



**MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO**  
**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DA AMAZÔNIA**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA**

**KEILA BEATRIZ SILVA TEIXEIRA**

**DANOS FOTO-OXIDATIVOS E SISTEMA DE DEFESA ANTIOXIDANTE EM  
DOIS HÍBRIDOS DE PALMA DE ÓLEO (*Elaeis guineensis* Jacq.) SUBMETIDOS  
AO ESTRESSE SALINO**

**Belém**

**2025**

**KEILA BEATRIZ SILVA TEIXEIRA**

**DANOS FOTO-OXIDATIVOS E SISTEMA DE DEFESA ANTIOXIDANTE EM  
DOIS HÍBRIDOS DE PALMA DE ÓLEO (*Elaeis guineensis* Jacq.) SUBMETIDOS  
AO ESTRESSE SALINO**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Agronomia, da Universidade Federal Rural da Amazônia, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestra em Agronomia.

Área de concentração: Produção vegetal em sistemas agrícolas.

Orientador: Prof. Dr. Hugo Alves Pinheiro.

**BELÉM**

**2025**

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)  
Bibliotecas da Universidade Federal Rural da Amazônia  
Gerada automaticamente mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

---

T266d    Teixeira, Keila Beatriz Silva  
          DANOS FOTO-OXIDATIVOS E SISTEMA DE DEFESA ANTIOXIDANTE EM DOIS  
          HÍBRIDOS DE PALMA DE ÓLEO (*Elaeis guineensis* Jacq.) SUBMETIDOS AO ESTRESSE SALINO /  
          Keila Beatriz Silva Teixeira. - 2025.  
          46 f. : il. color.

          Dissertação (Mestrado) - Programa de PÓS-GRADUAÇÃO em Agronomia (PPGA), Campus Universitário  
          de Belém, Universidade Federal Rural Da Amazônia, Belém, 2025.  
          Orientador: Prof. Dr. Hugo Alves Pinheiro

          1. *Elaeis guineensis*. 2. salinidade. 3. tolerância. 4. sistema antioxidante. I. Pinheiro, Hugo Alves,  
          *orient.* II. Título

---

CDD 633.8551

**KEILA BEATRIZ SILVA TEIXEIRA**


**DANOS FOTO-OXIDATIVOS E SISTEMA DE DEFESA ANTIOXIDANTE EM  
DOIS HÍBRIDOS DE PALMA DE ÓLEO (*Elaeis guineensis* Jacq.) SUBMETIDOS  
AO ESTRESSE SALINO**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Agronomia, da Universidade Federal Rural da Amazônia, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestra em Agronomia. Área de concentração: Produção vegetal em sistemas agrícolas.

26/08/2025

Data de defesa


**BANCA EXAMINADORA**

Documento assinado digitalmente  
 **HUGO ALVES PINHEIRO**  
Data: 10/12/2025 15:02:07-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

---

Prof<sup>o</sup> Dr. Hugo Alves Pinheiro – Presidente


UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DA AMAZÔNIA

Documento assinado digitalmente  
 **AGNALDO RODRIGUES DE MELO CHAVES**  
Data: 10/12/2025 15:13:13-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

---

Pesq. Dr. Agnaldo Rodrigues de Melo Chaves – 1<sup>o</sup> Examinador


EMBRAPA – Agroenergia

Documento assinado digitalmente  
 **ROBERTO LISBOA CUNHA**  
Data: 12/12/2025 11:33:38-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

---

Dr. Roberto Lisboa Cunha – 2<sup>o</sup> Examinador

EMBRAPA AMAZÔNIA ORIENTAL

Documento assinado digitalmente  
 **RODOLFO INACIO NUNES SANTOS**  
Data: 16/12/2025 09:40:56-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

---

Prof. Dr. Rodolfo Inácio Nunes Santos – 3<sup>o</sup> Examinador

SECRETARIA DE ESTADO DE MEIO AMBIENTE E SUSTENTABILIDADE –  
SEMAS

## AGRADECIMENTOS

A Deus, pela dádiva da vida e por me manter firme nessa jornada.

Aos meus pais, Leila Cristina dos Santos Silva por me motivar diariamente e ensinar a persistir sempre independente de qualquer dificuldade, e Jardel Roge Gomes Teixeira, por acreditar que eu sou capaz, tudo o que sou é graças a vocês.

Às minhas irmãs, Bárbara Cristina Silva Teixeira e Jessica Suellen Silva Teixeira, que me apoiam, incentivam e motivam todos os dias, vocês sempre serão meu exemplo de persistência e dedicação.

À minha querida vó (*in memorian*), Rosinda Palheta dos Santos, que se alegrou com minhas conquistas, apoiava e acreditava que eu seria capaz de fazer qualquer coisa, vou lhe carregar para sempre em minha alma, meu amor por você não tem igual.

Ao meu padrasto (*in memorian*), Raul Vitor de Araújo Souza, o qual será eternamente lembrado e mencionado em cada passo e conquista que eu tiver.

Ao meu melhor amigo e namorado, Marcos Vinicius Santos Pantoja, com quem compartilho a vida e toda a minha trajetória acadêmica, obrigada pelo apoio, paciência e incentivo.

Aos meus sobrinhos, Felipe Silva, Zoe Silva e Ayla Cardoso, vocês são minha alegria.

Aos meus amigos, Bruna Feio, Eduarda Cavalcante, Marcos Viana, Matheus Rua, Mateus Santana e meu parceiro de trabalho Eduardo Ferreira, por tornarem os dias na pós-graduação mais leves.

