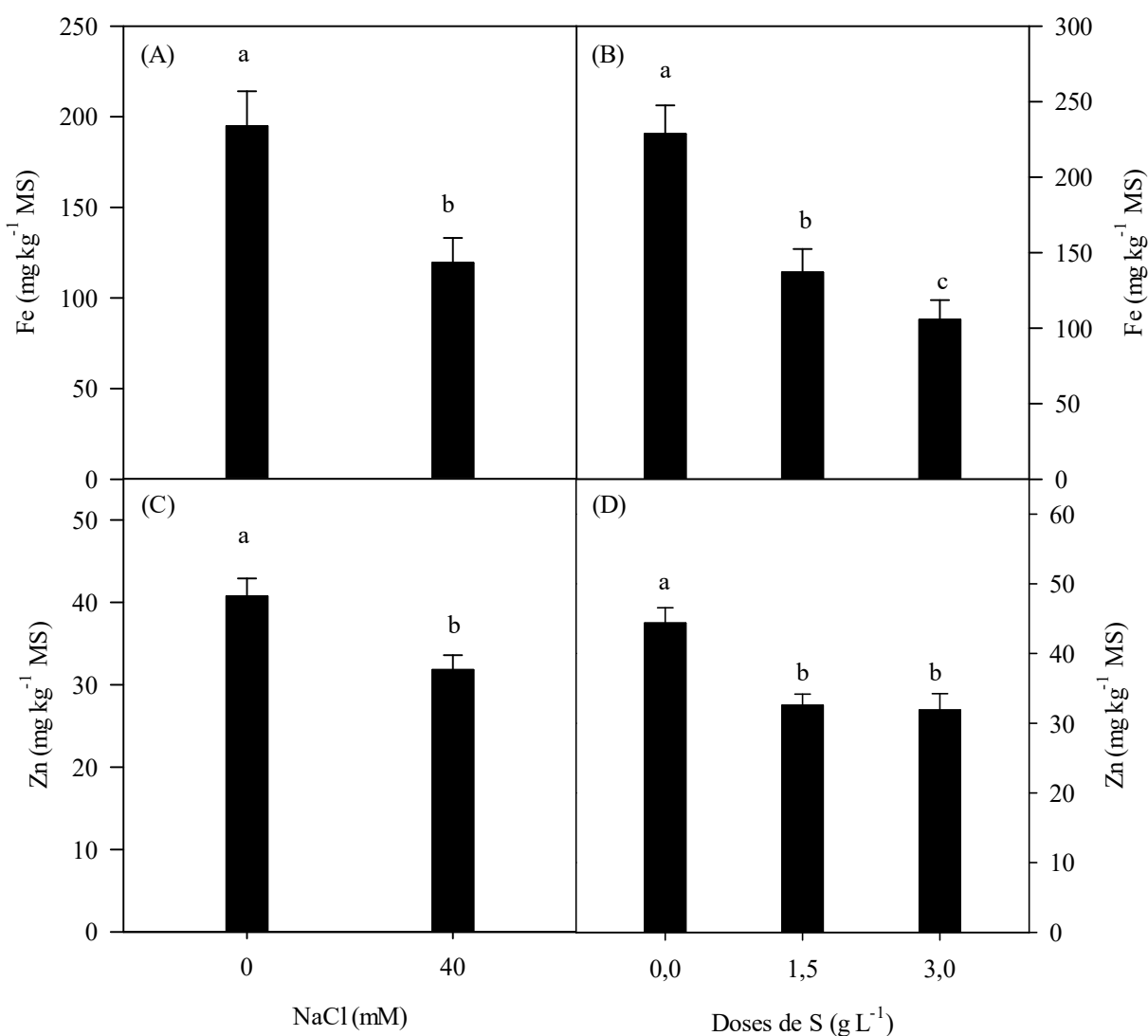


Figura 17. Teores de ferro (Fe; A e B), zinco (Zn; C e D) da parte aérea de plantas de alface cultivadas sob condições hidropônicas, na ausência ou presença de NaCl a 40 mM e adubadas com enxofre suplementar nas doses de 0,0; 1,5 e 3,0 g L⁻¹. Médias seguidas por letras minúsculas diferentes, diferem significativamente entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. As barras representam o erro padrão.

As reduções observadas nos teores de micronutrientes em função da salinidade podem ser atribuídas, provavelmente, à baixa solubilidade desses elementos em ambiente

salino (GRATTAN; GRIEVE, 1999) e/ou à redução na absorção de água (CHAKRABORTY; SAIRAM; BHATTACHARYA, 2012) e a danos a carreadores, bombas ou transportadores específicos (KHOLOVÁ et al., 2009).

4 CONCLUSÃO

A adubação suplementar com enxofre atenuou os efeitos deletérios da salinidade no crescimento das plantas de alface hidropônica e, isto se deveu as maiores atividades das enzimas antioxidantes, catalase e peroxidase do ascorbato, além de uma melhor absorção de fósforo e potássio e uma menor relação Na^+/K^+ .

REFERÊNCIAS

- ABBAS, T.; BALAL, R. M.; SHAHID, M. A.; PERVEZ, M. A.; AYYUB, C. M.; AQUEEL, M. A.; JAVAID, M. M. Silicon-induced alleviation of NaCl toxicity in okra (*Abelmoschus esculentus*) is associated with enhanced photosynthesis, osmoprotectants and antioxidant metabolism. **Acta Physiologiae Plantarum**, Warsaw, v. 37, p. 1-15, 2015.
- ABDALLAH, M.; DUBOUSSET, L.; MEURIOT, F.; ETIENNE P.; AVICE, J. C.; OURRY, A. Effect of mineral sulphur availability on nitrogen and sulphur uptake and remobilization during the vegetative growth of *Brassica napus* L. **Journal Experimental Botany**, Lancaster, v. 61, p. 2335–2346, 2010.
- ACOSTA-MOTOS, J. R.; ORTUÑO, M. F.; BERNAL-VICENTE, A.; DIAZ-VIVANCOS, P.; SANCHEZ-BLANCO, M. J.; HERNANDEZ, J. A. Plant Responses to Salt Stress: Adaptive Mechanisms. **Agronomy**, Basel, v. 7, p. 1-18, 2017.
- AHMAD, P., SARWAT, M., SHARMA, S. Reactive oxygen species. Antioxidants and signaling in plants. **Journal of Plant Biology**, South Korea, v. 51, p. 67–173, 2008.
- AHMAD, P.; AHANGER, M. A.; ALYEMENI, M. N.; WIJAYA, L.; ALAM, P.; ASHRAF, M. Mitigation of sodium chloride toxicity in *Solanum lycopersicum* L. by supplementation of jasmonic acid and nitric oxide. **Journal of Plant Interactions**, Turin, v. 13, p. 64-72, 2018.
- AKCIN, A.; YALCIN, E. Effect of salinity stress on chlorophyll, carotenoid content, and proline in *Salicornia prostrata* Pall. and *Suaeda prostrata* Pall. subsp. *prostrata* (Amaranthaceae). **Brazilian Journal of Botany**, São Paulo, v. 39, p. 101–106, 2016.
- ALEXIEVIA, V.; SERGIEV, I.; MAPELLI, S.; KARANOV, E. The effect of drought and ultraviolet radiation on growth and stress markers in pea and wheat. **Plant Cell and Environment**, Glasgow, v. 24, p. 1337-1344, 2001.
- ALVAREZ, V.; V. H.; ROSCOE, R.; KURIHARA, C. H.; PEREIRA, N. F. **Enxofre**. In: NOVAIS, R. F.; ALVAREZ V., V. H.; BARROS, N. F.; FONTES, R. L. F.; CANTARUTTI, R. B.; NEVES, J. C. L. (Eds.) *Fertilidade do solo*. Viçosa: SBCS, 2007. p. 595-644.
- ALVES, F. A. L.; SILVA S. L. F.; SILVEIRA, J. A. G.; PEREIRA, V. L. A. Efeito do Ca²⁺ externo no conteúdo de Na⁺ e K⁺ em cajueiros expostos a salinidade. **Revista Brasileira de Ciências Agrárias**, Recife, v. 6, p. 602-608, 2011.
- ANJANEYULU, E.; REDDY, P. S.; SUNITA, M.; KISHOR, P. B. K.; MERIGA, B. Salt tolerance and activity of antioxidative enzymes of transgenic finger millet overexpressing a vacuolar H(+)-pyrophosphatase gene (SbVPPase) from *Sorghum bicolor*. **Journal of plant physiology**, Netherlands, v. 171, p. 789-798, 2014.
- ASADA, K. Ascorbate peroxidase a hydrogen peroxide-scavenging enzyme in plants. **Physiologia Plantarum**, Umeå, v. 85, p. 235-241, 1992.

ASHRAF, M.; HARRIS, P. J. C. Photosynthesis under stressful environments: an overview. **Photosynthetica**, Czechoslovak, v. 51, p. 163-190, 2013.

ASTOLFI, S.; ZUCHI, S. Adequate S supply protects barley plants from adverse effects of salinity stress by increasing thiol contents. **Acta Physiologiae Plantarum**, Warsaw, v. 35, p. 175–181, 2013.

ATHAR, H.R.; KHAN, A.; ASHRAF, M. Exogenously applied ascorbic acid alleviates salt induced oxidative stress in wheat. **Environmental and Experimental Botany**, Netherlands, v. 63, p. 224-231, 2008.

AZEVEDO NETO, A. D.; GOMES FILHO, E.; PRISCO, J. T. **Salinity and oxidative stress**. In: KHAN, N.A.; SINGH, S. (Org.). Abiotic stress and plant responses. Aligarh: IK International Group, 2008, p. 58-82.

AYERS, R. S.; WESTCOT, D. W. **A qualidade da água na agricultura**. 2 ed. Campina Grande: UFPB, 1999. 153p.

BAETHGEN, W. E.; ALLEY, M. M. A manual colorimetric procedure for measuring ammonium nitrogen in soil and plant Kjeldahl digests. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, Georgia, v. 20, p. 961-969, 1989.

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

BELING, R. R. **Anuário brasileiro de hortaliças 2015** / Cleiton Evandro dos Santos ... [et al.]. – Santa Cruz do Sul: Editora Gazeta Santa Cruz, 2015. 68 p.

BEN AMOR, N.; BEN HAMED, K.; DEBEZA, A.; GRIGNONB, C.; ABDELLEY, C. Physiological and antioxidant responses of the perennial halophyte *Crithmum maritimum* to salinity. **Plant Science**, Netherlands, v. 168, p. 889-899, 2005.

BENDALY, A.; MESSEDI, D.; SMAOUI, A.; KSOURI, R.; BOUCHEREAU, A.; ABDELLEY, C. Physiological and leaf metabolome changes in the xerohalophyte species *Atriplex halimus* induced by salinity. **Plant Physiology and Biochemistry**, Netherlands, v. 103, p. 208-218, 2016.

BERTRAND, A.; BIPFUBUSA, M.; DHONT, C.; CHALIFOUR, F.-P.; DROUIN, P.; BEAUCHAMP, C. J. Rhizobial strains exert a major effect on the amino acid composition of alfalfa nodules under NaCl stress. **Plant Physiology and Biochemistry**, Netherlands, v.108, p. 344-352, 2016.

BEZERRA, M. E. J.; LACERDA, C. F.; SOUSA, G. G.; GOME, V. P. F.; MENSDE FILHO, P. F. Biomassa, atividade microbiana e FMA em rotação cultural milho/feijão-de-corda utilizando-se águas salinas. **Revista Ciência Agronômica**, Fortaleza, v. 41, p. 562-570, 2010.

BHATT M. J.; PATEL A. D.; BHATTI, P. M.; PANDEY, A. N. Effect of soil salinity on growth, water status and nutrient accumulation in seedlings of *Ziziphus mauritiana*

(Rhamnaceae). **Journal of Fruit and Ornamental Plant Research**, Poland, v. 16, p. 383–401, 2008.

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.

BLAT, S.F.; SANCHEZ, S.V.; ARAÚJO, J.A.C.; BOLONHEZI, D. Desempenho de cultivares de alface crespa em dois ambientes de cultivo em sistema hidropônico. **Horticultura Brasileira**, Brasília, v. 29, p. 135-138, 2011.

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

BOAS, L. V. V.; BRANDÃO, I. R.; SILVA, D. M.; SANTOS, M. de O.; SOUZA, K. R. D.; ALVES, J. D. Antioxidant metabolism of *Chenopodium quinoa* Willd. under salt stress. **Agrária**, Recife, v. 11, p.281-288, 2016.

BOHN, H. L.; BARROW, N. J.; RAJAN, S. S. S.; PARFITT, R. L. Reactions of inorganic sulfur in soils. In: TABATABAI, M.A. (Ed.), **Sulfur in Agriculture**, Madison, vol. 27, p. 233-249, 1986. (Agronomy Monograph, ASA, CSSA and ISSA, 1986.)

BRADFORD, M. M. A rapid and sensitive method for the quantification of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. **Analytical Biochemistry**, United States, v. 72, p. 246-254, 1976.

CALBO, A. G.; FERREIRA, M. D.; PESSOA, J. D. C. A leaf lamina compression method for estimating turgor pressure. **Hortscience**, United States, v. 45, p.418-423, 2010.

CAMPOS, H.; TREJO, C.; PEÑA-VALDIVIA, C. B.; GARCÍA-NAVA, R.; CONDE-MARTÍNEZ, F. V.; CRUZ-ORTEGA, M. R. Stomatal and non-stomatal limitations of bell pepper (*Capsicum annuum* L.) plants under water stress and re-watering: Delayed restoration of photosynthesis during recovery. **Environmental and Experimental Botany**, Netherlands, v. 98, p.56-64, 2014.

CANTABELLA, D.; PIQUERAS, A.; ACOSTA-MOTOS, J. R.; BERNAL-VICENTE, A.; HERNANDEZ, J. A.; DÍAZ-VIVANCOS, P. Salt-tolerance mechanisms induced in *Stevia rebaudiana* Bertoni: Effects on mineral nutrition, antioxidative metabolism and steviol glycoside content. **Plant Physiology and Biochemistry**, Netherlands, v.115, p. 484-496, 2017.

CAPITULINO, J. D.; SILVA, A. A. R.; LIMA, G. S.; NOBREGA, R. A.; NASCIMENTO, H. M.; SOARES, L. A. dos A. Aspectos fisiológicos e crescimento do algodoeiro ‘BRS topázio’ cultivado com águas salinas e adubação potássica. **Revista Verde de Agroecologia e Desenvolvimento Sustentável**, Campina Grande, v. 12, p. 267-272, 2017.

CARMONA, F. C.; ANGHINONI, I.; WEBER, E. J. **Salinidade da água e do solo e seus efeitos sobre arroz irrigado no Rio Grande do Sul**. Cachoeirinha, Instituto Rio Grandense

do Arroz/Estação Experimental, 2011, 54p. (Boletim técnico, 10).

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

CHAKRABORTY, K.; SAIRAM, R. K.; BHATTACHARYA, R. C. Differential expression of salt overly sensitive pathway genes determines salinity stress tolerance in Brassica genotypes. **Plant Physiology and Biochemistry**, Netherlands, v. 51, p. 90–101, 2012.

CHANDRA, N.; PANDEY, N. Influence of Sulfur Induced Stress on Oxidative Status and Antioxidative Machinery in Leaves of *Allium cepa* L. **International Scholarly Research Notices**, London, Article ID 568081, p. 1-9, 2014.

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

CHAWLA, S.; JAIN, S.; JAIN, V. Salinity induced oxidative stress and antioxidant system in salt-tolerant and salt-sensitive cultivars of rice (*Oryza sativa* L.). **Journal of Plant Biochemistry and Biotechnology**, India, v. 22, p. 27-34, 2013.

CHOUDHURY, F. K.; RIVERO, R.M.; BLUMWALD, E.; MITTLER, R. Reactive oxygen species, abiotic stress and stress combination. **The Plant Journal**, United Kingdom, v. 90, p. 856–867, 2017.

COELHO, D. S.; SIMÕES W. L.; SALVIANO, A. M.; SOUZA, M. A.; SANTOS, J. E. Acúmulo e distribuição de nutrientes em genótipos de sorgo forrageiro sob salinidade. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, Sete Lagoas, v. 16, p. 178-192, 2017.

COELHO, D. S.; SIMÕES, W. L.; SALVIANO, A. M.; MESQUITA, A. C.; ALBERTO, K. da C. Gas exchange and organic solutes in forage sorghum genotypes grown under different salinity levels. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, v. 22, p.231-236, 2018.

COVA, A. M. W.; FREITAS, F. T. O.; VIANA, P. C.; RAFAEL, M. R. S.; AZEVEDO NETO, A. D.; SOARES, T. M. Content of inorganic solutes in lettuce grown with brackish water in different hydroponic systems. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, v. 21, p.150-155, 2017.