Ao meu orientador, Prof<sup>o</sup> Dr. Hugo Alves Pinheiro, que admiro e sou grata por cada ensinamento, orientação e a total dedicação a esta pesquisa.

Ao Prof<sup>o</sup> Dr. Cândido Ferreira de Oliveira Neto, por nos disponibilizar o laboratório para realização das análises bioquímicas deste trabalho.

À Universidade Federal Rural da Amazônia, ao Programa de Pós-Graduação em Agronomia e seu corpo docente pelo auxílio e aprendizado ao longo desses anos.

À CAPES pelo apoio e concessão da bolsa de estudos.

A todos que direta e indiretamente ajudaram na realização desta pesquisa.

## RESUMO

Considerando que as lavouras de palma de óleo geralmente não são irrigadas e que há um uso intensivo de fertilizantes, é possível presumir que, durante o período de estiagem, a menor disponibilidade hídrica aliada ao acúmulo de sais no solo possa levar à salinização. Essa condição pode afetar a fisiologia e o crescimento das palmeiras, uma vez que o estresse salino desencadeia alterações metabólicas, incluindo a produção excessiva de espécies reativas de oxigênio. Diante disso, o trabalho foi conduzido com o objetivo de avaliar uma possível resposta diferencial na ocorrência de danos foto-oxidativos ao fotossistema II e a capacidade dessas plantas em ajustar as enzimas antioxidantes (dismutase do superóxido, SOD; peroxidase do ascorbato, APX; e catalase, CAT) como mecanismo primário de defesa celular. Para isso, dois híbridos de palma de óleo — Tenera e BRS Manicoré — foram submetidos ao estresse salino, induzido por irrigações diárias com solução de NaCl, cuja concentração foi aumentada gradativamente até atingir 400 mM. O experimento foi conduzido em um esquema fatorial 2×2, com quatro repetições, envolvendo a combinação dos dois híbridos e duas condições de salinidade (controle, sem adição de NaCl; e estresse salino, com adição de NaCl). Para a avaliação da tolerância ao estresse, foram analisados diversos parâmetros como o potencial hídrico na antemanhã ( $\Psi_{am}$ ), a eficiência fotoquímica máxima do fotossistema II ( $F_v/F_m$ ), eficiência fotoquímica máxima do fotossistema II na presença de luz ( $F'_v/F'_m$ ), razão entre a fluorescência inicial no escuro e fluorescência variável no claro ( $F_0/F'_v$ ), coeficiente de dissipação não fotoquímico (NPQ), coeficiente de dissipação fotoquímica ( $q_p$ ), eficiência quântica efetiva ( $\Phi_{PSII}$ ), quantificação de pigmentos como clorofila *a* (Chl *a*), clorofila *b* (Chl *b*), clorofilas totais (Chl *a+b*) e razão clorofila *a* e *b* (Chl *a/b*), xantofilas, carotenóides e antocianinas, além disso, foi determinado os teores de aldeído malônico e peróxido de hidrogênio e para avaliação do sistema antioxidante foi estimado a atividade da SOD, APX e CAT. O estresse salino reduziu significativamente o potencial hídrico em ambos os híbridos, na mesma magnitude. Observou-se também redução nos valores de  $F_v/F_m$ ,  $F'_v/F'_m$  e  $\Phi_{PSII}$ , além de aumento no  $q_p$  em ambos os genótipos. A degradação de pigmentos cloroplastídicos foi significativa apenas no híbrido Tenera. No BRS Manicoré, o coeficiente de dissipação não fotoquímica (NPQ) aumentou seis vezes em comparação ao controle. Quanto aos marcadores de estresse oxidativo, os teores de aldeído malônico aumentaram em ambos os híbridos. Já os níveis de peróxido de hidrogênio aumentaram no BRS Manicoré, mas diminuíram no Tenera. A atividade da SOD aumentou em ambos os híbridos sob estresse, enquanto as atividades da APX e CAT foram reduzidas, sendo essa redução mais expressiva no Tenera. Conclui-se portanto que o BRS Manicoré demonstrou maior tolerância à salinidade do substrato, apresentando menos

danos ao aparato fotossintético e maior atividade da superóxido dismutase, o que pode ser vantajoso em condições prolongadas de estresse salino.

**Palavras-chave:** *Elaeis guineensis*, salinidade, tolerância, sistema antioxidante.

### ABSTRACT

Considering that oil palm plantations are generally not irrigated and that there is intensive use of fertilizers, it is possible to assume that, during the dry season, reduced water availability combined with the accumulation of salts in the soil can lead to salinization. This condition can affect the physiology and growth of palm trees, as salt stress triggers metabolic changes, including the excessive production of reactive oxygen species. Therefore, the study aimed to evaluate a possible differential response to photooxidative damage to photosystem II and the ability of these plants to adjust antioxidant enzymes (superoxide dismutase, SOD; ascorbate peroxidase, APX; and catalase, CAT) as a primary cellular defense mechanism. To this end, two oil palm hybrids—Tenera and BRS Manicoré—were subjected to saline stress induced by daily irrigation with a NaCl solution, the concentration of which was gradually increased until reaching 400 mM. The experiment was conducted in a  $2 \times 2$  factorial design with four replicates, involving a combination of the two hybrids and two salinity conditions (control, without NaCl addition; and saline stress, with NaCl addition). To evaluate stress tolerance, several parameters were analyzed, such as pre-morning water potential ( $\Psi_{am}$ ), maximum photochemical efficiency of photosystem II ( $F_v/F_m$ ), maximum photochemical efficiency of photosystem II in the presence of light ( $F'_v/F'_m$ ), the ratio of initial fluorescence in the dark to variable fluorescence in the light ( $F_0/F'_v$ ), and non-photochemical dissipation coefficient (NPQ), photochemical dissipation coefficient ( $q_p$ ), effective quantum efficiency ( $\Phi_{PSII}$ ), quantification of pigments such as chlorophyll *a* (Chl *a*), chlorophyll *b* (Chl *b*), total chlorophylls (Chl *a+b*) and chlorophyll *a* to *b* ratio (Chl *a/b*), xanthophylls, carotenoids and anthocyanins were also evaluated. In addition, the levels of malonic aldehyde and hydrogen peroxide were evaluated, and to evaluate the antioxidant system, the activities of SOD, APX and CAT were estimated. Salt stress significantly reduced the water potential in both hybrids, to the same extent. A reduction in the values of  $F_v/F_m$ ,  $F'_v/F'_m$  and FPSI were also observed, in addition to an increase in  $q_p$  in both genotypes. The degradation of chloroplast pigments was significant only in the Tenera hybrid. In BRS Manicoré, the non-photochemical dissipation coefficient (NPQ) increased sixfold compared to the control. Regarding oxidative stress markers, malonic aldehyde levels increased in both hybrids. Hydrogen peroxide levels increased in BRS Manicoré but decreased in Tenera. SOD activity increased in both hybrids under stress, while APX and CAT activities were reduced, with this reduction being more significant in Tenera. It is concluded that BRS Manicoré demonstrated greater tolerance to substrate salinity, presenting less damage to the photosynthetic apparatus and greater superoxide dismutase activity, which may be advantageous under prolonged salt stress conditions.

**Keywords:** *Elaeis guineensis*, salinity, tolerance, antioxidant system.

## SUMÁRIO

<b>1. CONTEXTUALIZAÇÃO</b> .....	8
<b>1.1. REFERENCIAL TEÓRICO</b> .....	9
<b>1.1.1. Descrição da espécie e características econômicas</b> .....	9
<b>1.1.2. Salinidade no solo</b> .....	11
<b>1.1.3. Efeitos do estresse salino em plantas</b> .....	13
<b>1.1.4. Espécies reativas de oxigênio e o estresse oxidativo</b> .....	14
<b>1.2. REFERÊNCIAS</b> .....	15
<b>RESUMO</b> .....	22
<b>ABSTRACT</b> .....	23
<b>2.1 INTRODUÇÃO</b> .....	24
<b>2.2. MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	25
<b>2.2.1. Material vegetal e condições experimentais</b> .....	25
<b>2.2.2. Avaliação dos tratamentos</b> .....	27
<b>2.2.3. Análises estatísticas</b> .....	29
<b>3. RESULTADOS</b> .....	29
<b>3.1. Potencial hídrico foliar na antemanhã</b> .....	29
<b>3.2. Indicadores de danos oxidativos às membranas celulares e ao FSII</b> .....	30
<b>3.2.1. Danos foto-oxidativos ao FSII</b> .....	30
<b>3.2.3. Coeficiente de dissipação não-fotoquímica</b> .....	33
<b>3.2.4. Peroxidação de lipídeos de membrana e H<sub>2</sub>O<sub>2</sub></b> .....	34
<b>3.2.5. Atividades de enzimas antioxidantes</b> .....	35
<b>4. DISCUSSÃO</b> .....	36
<b>5. CONCLUSÃO</b> .....	39
<b>6. REFERÊNCIAS</b> .....	39



## 1. CONTEXTUALIZAÇÃO

De origem africana, a palma de óleo destaca-se por ser a principal fonte de óleo vegetal mundial, o qual é extraído de seus frutos e amplamente utilizado como alimento, e na indústria de cosméticos, fármacos e produção energética (ALVES *et al.*, 2011; MBA *et al.*, 2015; ABRAPALMA, 2016).

No Brasil, o estado do Pará destaca-se como o maior produtor de frutos de palma de óleo (SEDAP, 2020), sendo que os cultivos e produção concentram-se na região nordeste do estado, marcada por índices pluviométricos ao longo do ano adequados à cultura (BASTOS *et al.*, 2001). Ressalta-se, porém, que mesmo nessas áreas mais apropriadas ao cultivo as plantas estão sujeitas a sofrer períodos de déficit hídrico temporários nas épocas mais secas do ano (ou épocas de estiagem), quando as chuvas são menos volumosas e menos frequentes (BASTOS *et al.*, 2001).

Considerando-se que, em geral, as lavouras de palma de óleo não são irrigadas e considerando-se o intenso uso de fertilizantes utilizados anualmente nas lavouras, pode-se presumir que a menor disponibilidade hídrica dos solos no período de estiagem associada a uma maior concentração de sais (fertilizantes) possa resultar em algum nível de salinidade dos solos, o qual poderia acometer a fisiologia e crescimento das palmeiras.