CUNHA, J. R.; LIMA NETO, M. C.; CARVALHO, F. E.L.; MARTINS, M. O.; JARDIM-MESSEDER, D.; MARGIS-PINHEIRO, M.; SILVEIRA, J. A. G. Salinity and osmotic stress trigger different antioxidant responses related to cytosolic ascorbate peroxidase knockdown in rice roots. **Environmental and Experimental Botany**, Netherlands, v. 131, p. 58-67, 2016.

DALASTRA, C. **Nutrição e produção de alface americana em função da vazão, periodicidade de exposição e condutividade elétrica da solução nutritiva em sistema hidropônico**. 2017. 98 f. Tese de doutorado, Universidade estadual paulista, 2017.

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.

DIAS, N. D.; BLANCO, F. F. Efeitos dos sais no solo e na planta. In: GHEYI, H. R.; DIAS, N. S.; LACERDA, C. F. **Manejo da salinidade na agricultura: Estudos básicos e aplicados**. Fortaleza: Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia em Salinidade. p. 129-140, 2010.

DIAS, N. da S.; JALES, A. G. de O.; SOUSA NETO, O. N.; GONZAGA, M. I. da S.; QUEIROZ, Í. S. R.; PORTO, M. A. F. Uso de rejeito da dessalinização na solução nutritiva da alface, cultivada em fibra de coco. **Revista Ceres**, Viçosa, v. 58, p. 632-637, 2011a.

DIAS, N. DA S.; SOUSA NETO, O. N.; COSME, C. R.; JALES, G. DE O.; REBOUÇAS, J. R. L.; OLIVEIRA, A. M. Resposta de cultivares de alface à salinidade da solução nutritiva com rejeito salino em hidroponia. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, v. 15, p.991–995, 2011b.

DINAKAR, C.; DJILIANOV, D.; BARTELS, D. Photosynthesis in desiccation tolerant plants: energy metabolism and antioxidative stress defense. **Plant Science**, Netherlands, v. 182, p.29-41, 2012.

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

DUHAN, S.; KUMARI, A.; BALA, S.; SHARMA, N.; SHEOKAND, S. Effects of waterlogging, salinity and their combination on stress indices and yield attributes in pigeonpea (*Cajanus cajan* L. Millsp.) genotypes. **Indian Journal of Plant Physiology**, India, v. 23, p. 65–76, 2018.

EL-BELTAGI, H. S.; AHMED, S. H.; NAMICH, A. A. M.; ABDEL-SATTAR, R. R. Effect of salicylic acid and potassium citrate on cotton plant under salt stress. **Fresenius Environmental Bulletin**, Germany, v. 26, p. 1091-1100, 2017.

ESPASANDIN, F. D.; CALZADILLA, P. I.; MAIALE, S. J.; RUIZ, O. A.; SANSBERRO, P. A. Overexpression of the Arginine Decarboxylase Gene Improves Tolerance to Salt Stress in *Lotus tenuis* Plants. **Journal of Plant Growth Regulation**, Germany, v. 37, p. 156–165, 2018.

EYIDOGAN, F.; OZ, M. T. Effect of salinity on antioxidant responses of chickpea seedlings. **Acta Physiologiae Plantarum**, Warsaw, v. 29, p. 485-493, 2007.

FAO, Global soil status, processes and trends, In: **Status of the world's soil resources (SWRS) - Main report**, Rome, Italy, 2015.

FAGERIA, N. K.; STONE, L. F.; SANTOS, A. B. Melhoria para tolerância à salinidade. In: FRITSCH NETO, R.; BORÉM, A. (Orgs.). **Melhoramento de plantas para condições de estresse abióticos**. Visconde do Rio Branco: Suprema, 2011. p. 151-176.

FARHANGI-ABRIZA, S.; TORABIANB, S. Antioxidant enzyme and osmotic adjustment changes in bean seedlings as affected by biochar under salt stress. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, United States, v. 137, p. 64–70, 2017.

FAROOQ, M. A.; SAQIB, Z. A.; AKHTAR, J.; BAKHAT, H. F.; PASALA, R. K.; DIETZ, K. J. Protective Role of Silicon (Si) Against Combined Stress of Salinity and Boron (B) Toxicity by Improving Antioxidant Enzymes Activity in Rice. **Silicon**, Germany, sv, p. 1-5, 2015.

FARSHIDI, M.; ABDOLZADEH, A.; SADEGHIPOUR, H. R. Silicon nutrition alleviates physiological disorders imposed by salinity in hydroponically grown canola (*Brassica napus* L.) plants. **Acta Physiologiae Plantarum**, Warsaw, v. 34, p. 1779-1788, 2012.

FASCIGLIONE, G.; CASANOVAS, E. M.; QUILLEHAUQUYA, V.; YOMMI, A. K.; GONI, M. G.; ROURA, S. I.; BARASSI, C. A. *Azospirillum* inoculation effects on growth, product quality and storage life of lettuce plants grown under salt stress. **Scientia Horticulturae**, Netherlands, v. 195, p.154–162, 2015.

FATMA, M.; ASGHER M.; MASOOD, A.; KHAN, N. A. Excess sulfur supplementation improves photosynthesis and growth in mustard under salt stress through increased production of glutathione. **Environmental and Experimental Botany**, Netherlands, v. 107, p. 55–63, 2014.

FEIJÃO, A. R.; SILVA, J. C. B.; MARQUES, E. C.; PRISCO, J. T.; GOMES-FILHO, E. Efeito da nutrição de nitrato na tolerância de plantas de sorgo sudão à salinidade. **Revista Ciência Agronômica**, Fortaleza, v. 42, p. 675-683, 2011.

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**, Netherlands, v. 56, p. 172- 176, 2012.

FLOWERS, T. J; COLMER, T. D. Salinity tolerance in halophytes. **New Phytologist**, Brighton, v. 179, p. 945-963, 2008.

FLOWERS, T. J.; COLMER, T. D. Plant salt tolerance: Adaptations in halophytes. **Annals of Botany**, United Kingdom, v. 115, p. 327–331, 2015.

Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). **Statistics division**. Disponível em: < http://faostat3.fao.org/browse/rankings/commodities_by_regions/E e http://faostat3.fao.org/browse/rankings/countries_by_commodity/E >. Acesso em: 11 de dezembro de 2016.

FOYER, C.H.; NOCTOR, G. Ascorbate and glutathione: the heart of the redox hub. **Plant Physiology**, United States, v.155, p. 2-18, 2011.

FOYER, C.H.; NOCTOR, G. Redox signaling in plants. **Antioxidants & Redox Signaling**, United States, v.18, p. 2087-2090, 2013.

FREIRE, A. L. de O.; SARAIVA, V. P.; MIRANDA, J. R. P.; BRUNO, G. B. Crescimento, acúmulo de íons e produção de tomateiro irrigado com água salina. **Semina: Ciências Agrárias**, Londrina, v. 31, p. 1133-1144, 2010.

FREIRE, J. L. O.; DIAS, T. J.; CAVALCANTE, L. F.; FERNADES P. D.; LIMA NETO, A. J. Rendimento quântico e trocas gasosas em maracujazeiro amarelo sob salinidade hídrica, biofertilização e cobertura morta. **Revista Ciência Agronômica**, Fortaleza, v. 45, 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**, Londrina, v. 34, p. 3341-3352, 2013.

FREITAS, V. S. Metabolismo das poliaminas e do etileno e indução do sistema de defesa antioxidativa em genótipos de milho com tolerância diferencial ao estresse salino. 2015. 137 f. Tese de doutorado – Universidade Federal do Ceará, 2015.

FURLANI, P.R. **Instruções para o cultivo de hortaliças de folhas pela técnica de hidroponia – NFT**. Campinas: Instituto Agrônômico, 1998. 30p. (Documentos IAC, 168).

FURTADO, G. de F.; CAVALCANTE, A. R.; CHAVES, L. H. G.; SANTOS JÚNIOR, J. A.; GHEYI, H. R. Growth and Production of Hydroponic Pepper under Salt Stress and Plant Density. **American Journal of Plant Sciences**, United States, v. 8, p. 2255-2267, 2017.

GADELHA, C. G.; MIRANDA R. de S.; ALENCAR N. L. M.; COSTA J. H.; PRISCO J. T.; GOMES-FILHO E. Exogenous nitric oxide improves salt tolerance during establishment of *Jatropha curcas* seedlings by ameliorating oxidative damage and toxic ion accumulation. **Journal of Plant Physiology**, Netherlands, v. 212, p. 69-79, 2017.

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

GARCÍA-CAPARRÓS, P.; LLANDERAL, A.; PESTANA, M.; CORREIA, P. J.; LAO, M. T. Tolerance mechanisms of three potted ornamental plants grown under moderate salinity. **Scientia Horticulturae**, Netherlands, v. 201, p. 84–91, 2016.

GARG, N., MANCHANDA, G. ROS generation in plants: boon or bane? **Plant Biosystems**, United Kingdom, v. 143, p. 88–96, 2009.

GARG, N.; BHANDARI, P.; Silicon nutrition and mycorrhizal inoculations improve growth, nutrient status, K⁺/Na⁺ ratio and yield of *Cicer arietinum* L. genotypes under salinity stress. **Plant Growth Regulation**, Netherlands, v. 78, p. 371–387, 2016.

GARRIDO, Y.; TUDELA, J. A.; MARÍN, A.; MESTRE, T.; MARTÍNEZ, V.; GIL, M. I. Physiological, phytochemical and structural changes of multi-leaf lettuce caused by salt stress. **Journal of the Science of Food and Agriculture**, United States, v. 94, p. 1592-1599, 2014.

GHEYI, H. R.; DIAS, N. da S.; LACERDA, C. F. **Manejo da salinidade na agricultura: Estudos básicos e aplicados**. Fortaleza: INCT Sal, 2010. 472p.

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

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

GOMES do Ó, L. M.; SILVA, T. C.; SOUSA G. G.; SARAIVA, K. R.; SOUZA, M. V. P. Crescimento e solutos orgânicos do feijão-caupi submetido a níveis de salinidade da água de irrigação. **Revista Brasileira de Agricultura Irrigada**, Fortaleza, v. 11, p. 1934 - 1944, 2017.

GONDIM, A. R. O.; PEREIRA-FLORES, M. E.; MARTINEZ, H. E. P.; FONTES, P. C. R.; PEREIRA, P. R. G. Condutividade elétrica na produção e nutrição de alface em sistema de cultivo hidropônico NFT. **Bioscience Journal**, Uberlandia, v. 26, p.894-904, 2010.

GONDIM, F. A.; GOMES-FILHO, E.; COSTA, J. H.; ALENCAR, N. L. M.; PRISCO, J. T. Catalase plays a key role in salt stress acclimation induced by hydrogen peroxide pretreatment in maize. **Plant Physiology and Biochemistry**, Netherlands, v. 56, p. 62-71, 2012.

GONDIM, F. A.; MIRANDA, R. DE S.; GOMES-FILHO, E.; PRISCO, J. T. Enhanced salt tolerance in maize plants induced by H₂O₂ leaf spraying is associated with improved gas exchange rather than with non-enzymatic antioxidant system. **Theoretical and Experimental Plant Physiology**, United States, v. 25, p. 251-260, 2013.

GORJI, T.; TANIK, A.; SERTEL, E. Soil Salinity Prediction, Monitoring and Mapping Using Modern Technologies. **Procedia Earth and Planetary Science**, Netherlands, v. 15, p. 507–512, 2015.

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

GRIFFITH, O. W. Determination of glutathione and glutathione disulfide using glutathione reductase and 2-vinylpyridine. **Analytical Biochemistry**, United States, v. 106, p. 207-212, 1980.

GUIMARÃES, R. F. B.; NASCIMENTO, R.; RAMOS, J. G.; LIMA, S. C.; CARDOSO, J. A. F.; MELO, D. F. Acúmulo de fitomassa de cultivares de alface hidropônica submetidas à salinidade. **Revista Brasileira de Agricultura Irrigada**, Fortaleza, v. 11, p. 2141 - 2151, 2017.

- HANIN, M.; EBEL, C.; NGOM, M.; LAPLAZE, L.; MASMOUDI, K. New Insights on Plant Salt Tolerance Mechanisms and Their Potential Use for Breeding. **Frontiers in Plant Science**, Switzerland, v. 7, p. 1–17, 2016.
- HAVIR, E.; McHALE, N.A. Biochemical and developmental characterization of multiple forms of catalases in tobacco leaves. **Plant Physiology**, United States, v. 84, p. 450-455, 1987.
- HAWKESFORD, M.J.; HORST, W.; KICHEY, T.; LAMBERS, H.; SCHJOERRING, J.; MOLLER, I. S.; WHITE, P. Functions of macronutrients. In: MARSCHNER, P. (Ed.) **Marschner's mineral nutrition of higher plants**. 3rd ed. Oxford: Elsevier, 2012. p.135-189.
- HARTER, L. S. H.; HARTER, F. S.; DEUNER, C.; MENEGHELLO, G. E.; VILLELA, F. A. Salinidade e desempenho fisiológico de sementes e plântulas de mogango. **Horticultura Brasileira**, Brasília, v.32, p. 80-85, 2014.
- HASANUZZAMAN, M.; NAHAR, K.; ANEE, T. I.; KHAN, M. I. R.; FUJITA, M. Silicon-mediated regulation of antioxidant defense and glyoxalase systems confers drought stress tolerance in *Brassica napus* L. **South African Journal of Botany**, África do Sul, v.115, p.50–57, 2018.
- HEATH, R. L.; PACKER, L. Photoperoxidation in isolated chloroplasts. I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. **Archives of Biochemistry and Biophysics**, United States, v.125, p. 385-395, 1968.
- HODGE, J. E.; HOFREITER, B. R. Determination of reducing sugars and carbohydrates. In: WILSTER, R.L.; WOLFROM, M.L. (Ed.). **Methods in carbohydrates chemistry**. New York: Academic Press, v. 1, p. 380-394, 1962.
- HOROWITZ, N. **Oxidação e eficiência agrônômica do enxofre elementar em solos do Brasil**. 2003. Tese (Doutorado) – Programa de Pós-Graduação em Ciência do Solo, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2003.
- HORVÁTH, E.; BRUNNER, S.; BELA, K.; PAPDI, C.; SZABADOS, L.; TARI, I.; CSISZÁR, J. Exogenous salicylic acid-triggered changes in the glutathione transferases and peroxidases are key factors in the successful salt stress acclimation of *Arabidopsis thaliana*. **Functional Plant Biology**, Australia, v. 42, p.1129–1140, 2015.
- HOSSAIN, D.; INAFUKU, M.; IWASAKI, H.; TAIRA, N.; MOSTOFA, M. G.; OKU, H. Differential enzymatic defense mechanisms in leaves and roots of two true mangrove species under long-term salt stress. **Aquatic Botany**, Netherlands, v. 142, p. 32-40, 2017.
- HOSSAIN, M. S.; DIETZ, KARL-JOSEF. Tuning of Redox Regulatory Mechanisms, Reactive Oxygen Species and Redox Homeostasis under Salinity Stress. **Frontiers in Plant Science**, Switzerland, v. 7, p. 1-15, 2016.
- Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE). **Censo agropecuário 2006**. Disponível em: <http://www.ibge.gov.br/home/estatistica/economia/agropecuaria/censoagro/>. Acesso

em: 11 de dezembro de 2017.

JASIM, A. H.; AL-TIMMEN W. M. A. The effect of mulch and fertilizers on broccoli (*Brassica oleracea* L. Var. Italica) oxidants and antioxidants. **Net Journal of Agricultural Science**, Nigeria, v. 2, p. 124-130, 2014.

JI, T.; LI, S.; HUANG, M.; DI, Q.; WANG, X.; WEI, M.; SHI, Q.; LI, Y.; GONG, B.; YANG, F. Overexpression of Cucumber Phospholipase D alpha Gene (CsPLD α) in Tobacco Enhanced Salinity Stress Tolerance by Regulating Na⁺-K⁺ Balance and Lipid Peroxidation. **Frontiers in Plant Science**, Switzerland, v. 8:499, p. 1-15, 2017.

JIANG, C.; ZU, C.; LU, D.; ZHENG, Q.; SHEN, J.; WANG, H.; LI, D. Effect of exogenous selenium supply on photosynthesis, Na⁺ accumulation and antioxidative capacity of maize (*Zea mays* L.) under salinity stress. **Scientific Reports**, United Kingdom, v. 7:42039, p. 1-14, 2017.

KAFI, M.; NABATI, J.; MASOUMI, A.; MOHAMMAD, Z. M. Effect of salinity and silicon application on oxidative damage of sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench.]. **Pakistan Journal of Botany**, Paquistão, v. 43, p. 2457-2462, 2011.

KAR, M.; MISHRA, D. Catalase, peroxidase, and polyphenoloxidase activities during rice leaf senescence. **Plant Physiology**, United States, v. 57, p. 315-319, 1976.

KARAMANOS, A. J. The involvement of proline and some metabolites in water stress and their importance as drought resistance indicator. **Bulgarian Journal of Plant Physiology**, Bulgarian, v.21, p. 98-100, 1995.