De fato, a salinidade é um dos fatores de estresse abiótico que mais afetam a produtividade das culturas em todo o mundo. A salinidade pode ser causada por ações antrópicas e ambientais, de modo que o acúmulo de sais no solo desencadeia diversas reações nas plantas, diminuindo a capacidade de absorção de água pelas raízes e levando a uma toxicidez por íons, particularmente o NaCl (WAKEEL, 2013; FLOWERS & COLMER, 2015; JAVED *et al.*, 2022). Dentre os efeitos desse estresse, destaca-se a redução do crescimento vegetal, inibição da absorção de nutrientes minerais essenciais para a planta, alterações no desenvolvimento radicular, comprometimento da integridade celular e conseqüentemente, diminuição da produtividade da planta (ZHU, 2001; PARIDA & DAS, 2005; MUNNS & TESTER, 2008) Além disso, as alterações causadas pela alta concentração de sais desencadeiam a produção excessiva de espécies reativas de oxigênio (EROs), tornando a planta suscetível a danos causados por estresse oxidativo. Dentre esses danos, tem sido observado uma intensificação da peroxidação lipídica, danos foto-oxidativos ao

fotossistema II (FS II) e degradação de pigmentos cloroplastídicos, dentre outros (MITTLER, 2002). Consequentemente, os danos aos pigmentos essenciais e aos fotossistemas I e II, inibem a eficiência fotoquímica e a capacidade fotossintética, como resultado, há o comprometimento e redução da capacidade produtiva de biomassa e energia devido a diminuição na fixação de CO<sub>2</sub> (ASHRAF & HARRIS, 2013; TAIZ *et al.*, 2017; HASANUZZAMAN *et al.*, 2019).

Além disso, estudos com diferentes materiais genéticos de plantas uma mesma espécie (cultivares, variedades ou híbridos), evidenciam a variada tolerância e resposta de espécies importantes para a agricultura quando submetidas a diferentes níveis de estresse salino. Em pesquisas realizadas com seis cultivares de oliveira (*Olea europaea*), identificaram que duas entre as seis são mais tolerantes a salinidade quando submetidos a variáveis concentrações de NaCl (níveis até 200 mM), ainda avaliando cultivares de oliveira (oriundas de diferentes regiões – iranianas e europeias), identificou-se duas cultivares entre as três estudadas as quais sofreram menos reduções de biomassa quando submetidos a concentrações de 0 a 150 mM. Em estudos com citrus, avaliou-se oito genótipos para identificação de híbridos tolerantes a salinidade, dentre estes, os genótipos TSKFL, TSKC x CTSW - 041 apresentaram um melhor crescimento que os demais em condições de estresse, sendo considerados mais tolerantes a salinidade (CHARTZOULAKIS *et al.*, 2000; BARBOSA, 2013). Nesse contexto, a relevância de estudos com diferentes materiais genéticos de uma mesma espécie auxilia na escolha e seleção de cultivares e híbridos para regiões classificadas com solos salinos.

Uma vez que as respostas das plantas ao estresse salino podem variar dentre materiais vegetais de uma mesma espécie e que a capacidade de defesa antioxidante e subsequente atenuação dos danos celulares é um mecanismo relacionado a essa tolerância diferencial, então é plausível estabelecer a hipótese de que diferentes híbridos de palma de óleo apresentam diferentes tolerâncias ao estresse salino do solo por meio de ajustes diferenciais nos seus sistemas de defesa antioxidante. Assim, este trabalho foi conduzido com o objetivo de avaliar os padrões de respostas de diferentes híbridos de palma de óleo submetidos ao estresse salino, considerando o sistema fotossintético e antioxidante como indicativos de tolerância.

## 1.1. REFERENCIAL TEÓRICO

### 1.1.1. Descrição da espécie e características econômicas

A palma de óleo é uma monocotiledônea que pertence à família Arecaceae e conta com duas espécies do gênero *Elaeis*, sendo *Elaeis oleifera* oriunda da América Central e América do Sul e *Elaeis guineensis* espontânea da África Ocidental, sendo ambos relevantes para a agricultura (SURRE E ZILLER, 1969).

A palma de óleo possui sistema radicular do tipo fasciculado formado a partir do bulbo radicular. Em sua base, folhas do tipo pinadas se ligam à estipe por meio do eixo central e ficam dispostas de maneira alternada ao redor do eixo, podendo essas folhas alcançarem de cinco a sete metros de comprimento. Suas inflorescências são do tipo panículas, monóicas, com ciclos sexuais alternados, com duração de floração variável de acordo com a idade, genética, condições ambientais, dentre outro. Seus frutos são encontrados em cachos ovóides e representam cerca de 60 a 70% dessa estrutura (MÜLLER, 2000; CORLEY; TINKER, 2003; CUNHA *et al.*, 2007; CONCEIÇÃO; LODY, 2009). Uma representação da palmeira adulta pode ser visualizada na Figura 1 (Köhler, 1897).