KAUR, H.; BHARDWAJ, R. D.; GREWAL, S. K. Mitigation of salinity-induced oxidative damage in wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings by exogenous application of phenolic acids. **Acta Physiologiae Plantarum**, Warsaw, v. 39, p. 1-15, 2017.

KARUPPANAPANDIAN, T.; JUN-CHEOL, M.; CHANGSOO, K.; KUMARIAH, M.; WOOK, K. Reactive oxygen species in plants: their generation, signal transduction, and scavenging mechanisms. **Australian Journal of Crop Science**, Australia, v. 5, p.709-725, 2011.

KASRATI, A.; JAMALI, C. A.; BEKKOUCHEA, K.; WOHLMUTHC, H.; LEACH, D.; ABBADA, A. Plant growth, mineral nutrition and volatile oil composition of *Mentha suaveolens* subsp. timija (Briq.) Harley cultivated under salt stress conditions. **Industrial Crops and Products**, Netherlands, v. 59, p. 80-84, 2014.

KHAN, N. A.; ANJUM, N. A.; NAZAR, R.; IQBAL, N. Increased activity of ATPsulfurylase, contents of cysteine and glutathione reduce high cadmium-induced oxidative stress in high photosynthetic potential mustard (*Brassica juncea* L.) cultivar. **Russian Journal of Plant Physiology**, Russian Federation, v. 56, p. 670-677, 2009.

KHAN, M. I. R.; ASGHER, M.; IQBAL, N.; KHAN, N. A. **Potentiality of sulphur-containing compounds in salt stress tolerance**. In: Ahmad P, Azzoz MM, Prasad MNV

(eds) Ecophysiology and Responses of Plants Under Salt Stress. Springer, New York, 2013. 443–472p.

KHAN, N. A.; KHAN, M. I. R.; ASGHER, M.; FATMA, M.; MASOOD, A.; SYEED, S. Salinity Tolerance in Plants: Revisiting the Role of Sulfur Metabolites. **Journal Plant Biochemistry & Physiology**, United States, v. 2, p. 1-8, 2014.

KHAN, A.; ANWAR, Y.; HASAN, M.; IQBAL, A.; ALI, M.; ALHARBY, H. F.; HAKEEM, K. R.; HASANUZZAMAN, M. Attenuation of Drought Stress in Brassica Seedlings with Exogenous Application of Ca^{2+} and H_2O_2 . **Plants (Basel)**, Suíça, v. 6, p. 1-13 2017.

KHOLOVÁ J., SAIRAM, R. K.; MEENA, R. C.; SRIVASTAVA, G. C. Response of maize genotypes to salinity stress in relation to osmolytes and metal-ions contents, oxidative stress and antioxidant enzymes activity. **Biologia Plantarum**, Netherlands, v. 53, p. 249–256, 2009.

KUMAR, V.; KHARE, T. Differential growth and yield responses of salt-tolerant and susceptible rice cultivars to individual (Na^+ and Cl^-) and additive stress effects of NaCl. **Acta Physiologiae Plantarum**, Warsaw, v. 38, p. 1-9, 2016.

LACERDA, C. F.; COSTA, R. N. T.; BEZERRA, M. A.; NEVES, A. L. R.; SOUSA, G. G.; GHEYI, H. R. Estratégias de manejo para uso de água salina na agricultura. In: GHEYI, H. R.; DIAS, N. da S.; LACERDA, C. F.; GOMES FILHO, E. **Manejo da salinidade na agricultura: Estudo básico e aplicados** (2.ed.). Fortaleza, INCTSal, 2016, p.337-352.

LAW, M.Y.; CHARLES, S.A.; HALLIWELL, B. Glutathione and ascorbic acid in spinach (*Spinacia oleracea*) chloroplasts. The effect of peroxide hydrogen and paraquat. **Biochemical Journal**, United Kingdom, v. 210, p. 899-903, 1983.

LEE, M. K.; VAN IERSEL, M. W. Sodium chloride effects on growth, morphology, and physiology of chrysanthemum (*Chrysanthemum ×morifolium*). **HortScience**, United States, v. 43, p. 1888–1891, 2008.

LI, N.; WANG, X.; MA, B.; DU, C.; ZHENG, L.; WANG, Y. Expression of a Na^+/H^+ antiporter RtNHX1 from a recretohalophyte *Reaumuria trigyna* improved salt tolerance of transgenic *Arabidopsis thaliana*. **Journal of Plant Physiology**, Netherlands, v. 218, p. 109-120, 2017.

LIMA, N. da S.; MORAIS, M. B.; FRANÇA e SILVA, Ê. F.; CAMARA, T. R.; WILLADINO, L. Production and antioxidative metabolism in bell pepper grown with saline water in hydroponic system. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, v. 21, p.675-680, 2017.

LIMA, N. da S.; FRANÇA E SILVA, Ê. F.; MENEZES, D.; CAMARA, T. R.; WILLADINO, L. G. Fruit yield and nutritional characteristics of sweet pepper grown under salt stress in hydroponic system. **Revista Caatinga**, Mossoró, v. 31, p. 297 – 305, 2018.

LIN, C. C.; KAO, C. H. Osmotic stress-induced changes in cell wall peroxidase activity and hydrogen peroxide level in roots of rice seedlings. **Plant Growth Regulation**, Netherlands, v. 37, p. 177- 183, 2002.

LONGO, V.; VALIZADEH, K. R.; MICHALETTI, A.; TOORCHI, M.; ZOLLA, L.; RINALDUCCI, S. Proteomic and Physiological Response of Spring Barley Leaves to Cold Stress. **International Journal of Plant Biology & Research**, United States, v. 5, p. 1061, 2017.

LUPP, R. M. **Suprimento de enxofre e o estresse causado pelo excesso de zinco no capim tanzânia**. Dissertação (mestrado), USP/Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz, Piracicaba, 2017, 99 p.

MAATHUIS, F. J. M. Monovalent cation transporters; establishing a link between bioinformatics and physiology. **Plant and Soil**, Netherlands. v. 301, p. 1-15, 2007.

MAATHUIS, F. J. M.; DIATLOFF, E. Roles and functions of plant mineral nutrients. In: MAATHUIS, F. J. M. (ed.). **Plant mineral nutrients: methods and protocols. Methods in Molecular Biology**, v. 953, p. 1-21, 2013.

MAHMOUDI, H.; KADDOUR, R.; HUANG, J.; NASRI, N.; OLFA, B.; M'RAH, S.; HANNOUFA, A.; LACHAÂL, M.; OUEGHI, Z. Varied tolerance to NaCl salinity is related to biochemical changes in two contrasting lettuce genotypes. **Acta Physiologiae Plantarum**, Warsaw, v. 33, p.1613–1622, 2011.

MAHOUACHI, J. Long-term salt stress influence on vegetative growth and foliar nutrient changes in mango (*Mangifera indica* L.) seedlings. **Scientia Horticulturae**, Netherlands, v. 234, p. 95–100, 2018.

MAIA, J. M. M.; SILVA, S. L. F.; VOIGT, E. L.; MACÊDO, C. E. C.; 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 Brasílica**, Belo Horizonte, v. 26, p. 342-349, 2012.

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

MARSCHNER, H. **Mineral nutrition of higher plants**. 3. ed. London: Elsevier, 2012, 651p.

MATRASZEK, R.; HAWRYLAK-NOWAK, B.; CHWIL, S.; CHWIL, M. Macronutrient composition of nickel-treated wheat under different sulfur concentrations in the nutrient solution. **Environmental Science and Pollution Research**, Germany, v. 23, p. 5902–5914, 2016a.

MATRASZEK, R.; HAWRYLAK-NOWAK, B.; CHWIL, S.; CHWIL, M. Interaction Between Cadmium Stress and Sulphur Nutrition Level on Macronutrient Status of *Sinapis alba* L. **Water Air Soil Pollut**, Netherlands, v. 227, p. 1-15, 2016b.

MATRASZEK, R.; HAWRYLAK-NOWAK, B.; CHWIL, S.; CHWIL, M. Macronutrient Balance of Nickel-Stressed Lettuce Plants Grown under Different Sulphur Levels. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, Georgia, v. 48, p. 1-15, 2017.

- MAVIA, M. S.; MARSCHNER, P.; CHITTLEBOROUGH, D. J.; COXC, J. W.; SANDERMANE, J. Salinity and Sodicity Affect Soil Respiration and Dissolved Organic Matter Dynamics Differentially in Soils Varying in Texture. **Soil Biology and Biochemistry**, United Kingdom, v. 45, p. 8-13, 2012.
- MAXIMO, E.; BENDASSOLI, J. A.; TRIVELIN, P. C. O.; ROSSETE, A. L. R. M.; OLIVEIRA, C.R.; PRESTES, C. V. Produção de sulfato de amônio duplamente marcado com os isótopos estáveis ^{15}N e ^{34}S . **Química Nova**, São Paulo, v. 28, p. 211-216, 2005.
- MENEZES, R. V.; AZEVEDO NETO, A. D.; RIBEIRO, M. de O.; COVA, A. M. W. Growth and contents of organic and inorganic solutes in amaranth under salt stress. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, Goiânia, v. 47, p. 22-30, 2017.
- MESQUITA, S. B. da S.; COSTA, R. S.; AMORIM, A. V.; LACERDA, C. F.; FONSECA A. M. Crescimento e composição do óleo essencial de malvariço cultivado sob salinidade e doses de biofertilizante. **Revista Agro@ambiente On-line**, Roraima, v. 11, p. 315-322, 2017.
- MIRANDA, R. de S.; MESQUITA, R. O.; COSTA, J. H.; ALVAREZ-PIZARRO, J. C.; PRISCO, J. T.; GOMES-FILHO, E. Integrative Control Between Proton Pumps and SOS1 Antiporters in Roots is Crucial for Maintaining Low Na^+ Accumulation and Salt Tolerance in Ammonium-Supplied *Sorghum bicolor*. **Plant and Cell Physiology**, United Kingdom, v. 58, p.522–536, 2017.
- MITTLER, R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. **Trends Plant Science**, Netherlands, v. 7, p. 405–410, 2002.
- MOLLER, I. M.; JENSEN, P. E.; HANSSON, A. Oxidative modifications to cellular components in plants. **Annual Review of Plant Biology**, United States, v. 58, p. 459-481, 2007.
- MONÇÃO, O. P.; RIBEIRO, J. J.; MOSCON, E. S.; OLIVEIRA, D. N. S.; NASCIMENTO NETO, J. G. Produtividade da cultura da melancia sob diferentes doses de potássio no município de Santa Rita de Cássia – BA. **Enciclopédia Biosfera**, Jandaia, v. 8, p. 1423-1424, 2012.
- MORAES, D. P.; FERNANDES, A. L. M.; DIAS, N. da S.; COSME, C. R.; SOUZA NETO, O. N. Rejeito salino e solução nutritiva em alface cultivada em sistema hidropônico. **Magistra**, Cruz das Almas – BA, v. 26, p. 353-360, 2014.
- MUCHATE, N. S., NIKALJE, G. C., RAJURKAR, N. S., SUPRASANNA, P.; NIKAM, T. D. Plant Salt Stress: Adaptive Responses, Tolerance Mechanism and Bioengineering for Salt Tolerance. **Botanical Review**, v. 82, p. 371–406, 2016.
- MUNNS, R.; TESTER, M. Mechanisms of Salinity Tolerance. **Annual Reviews of Plant Biology**, v. 59, p.651-681, 2008.
- MUNNS, R.; GILLIHAM, M. Salinity tolerance of crops - what is the cost? **New Phytologist**, Brighton, v. 208, p. 668–673, 2015.

NAHAR, K.; HASANUZZAMAN, M.; ALAM, M. M.; FUJITA, M. Roles of exogenous glutathione in antioxidant defense system and methylglyoxal detoxification during salt stress in mung bean. **Biologia Plantarum**, Netherlands, v. 59, p. 745-756, 2015.

NAKANO, Y.; ASADA, K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. **Plant and Cell Physiology**, United Kingdom, v. 22, p. 867-880, 1981.

NAZAR, R.; KHAN, M. I. R.; IQBAL, N.; MASOOD, A.; KHAN N. A. Involvement of ethylene in reversal of salt-inhibited photosynthesis by sulfur in mustard. **Physiologia Plantarum**, Umeå, v. 152, p. 331–344, 2014.

NAZAR, R; UMAR, S.; KHAN, N. A. Exogenous salicylic acid improves photosynthesis and growth through increase in ascorbate-glutathione metabolism and S assimilation in mustard under salt stress. **Plant Signaling & Behavior**, United States, v. 10, p. 1-10, 2015.

NEGRÃO, S.; SCHMÖCKEL, S. M.; TESTER, M. Evaluating physiological responses of plants to salinity stress. **Annals of Botany**, United Kingdom, v. 119, p. 1–11, 2017.

NELSON N. A photometric adaptation of the Somogyi method for the determination of glucose. **The Journal of Biological Chemistry**, South Korea, v. 153, p. 375-380, 1944.

NORTH, K. A.; KOPRIVA, S. **Sulphur in resistance to environmental stresses**. In: Hawkesford MJ, De Kok LJ (eds) *Sulphur in plants – an ecological perspective*. Springer, New York, 2007, p.143–168

OLIVEIRA, A. F.; OLIVEIRA, F. R. A. de; CAMPOS, M. de. S.; OLIVEIRA, M. K. T. de; MEDEIROS, J. F. de; SILVA, O. M. dos. P. da. Interação entre salinidade e fontes de nitrogênio no desenvolvimento inicial da cultura do girassol. **Revista Brasileira Ciência Agrária**, Recife, v. 5, p.479-484, 2010.

OLIVEIRA, F. DE A.; CARRILHO, M. J. S. DE O.; MEDEIROS, JOSÉ F.; MARACAJÁ, P. B.; OLIVEIRA, M. K. T. Desempenho de cultivares de alface submetidas a diferentes níveis de salinidade da água de irrigação. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, v. 15, p.771–777, 2011.

OLIVEIRA, F. A.; MARTINS, D. C.; OLIVEIRA, M. K. T.; SOUZA NETA, M. L.; RIBEIRO, M. S. S.; SILVA, R. T. Desenvolvimento inicial de cultivares de abóboras e morangas submetidas ao estresse salino. **Revista Agro@ambiente On-line**, Roraima, v. 8, p. 222-229, 2014.

PARIHAR, P.; SINGH, S.; SINGH, R.; SINGH, V. P.; PRASAD, S. M. Effect of salinity stress on plants and its tolerance strategies: a review. **Environmental Science and Pollution Research**, Germany, v. 22, p. 4056–4075, 2015.

PARIDA, A. K.; DAS, A. B. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, United States, v. 60, p.324-349, 2005.

PARIDA, A. K.; VEERABATHINI, S. K.; KUMARI, A.; AGARWAL, P. K. Physiological, Anatomical and Metabolic Implications of Salt Tolerance in the Halophyte *Salvadora persica* under Hydroponic Culture Condition. **Frontiers in Plant Science**, Switzerland, v. 7, p. 1-18, 2016.

PAULUS D; DOURADO NETO D; FRIZZONE J. A; SOARES T. M. Produção e indicadores fisiológicos de alface sob hidroponia com água salina. **Horticultura Brasileira**, Brasília, v. 28, p. 29-35, 2010.

PAULUS D; DOURADO NETO D; PAULUS E. Análise sensorial, teores de nitrato e de nutrientes de alface cultivada em hidroponia sob águas salinas. **Horticultura Brasileira**, Brasília, v. 30, p. 18-25, 2012.

PAVLOVIĆ, I.; PĚNČÍK, A.; NOVÁK, O.; VUJČIĆ, V.; BRKANAC, S. R.; LEPEDUŠ, H.; STRNAD, M.; SALOPEK-SONDI, B. Short-term salt stress in Brassica rapa seedlings causes alterations in auxin metabolism. **Plant Physiology and Biochemistry**, Netherlands, v. 125, p. 74-84, 2018.

PEDROSO, F. K. J. V.; PRUDENTE, D. A.; BUENO, A. C. R.; MACHADO, E. C.; RIBEIRO, R. V. Drought tolerance in citrus trees is enhanced by rootstock dependent changes in root growth and carbohydrate availability. **Environmental and Experimental Botany**, Netherlands, v. 101, p. 26 – 35, 2014.

PRATIWI, H.; AINI, N; SOELISTYONO, R. Effects of *Pseudomonas fluorescens* and sulfur on nutrients uptake, growth and yield of groundnut in an alkaline soil. **Journal of Degraded And Mining Lands Management**, Malang, v. 3, p. 507-516, 2016.

PRAXEDES, S. C.; DAMATTA, F. M.; LACERDA, C. F.; PRISCO, J. T.; GOMES-FILHO, E. Salt stress tolerance in cowpea is poorly related to the ability to cope with oxidative stress. **Acta Botanica Croatica**, Croatia, v. 73, p. 51–62, 2014.

RAHMAN, A.; HOSSAIN, MD. S.; MAHMUD, J.-AL.; NAHAR, K.; HASANUZZAMAN, M.; FUJITA, M. Manganese-induced salt stress tolerance in rice seedlings: regulation of ion homeostasis, antioxidant defense and glyoxalase systems. **Physiology and Molecular Biology of Plants**, India, v. 22, p. 291–306, 2016.