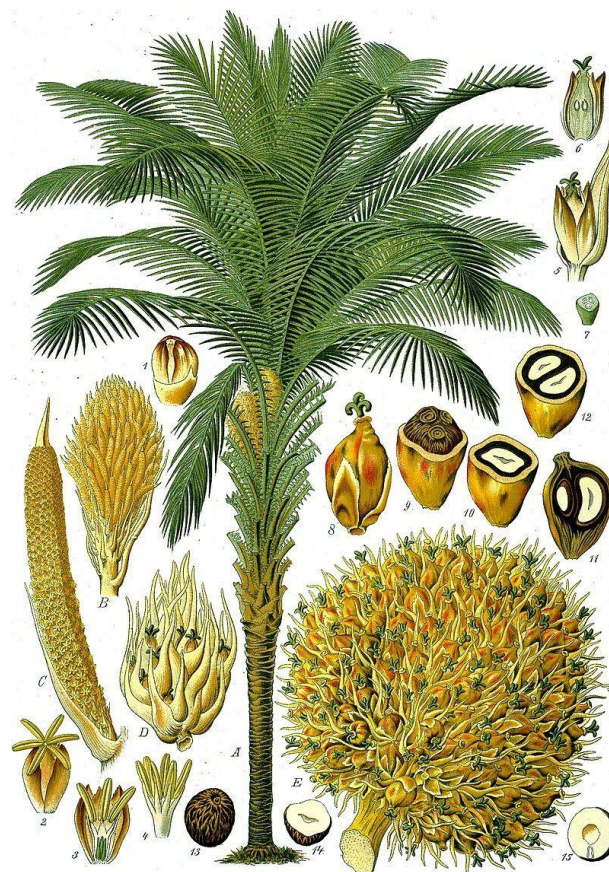
A palma de óleo pode ser classificada quanto a espessura do endocarpo do fruto em três tipos: Dura, Psífera e Tenera. O tipo Dura é caracterizado por possuir um endocarpo mais espesso, superior a 2 mm; porém, com pouca polpa, o que lhe confere um baixo rendimento de óleo; o tipo Psífera se caracteriza por não possuir endocarpo em seus frutos e tem baixa produtividade de frutos (CORLEY & TINKER, 2015). O tipo Tenera, por sua vez, é um híbrido intraespecífico resultante do cruzamento entre os tipos Dura x Psífera; logo, possui frutos com endocarpo mais fino, menor que 2 mm e maior conteúdo de polpa, sendo, dos três tipos o mais produtivo e cultivado para fins de extração de óleo e aproveitamento do palmiste (FERREIRA *et al.*, 2012).

Produzido pela Embrapa, o BRS Manicoré é um híbrido interespecífico resultante do cruzamento entre o Caiaué (*Elaeis oleifera* (Kunth) Cortés) e o *Elaeis guineensis*, combinando resistência a doenças, alta produção de óleos mais insaturados e menor crescimento vertical (CUNHA *et al.*, 2009), o híbrido destaca-se por sua resistência ao amarelecimento fatal e a murcha-de-fusarium, além de sua adaptação a solos inférteis e climas desfavoráveis (DA CUNHA *et al.*, 2010).

Em destaque na produção, o estado do Pará é detentor da maior área de cultivo do país, conseqüentemente o maior produtor de frutos de palma de óleo. Com mais de

200 mil hectares de área plantada, a produção de cachos de frutos frescos é equivalente a mais de 6,5 milhões de toneladas, gerando um rendimento bruto superior a R\$2 bi (IBGE, 2022). Nessas regiões de produção, os principais híbridos cultivados são o Tenera, em decorrência ao seu alto rendimento e aproveitamento da polpa do fruto, além da sua capacidade de adaptação a condições climáticas (CORLEY & TINKER, 2015) e o BRS Manicoré, selecionado pela sua resistência a doenças e solos pouco férteis e ácidos (DA CUNHA et al., 2010).

**Figura 1** - Característica morfológica de uma planta adulta de palma de óleo (*Elaeis guineensis*), com destaque para as inflorescências, cachos e frutos.



Fonte: Köhler, 1897.

### 1.1.2. Salinidade no solo

A salinização do solo é uma das principais preocupações atuantes no ramo da agricultura (COELHO *et al.* 2017), apresentando riscos à produção agrícola e consequentemente à segurança alimentar (FAO, 2021). A ocorrência de solos salinos pode ser resultante de fatores ambientais e antrópicos (DALIAKOPOULOS *et al.*, 2016). De maneira natural, a salinidade acomete solos de regiões áridas e semiáridas, onde as taxas de evapotranspiração são mais elevadas que a reposição hídrica do solo, geralmente dependente das precipitações locais (OLIVEIRA, 1997). Além disso, a salinização dos solos pode ser também decorrente de processos de capilaridade ou a partir de transporte de sedimentos salinos para ambientes não salinizados (RIBEIRO, 2010; BRADY; WEIL, 2012; PEDROTTI, 2015; WALTER *et al.*, 2018).

As ações antrópicas também podem levar à salinização dos solos, como, por exemplo, pelo uso indiscriminado de fertilizantes e defensivos agrícolas que contenham em sua composição elevadas concentrações de sais e através de sistemas de irrigação mal dimensionados associados a baixas drenagens dos terrenos (DALIAKOPOULOS *et al.*, 2016), assim como o desmatamento e as mudanças climáticas, onde elevados índices de temperaturas globais desencadeiam maiores taxas de evapotranspiração, sendo as áreas semiáridas e áridas as mais afetadas (FAO, 2021).

Nesse contexto, estima-se que entre 25% a 50% das áreas irrigadas na agricultura passaram a sofrer salinização do solo e, em casos mais extremos, tornando-se inférteis. Estima-se ainda, em termos globais, que 8,7% do solo mundial é afetado pela salinidade (FAO, 2021). Dessa forma, os impactos causados pelo acúmulo de sais no solo afetam os rendimentos agrícolas e podem levar a danos a nível global que custam cerca de 27,3 bilhões ao ano (SILVA *et al.*, 2021).

Na realidade de campo dos cultivos de palma de óleo no Brasil, particularmente no estado do Pará (maior produtor nacional de palma de óleo), é importante ressaltar que a salinidade não é um fator primário que limita o crescimento e produção das plantas. Isto porque a maioria dos cultivos de palma de óleo no estado do Pará estão localizadas em áreas consideradas ótimas ao cultivo, pois apresentam taxas de precipitação anual de 2500 a 3300 mm (BASTOS *et al.*, 2001). Contudo, as mudanças climáticas que já acometem o bioma amazônico bem como a ocorrência de fenômenos meteorológicos como El Niño, tem resultado em alterações nos padrões de precipitação nas áreas de cultivo de palma de óleo, de forma que períodos de estiagem mais longos e

com menores volumes de precipitação têm sido observados (i.e., períodos de deficiência hídrica do solo mais expressivos). Então, essas menores taxas de precipitação associadas ao intenso uso de fertilizantes nos cultivos de palma de óleo podem levar a uma salinidade dos solos nesses períodos de chuvas mais escassas. Dessa forma, é plausível que o estresse salino, ainda que brando ou moderado, seja um fator de estresse ao bom desenvolvimento da cultura.

### **1.1.3. Efeitos do estresse salino em plantas**

Os efeitos do estresse salino nas plantas variam em função da espécie, da concentração de sais e do período de exposição ao estresse (PARIDA & DAS, 2005). O excesso de íons nos substratos provoca alterações fisiológicas e bioquímicas, impactando negativamente o metabolismo da planta, reduzindo a absorção de água e nutrientes, além de inibir o desenvolvimento da planta como um todo (MUNNS *et al.*, 2002; ANDRÉO-SOUZA *et al.*, 2010; BARRETO, 2014).

Ao ser exposta ao estresse salino, as plantas tendem a passar por duas etapas de resposta, conhecidas como fase osmótica e fase iônica. Na fase osmótica, quando o transporte de água é limitado devido o excesso de solutos no solo, ocasionando o estresse osmótico, o qual pode levar a desidratação da planta. Além disso, nesta fase, os efeitos da salinidade são entendidos mais como uma resposta de adaptação e sobrevivência que como danos causados pela salinidade. Na fase iônica, os íons potencialmente ativos passam a se acumular na planta, induzindo ajustes metabólicos a fim de evitar ao máximo os danos do estresse, dentre os quais pode-se citar a regulação da abertura e fechamento estomático para controle da transpiração foliar, ajustes na assimilação de CO<sub>2</sub>, exclusão de íons, a partir de raízes a fim de minimizar o fluxo de íons para parte aérea, acúmulo de agentes osmoprotetores como prolina, açúcares e glicina-betaína, para proteção de estruturas e equilíbrio osmótico e estímulo à atividade antioxidante através de enzimas para combate de radicais livres e redução do estresse oxidativo (MITTLER, 2002; ASHRAF & FOOLAD, 2007; SILVEIRA *et al.*, 2010; SHAVRUKOV, 2013; DJANAGUIRAMAN; PRASAD, 2013; COLANERI *et al.*, 2014; BRITTO; KRONZUCKER, 2015; SILVEIRA *et al.*, 2016).

Em plantas expostas a salinidade, um dos principais efeitos é a redução do crescimento, onde a planta limita seu desenvolvimento, destinando suas energias para

absorver água e nutrientes, esse declínio é amplamente observado através da redução em parte aérea, altura da planta e número de folhas. Conseqüentemente, para evitar perdas de água para o meio, a planta ativa seu mecanismo de fechamento estomático, limitando a absorção de CO<sub>2</sub>, afetando diretamente as taxas fotossintéticas, resultando também baixa produção de biomassa (ROMERO-ARANDA et al., 2001; PARIDA & DAS, 2005).

Em palma de óleo, o estresse salino ocasiona inibição do crescimento e redução na produtividade (SONG et al., 2022), reduzindo drasticamente o rendimento da produção de frutos frescos e conseqüentemente a taxa de óleo obtido através destes (HENRY & WAN HOONGHAK, 2012). Além disso, o dendê apresenta redução em suas trocas gasosas, degradação de clorofila, reduções significativas de  $F_v/F_m$  e sintomas de necrose foliar severa, quando exposto ao estresse salino (VIEIRA et al., 2020).

#### **1.1.4. Espécies reativas de oxigênio e o estresse oxidativo**

As espécies reativas de oxigênio (EROs) são importantes compostos produzidos naturalmente pelas plantas, em geral como subprodutos de reações que envolvem o oxigênio (SILVA, 2024). Existem diferentes EROs, tais como o ânion superóxido (O<sub>2</sub><sup>-</sup>), o radical hidroxila (OH<sup>•</sup>), o peróxido de hidrogênio (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>), dentre outros (HALLIWELL et al., 2007). Esses radicais livres são geralmente formados em mecanismos que envolvem o transporte de elétrons, tais como na fase fotoquímica da fotossíntese e cadeia de transporte de elétrons mitocondrial (GILL & TUTEJA, 2010). Além disso, nas plantas C3, como na palma de óleo, a fotorrespiração é um potencial sítio de produção de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> nos peroxissomos, como subproduto da reação de conversão do glicolato em glioxilato (BARBOSA et al., 2023).