RAIJ, B. V. **Fertilidade do solo e manejo de nutrientes**. Piracicaba-SP: International Plant Nutrition Institute, 2011. 420p.

RAUSCH, T.; WACHTER, A. Sulphur metabolism: a versatile platform for launching defence operations. **Trends Plant Science**, Netherlands, v. 10, p.503–509, 2005.

REGES, K. da S. L.; VIANA, T. V. de A.; SOUSA, G. G.; SANTOS, F. S. S.; LACERDA, C. F. estresse salino em plantas de pimentão em sistema semi-hidropônico sob fertilização orgânica e mineral. **Revista Brasileira de Agricultura Irrigada**, Fortaleza, v. 11, p. 1813-1824, 2017.

RHEINHEIMER, D. S.; ALVAREZ, J. W. R.; OSORIO FILHO, B. D.; SILVA, L. S.; BORTOLUZZI, E. C. Resposta de culturas à aplicação de enxofre e a teores de sulfato num

solo de textura arenosa sob plantio direto. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 35, p. 562-569, 2005.

RIBEIRO, R. C.; DANTAS, B. F.; MATIAS, J. R.; PELACANI, C. R. Efeito do estresse salino na germinação e crescimento inicial de plântulas de *Erythrina velutina* Willd. (Fabaceae). **Gaia Scientia**, João Pessoa, v. 11, p.65-78, 2017.

RODRIGUES, L. R. F. **Técnicas de cultivo hidropônico e de controle ambiental no manejo de pragas, doenças e nutrição vegetal em ambiente protegido**. Jaboticabal: FUNEP, 2002. 762p.

SAIED, A. S.; SOHAIL, M.; GEBAUER, J.; BUERKERT, A. Response of *Grewia tenax* (Forssk.) Fiori to NaCl induced salinity. **European Journal of Horticultural Science**, Germany, v. 75, p. 42–50, 2010.

SALACHNA, P.; ZAWADZIŃSKA, A.; PODSIADŁO, C. Response of *Ornithogalum saundersiae* Bak. To salinity stress. **Acta Scientiarum Polonorum, Hortorum Cultus**, Poland, v. 15, n. 1, p. 123–134, 2016.

SANTANA, M. J.; CARVALHO, J. A.; SOUZA, K. J.; SOUSA, A. M. G.; VASCONCELOS, C. L.; ANDRADE, L. A. B. Efeitos da salinidade da água de irrigação na brotação e desenvolvimento inicial da cana-de-açúcar (*Saccharum* spp) e em solos com diferentes níveis texturais. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 31, p. 1470-1476, 2007.

SANTI, A., CARVALHO, M. A. C., CAMPOS, O. R., SILVA, A. F., ALMEIDA, J. L., MONTEIRO, S., Ação de material orgânico sobre a produção e características comerciais de cultivares de alface. **Horticultura Brasileira**, Brasília, v. 28, p. 87-90, 2010.

SANTOS, R. S.; DANTA, D. da C.; NOGHUEIRA, F. P.; DIAS, N. da S.; FERREIRA NETO, M.; GURGEL, M. T. Utilização de águas salobras no cultivo hidropônico da alface. **Irriga**, Botucatu, v. 15, p. 111-118, 2010a.

SANTOS, A. N.; SOARES, T. M.; SILVA, E. F. F.; SILVA, D. J. R.; MONTENEGRO, A. A. A. Cultivo hidropônico de alface com água salobra subterrânea e rejeito da dessalinização em Ibimirim, PE. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, v. 14, p.961–969, 2010b.

SANTOS, A. N.; FRANÇA e SILVA, Ê. F.; SILVA, G. F.; BEZERRA, R. R.; PEDROSA, E. M. R. Concentração de nutrientes em tomate cereja sob manejos de aplicação da solução nutritiva com água salobra. **Revista Ciência Agronômica**, Fortaleza, v. 48, p. 576-585, 2017.

SARABI, B.; BOLANDNAZAR, S.; GHADERI, N.; GHASHGHAIE, J. Genotypic differences in physiological and biochemical responses to salinity stress in melon (*Cucumis melo* L.) plants: Prospects for selection of salt tolerant landraces, **Plant Physiology and Biochemistry**, Netherlands, v. 119, p. 294-311, 2017.

SARMENTO, J. D. A.; MORAIS, P. L. D.; ALMEIDA, M. L. B.; SOUSA NETO O. N.; DIAS, N. da S. Qualidade e conservação da alface cultivada com rejeito da dessalinização. **Revista Caatinga**, Mossoró, v. 27, p. 90 – 97, 2014.

SCHMIDT, F. **Modificações morfológicas e metabólicas em gramínea e leguminosa forrageiras tropicais relativas ao suprimento de enxofre.** Piracicaba, 2012. 162p.

SGHAIER, D. B.; DUARTE, B.; BANKAJI, I.; CAÇADOR, I.; SLEIMI, N. Growth, chlorophyll fluorescence and mineral nutrition in the halophyte *Tamarix gallica* cultivated in combined stress conditions: Arsenic and NaCl. **Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology**, Netherlands, v. 149, p. 204-214, 2015.

SHAHI, S.; SRIVASTAVA, M. Foliar application of manganese for increasing salinity tolerance in mungbean. **International journal of applied biology and pharmaceutical technology**, India, v. 7, p. 148-153, 2016.

SHAN, C.; LIU, R. Exogenous hydrogen peroxide up-regulates the contents of ascorbate and glutathione in the leaves of *Vigna radiata* (Linn.) Wilczek. exposed to salt stress. **Brazilian Journal of Botany**, São Paulo, v. 40, p. 583–589, 2017.

SIDDIQUI, M. H.; MOHAMMAD, F.; KHAN, M. M. A.; AL-WHAIBI, M. H. Cumulative effect of nitrogen and sulphur on *Brassica juncea* L. genotypes under NaCl stress. **Protoplasma**, Germany, v. 249, p. 139–153, 2012.

SIDDIQUI, M. N.; MOSTOFA, M. G.; AKTER, M. M.; SRIVASTAVA, A. K.; SAYED, M. A.; HASAN, M. S.; TRAN, L.-S. P. Salt-induced toxicity impacts on growth and yield-potential of local wheat cultivars: Oxidative stress and ion toxicity are among the major determinants of salt-tolerant capacity. **Chemosphere**, United Kingdom, v. 187, p. 385-394, 2017.

SILVA JÚNIOR, J. M. T.; TAVARES, R. de C.; MENDES FILHO, P. F.; GOMES, V. F. F. Efeitos de níveis de salinidade sobre a atividade microbiana de um Argissolo Amarelo incubado com diferentes adubos orgânicos. **Revista Brasileira de Ciências Agrárias**, Recife, v. 4, p. 378-382, 2009.

SILVA, F. C. da. **Manual de análises químicas de solos, plantas e fertilizantes.** 2. ed. Brasília: EMBRAPA, 2009.

SINGH, H. P.; BATISH, D. R.; KOHLI, R.V.; ARORA, K. Arsenic-induced root growth inhibition in mung bean (*Phaseolus aureus* Roxb.) is due to oxidative stress resulting from enhanced lipid peroxidation. **Plant Growth Regulation**, Netherlands, v. 53, p. 65-73, 2007.

SOARES, T. M.; FRANÇA e SILVA, E. F.; DUARTE, S. N.; MELO, R. F.; JORGE C. de A.; BONFIM-SILVA, E. M. Produção de alface utilizando águas salinas em sistema hidropônico. **Irriga**, Botucatu, v. 12, p.235-248. 2007.

SOARES, T. M.; DUARTE, S. N.; SILVA, Ê. F. F.; JORGE, C. A. Combinação de águas doce e salobra para produção de alface hidropônica. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, v. 14, p.705–714, 2010.

SOARES, H. R. E.; SILVA, Ê. F. de F.; SILVA, G. F.; LIRA, R. M.; BEZERRA, R. R. Mineral nutrition of crisphead lettuce grown in a hydroponic system with brackish water. **Revista Caatinga**, Mossoró, v. 29, p. 656-664, 2016.

SOUZA, C. S.; BONETTI, A. M.; GOULART FILHO, L. R.; MACHADO, J. R. A.; LONDE, L. N.; BAFFI, M. A.; RAMOS, R. G.; VIEIRA, C. U.; KERR, W. E. Divergência genética entre genótipos de alface por meio de marcadores AFLP. **Bragantia**, Campinas, v. 66, p.11-16, 2007.