Como mencionado anteriormente, as EROs são produzidas naturalmente como subproduto do metabolismo vegetal e, dessa forma, todas as células vegetais apresentam pequenas concentrações desses agentes reativos, consideradas como concentrações basais de EROs. Contudo, quando as plantas são submetidas a estresse abiótico que alteram sistemas de transportes de elétrons e a fotorrespiração, é possível haver um aumento rápido nas concentrações basais de EROs na célula, ou em uma organela específica (MITTLER et al., 2004). Quando esses aumentos são discretos (baixa magnitude em relação aos níveis basais), o que ocorre em respostas a situações de

estresses abióticos e bióticos brandas, as EROs exercem a importante função sinalizadora, induzindo respostas ao processo de adaptação a esses estresses (HASANUZZAMAN *et al.*, 2019). Por outro lado, sob condições de estresse abióticos ou bióticos mais severas, a produção excessiva de EROs pode levar a um estresse oxidativo, desencadeando diversos tipos de danos celulares (SHARMA *et al.*, 2012; AL MAHMUD *et al.*, 2019). Dentre os danos mais comuns, as EROs causam peroxidação de lipídeos de membranas, alteram a estrutura dos fotossistemas, prejudicam a síntese da proteína D1 do FS II, degradam proteínas e até mesmo DNA e RNA (MITTLER, 2002; GAO *et al.*, 2019). Esses aumentos nas EROs são regulados por meio do sistema antioxidante de defesa das plantas, o qual envolve uma série de enzimas antioxidantes, tais como a dismutase do superóxido (SOD), a peroxidase do ascorbato (APX), a catalase (CAT) (GILL & TUJELA, 2010; HASANUZZAMAN *et al.*, 2020).

Estima-se que a atividade destas enzimas é responsável pelos mecanismos de defesa de plantas expostas ao estresse salino, demonstrando que genótipos diferentes de uma mesma espécie considerados resistentes a estresse abiótico possuem mecanismos mais eficazes na eliminação de EROs que plantas com materiais mais sensíveis, tendo assim uma correlação direta entre resistência a salinidade e o funcionamento eficiente do sistema antioxidativo (SILVA, 2015). Em pesquisas desenvolvidas com trigo, observou-se o aumento na atividade das enzimas antioxidantes em genótipos tolerantes ao estresse salino quando comparados com genótipos sensíveis (SAIRAM *et al.*, 2002), em plantas de milho (*Zea mays*), a atividade do sistema antioxidante de genótipos resistentes a salinidade aumentou a proteção de folhas e raízes e tendo menor danos em membranas lipídicas (AZEVEDO *et al.*, 2006).

## 1.2. REFERÊNCIAS

- ABRAPALMA - Associação Brasileira de Produtores de Palma de Óleo. **Déficit hídrico e impacto na produção de óleo de palma**, 001/2016.
- AL MAHMUD, Jubayer *et al.* **Reactive oxygen species metabolism and antioxidant defense in plants under metal/metalloid stress**. Plant Abiotic Stress Tolerance: Agronomic, Molecular and Biotechnological Approaches, p. 221-257, 2019.
- ALVES, S.A.O. *et al.* **In vitro embryo rescue of interspecific hybrids of oil palm (*Elaeis guineensis* x *Elaeis oleifera*)**. Journal of Biotechnology and Biodiversity, v. 2. p. 1- 7, 2011.

- ANDRÉO-SOUZA, Y. A. R. A. et al. **Efeito da salinidade na germinação de sementes e no crescimento inicial de mudas de pinhão-mansão.** *Revista Brasileira de Sementes*, v. 32, p. 83-92, 2010.
- ASHRAF, M. F. M. R.; FOOLAD, Majid R. **Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance.** *Environmental and experimental botany*, v. 59, n. 2, p. 206-216, 2007.
- ASHRAF, MPJC; HARRIS, Phil JC. **Indicadores bioquímicos potenciais de tolerância à salinidade em plantas.** *Plant science*, v. 166, n. 1, p. 3-16, 2004.
- AZEVEDO NETO A. D., PRICO J. T., ENEAS-FILHO J., BRAGA DE ABREU C.E., 73 GOMES-FILHO E. **Effect of salt stress on antioxidative enzymes and lipid peroxidation in leaves and roots of salt-tolerant and salt-sensitive maize genotypes.** *Plant, Cell and Environment*, 56: 235–241. 2006.
- BARBOSA, Marta Ribeiro; DE SOUZA, Lindomar Maria; NASCIMENTO, Katarina Romênia Pinheiro. **ROS e o estresse oxidativo por seca em plantas.** *Multidisciplinary Sciences Reports*, v. 3, n. 3, 2023.
- BARBOSA, Roberta Chaiene Almeida. **"Tolerância à salinidade de genótipos de citros recomendados como porta-enxertos."** (2013).
- BARRETO, B. B. **Efeito da luz, alagamento e salinidade na germinação e crescimento de *Sesbania punicea* (Cav.) Benth. (Fabaceae, Papilionoideae).** 2014. 56f. Dissertação (mestrado) – Universidade Federal do Rio Grande. Rio Grande, 2014.
- BASTOS, T. X., MULLER, A. A., PACHECO, N. A., SAMPAIO, S. M. N., ASSAD, E. D., & MARQUES, A. F. S. (2001). **Zoneamento de riscos climáticos para a cultura do dendzeiro no Estado do Pará.**
- BRADY, N. C.; WEIL, R. R. **Acidez, Alcalinidade, Aridez e Salinidade do Solo.** In: BRADY, N. C.; WEIL, R. R. *A Natureza e propriedades dos solos*. 3ed. Rio de Janeiro: Bookman, 2012, p.76-97.
- BRITTO, D.T.; KRONZUCKER, H.J. **Sodium efflux in plant roots: What do we really know?** *Journal of Plant Physiology*, v. 186–187, p. 1-12, 2015.
- CHARTZOULAKIS, K.; LOUPASSAKI, M.; ANDROULAKIS, I. **Comparative study on NaCl salinity tolerance of six olive cultivars.** In: IV International Symposium on Olive Growing 586. 2000. p. 497-501.
- COELHO, J. B. M.; BEZERRA NETO, E.; BARROS, M. DE F. C.; ALBUQUERQUE, E. R. G. M. **Crescimento e acúmulo de solutos orgânicos no feijão vigna**