SOUZA, M. C. M R.; LACERDA, C. F.; AMORIM, A. V.; MENEZES, A. S. Influência da matéria orgânica e do ambiente no crescimento e acúmulo de solutos em *Morinda citrifolia* submetida à salinidade. **Revista Brasileira de Fruticultura**, Jaboticabal, v. 36, p. 704- 712, 2014.

SOUZA, R. S.; REZENDE, R.; HACHMANN, T. L.; LOZANO, C. S.; ANDRIAN, A. F. B. A.; FREITAS, P. S. L. Lettuce production in a greenhouse under fertigation with nitrogen and potassium silicate. **Acta Scientiarum. Agronomy**, Maringa, v. 39, p. 211-216, 2017b.

SOUZA, M. C. M. R.; MENEZES, A. S.; COSTA, R. S.; AMORIM, A. V.; LACERDA, C. F.; RIBEIRO, M. da S. de S. Tolerância à salinidade e qualidade de mudas de noni sob diferentes ambientes e matéria orgânica. **Revista Brasileira de Agricultura Irrigada**, Fortaleza, v. 11, p. 2052 - 2062, 2017a.

STAGNARI, F.; GALIENE, A.; PISANTE, M. Shading and nitrogen management affect quality, safety and yield of greenhouse-grown leaf lettuce. **Scientia Horticulturae**, Netherlands, v. 192, p. 70-79, 2015.

STIPP, S. R.; CASARIN, V. A **importância do enxofre na agricultura brasileira**. Informações Agronômicas N° 129, 2010, 7p.

SUO, J.; ZHAO, Q.; DAVID, L.; CHEN, S.; DAI, S. Salinity response in chloroplasts: Insights from gene characterization. **International Journal of Molecular Sciences**, Switzerland, v. 18, p. 1-17, 2017.

SZALAI, G.; KELLOS, T.; GALIBA, G.; KOCSY, G. Glutathione as an antioxidant and regulatory molecule in plants under abiotic stress conditions. **Journal of Plant Growth Regulation**, Germany, v. 28, p. 66–80, 2009.

TAIZ, L.; ZEIGER, E.; MOLLER, I. M.; MURPHY, A. **Fisiologia e Desenvolvimento Vegetal**. 6ª ed. Porto Alegre: Artmed, 2017, 858 p.

TALAAT, N. B.; GHONIEM, A. E.; ABDELHAMID, M. T.; SHAWKY, B. T. Effective microorganisms improve growth performance, alter nutrients acquisition and induce compatible solutes accumulation in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) plants subjected to salinity stress. **Plant Growth Regulation**, Netherlands, v. 75, p. 281–295, 2015.

TEAKLE, N. L.; TYERMAN, S.D. Mechanisms of Cl⁻ transport contributing to salt tolerance. **Plant, Cell and Environment**, United Kingdom, v. 33, p. 566-589, 2010.

TIAN, X.; HE, M.; WANG, Z.; ZHANG, J.; SONG, Y.; HE, Z.; DONG, Y. Application of nitric oxide and calcium nitrate enhances tolerance of wheat seedlings to salt stress **Plant Growth Regulation**, Netherlands, v. 77, p. 1-14, 2015.

TRAVASSOS, K. D.; GHEYI, H. R.; SOARES, F. A. L.; BARROS, H. M. M.; DIAS, N. da S.; UYEDA, C. A.; SILVA, F. V. da.; Crescimento e desenvolvimento de variedades de girassol irrigado com água salina. **Revista Irriga**, Botucatu, Edição Especial, p. 324 – 339, 2012.

TUTEJA, N.; SINGH, L. P.; GILL, S. S.; GILL, R.; TUTEJA, R. Salinity stress: a major constraint in crop production. In: TUTEJA, N.; GILL, S.S.; TIBURCIO, A.F.; TUTEJA, R. **Improving crop resistance to abiotic stress**. Boschstr: Wiley-Blackwell, p. 71-96, 2012.

VARGAS, R.; PANKOVA, E. I.; BALYUK, S. A.; KRASILNIKOV, P. V.; KHASANKHANOVA, G. M. **Handbook for saline soil management**. Eurasian Soil Partnership implementation plan. Roma: Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2018. 144p.

VASCONCELOS, L. S. B.; BEZERRA NETO, E.; NASCIMENTO, C. W. A.; BARRETO, L. P. Desenvolvimento de plantas de coentro em função da força iônica da solução nutritiva. **Pesquisa Agropecuária Pernambucana**, Recife, v. 19, p. 11-19, 2014.

VEERANAGAMALLAIAH, G.; CHANDRAOBULREDDY, P.; JYOTHSNAKUMARI, G.; SUDHAKAR, C. Glutamine synthetase expression and pyrroline-5-carboxylate reductase activity influence proline accumulation in two cultivars of foxtail millet (*Setaria italica* L.) with differential salt sensitivity. **Environmental and Experimental Botany**, Netherlands, v. 60, p. 239-244, 2007.

VIGHI, I. L.; BENITEZ, L. C.; AMARAL M. N.; MORAES, G. P.; AULER, P. A.; RODRIGUES, G. S.; DEUNER, S.; MAIA, L. C.; BRAGA, E. J. B. Functional characterization of the antioxidant enzymes in rice plants exposed to salinity stress. **Biologia Plantarum**, Netherlands, v. 61, p. 540–550, 2017.

WAKEEL, A. Potassium-sodium interactions in soil and plant under saline-sodic conditions. **Journal of Plant Nutrition and Soil Science**, United Kingdom, v. 176, p. 344-354, 2013.

WANG, N.; QI, H.; G QIAO, W.; N SHI, J.; XU, Q.; ZHOU, H.; YAN, G.; HUANG, Q. Relative contribution of Na⁺ /K⁺ + homeostasis, photochemical efficiency and antioxidant defense system to differential salt tolerance in cotton (*Gossypium hirsutum* L.) cultivars. **Plant Physiology and Biochemistry**, Netherlands, v. 119, p. 121–131, 2017.

WEISANY, W.; SOHRABI, Y.; HEIDARI, G.; SIOSEMARDEH, A.; BADAKHSHAN, H. Effects of Zinc Application on Growth, Absorption and Distribution of Mineral Nutrients under Salinity Stress in Soybean (*Glycine max* L.). **Journal of Plant Nutrition**, United States, v. 37, p. 2255-2269, 2014.

WELLBURN, A. R. The spectral determination of chlorophylls a and b, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. **Journal of Plant Physiology**, Netherlands, v. 144, p.307-314, 1994.

WIDODO, P. J.H.; NEWBIGIN, E.; TESTER, M.; BACIC, A.; ROESSNER, U. Metabolic responses to salt stress of barley (*Hordeum vulgare* L.) cultivars, Sahara and Clipper, which differ in salinity tolerance. **Journal of Experimental Botany**, v. 60, p. 4089-4103, 2009.

WILLADINO, L; CAMARA, T. R. Tolerância das plantas à salinidade: aspectos fisiológicos e bioquímicos. **Enciclopédia Biosfera**, Jandaia, v. 6, p. 1-23, 2010.

YEMM, E. W.; COCKING, E. C.; RICKETTS, R. E. The determination of aminoacids with ninhydrin. **Analyst**, United Kingdom, v. 80, p. 209-213, 1955.

YOU, J.; CHAN, Z. ROS Regulation During Abiotic Stress Responses in Crop Plants. **Frontiers in Plant Science**, Switzerland, v. 6, p.1–15, 2015.

ZHANG, M.; CAO, Y.; WANG, Z.; WANG, Z.-Q.; SHI, J.; LIANG, X.; SONG, W.; CHEN, Q.; LAI, J.; JIANG, C. A retrotransposon in an HKT1 family sodium transporter causes variation of leaf Na⁺ exclusion and salt tolerance in maize. **New Phytologist**, Brighton, v. 217, p. 1161-1176, 2018.

ZHOU, Y.; WEN, Z.; ZHANG, J.; CHEN, X.; CUI, J.; XU, W.; LIU, H. Exogenous glutathione alleviates salt-induced oxidative stress in tomato seedlings by regulating glutathione metabolism, redox status, and the antioxidant system. **Scientia Horticulturae**, Netherlands, v. 220, p. 90–101, 2017.

ZHOUA, Y.- B., LIUA, C.; TANGA, D.-Y.; YANA, L.; WANGA, D.; YANG, Y.-Z.; GUI, J.-S. The Receptor-like Cytoplasmic Kinase STRK₁ Phosphorylates and Activates CatC, thereby Regulating H₂O₂ Homeostasis and Improving Salt Tolerance in Rice. **Plant Cell**, United States, v. 30, p. 1100-1118, 2018.