- submetido ao estresse salino.** Anais da Academia Pernambucana de Ciência Agronômica, v. 13, p. 242-256, 2017
- COLANERI, A. C.; TUNC-OZDEMIR, M.; HUANG, J.P.; JONES, A. M. **Growth attenuation under saline stress is mediated by the heterotrimeric G protein complex.** BMC Plant Biology. v. 14, n.129, 2014
- CONCEIÇÃO, H. E. O.; MÜLLER, A. A. **Botânica e morfologia do dendezeiro.** In: VIÉGAS, I. J. M.; MÜLLER, A. A. (Ed.). **A cultura do dendezeiro na Amazônia brasileira.** Belém: Embrapa Amazônia Oriental, 2000, p. 31-44.
- CORLEY, H.; TINKER, B. **The palm oil.** 4. ed. Oxford: Blackwell Science, 2003. 608 p.
- CUNHA, R. N. V.; LOPES, R.; ROCHA, R. N. C.; LIMA, W. A. A.; TEIXEIRA, P. C.; BARCELOS, E.; RODRIGUES, M. R. **Domesticação e melhoramento do caiaué.** In: BORÉM, A.; LOPES, M. T. G.; CLEMENT, C. R. (Ed.). **Domesticação e melhoramento: espécies amazônicas.** Viçosa: Universidade Federal de Viçosa, 2009. p. 275-296
- CUNHA, R. V. C. et al. **Procedimentos para produção de sementes comerciais de dendezeiro na Embrapa Amazônia Ocidental.** Manaus: **Embrapa Amazônia Ocidental**, 2007. 34 p. (Documentos, 54).
- DA CUNHA, R. N. V.; LOPES, R. **BRS Manicoré: híbrido interespecífico entre o caiaué e o dendezeiro africano recomendado para áreas de incidência de amarelecimento-fatal.** 2010.
- DALIAKOPOULOS, I.N., TSANIS, I.K., KOUTROULIS, A., KOURGIALAS, N.N., VAROUCHAKIS, A.E., KARATZAS, G.P., RITSEMA, C.J. **The threat of soil salinity: a European scale review.** Science of The Total Environment, v.573, p.727-739, 2016.
- DJANAGUIRAMAN, M.; PRASAD P.V.V. **Effects of Salinity on Ion Transport, Water Relations and Oxidative Damage.** In: Ahmad P., Azooz M., Prasad M. (eds) **Ecophysiology and Responses of Plants under Salt Stress.** Springer, p. 89-114, 2013.
- FAO. **1,5 bilhão de pessoas vivem com solo salgado demais para ser fértil.** FAO, 2021. Disponível em: <https://brasil.un.org/pt-br/152392-15-bilh%C3%A3o-de-pessoas-vivem-com-solo-salgado-demais-para-ser-f%C3%A9rtil>. Acesso em: 13 jul. 2024.

- FERREIRA, C. B. B. et al. **Diversidade genética molecular de progênies de dendezeiro. Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 47, n. 3, p. 378-384, 2012.
- FLOWERS TJ, COLMER TD. **Plant salt tolerance: adaptations in halophytes.** Ann Bot. 2015 Feb;115(3):327-31. doi: 10.1093/aob/mcu267. PMID: 25844430; PMCID: PMC4332615
- FORMAN, H. J.; Maiorino, M.; Ursini, F. **Signaling functions of reactive oxygen species.** Biochemistry, v.49, p.835-842, 2010.
- GAO, Y.B.; ZHENG, W.W.; ZHANG, C.; ZHANG, L.L.; XU, K. **High temperature and high light intensity 536 induced photoinhibition of bayberry (Myrica rubra Sieb. et Zucc.) by disruption of D1 turnover in 537 photosystem II.** Scientia Horticulturae, v. 248, n. 1, p. 132-137, 2019.
- GILL, Sarvajeet Singh; TUTEJA, Narendra. **Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants.** Plant physiology and biochemistry, v. 48, n. 12, p. 909-930, 2010.
- HALLIWELL, Barry; GUTTERIDGE, JMC **Defesas antioxidantes: endógenas e derivadas da dieta.** Radicais livres em biologia e medicina , v. 4, p. 79-186, 2007.
- HASANUZZAMAN, M., BHUYAN, M. H. M. B., ZULFIQAR, F., RAZA, A., MOHSIN, S. M., MAHMUD, J. A., FUJITA, M., & FOTOPOULOS, V. (2020). **Reactive oxygen species and antioxidant defense in plants under abiotic stress: Revisiting the crucial role of a universal defense regulator.** *Antioxidants*, 9(8), 681.
- HASANUZZAMAN, Mirza et al. **Regulação da via ascorbato-glutationa na mitigação de danos oxidativos em plantas sob estresse abiótico.** *Antioxidants* , v. 8, n. 9, p. 384, 2019.
- HENRY, Winner; WAN HOONGHAK, Wan HoongHak. **Effects of salinity on fresh fruit bunch (FFB) production and oil-to-bunch ratio of oil palm (Elaeis guineensis) planted in reclaimed mangrove swamp areas in Sabah.** 2012.
- JAVED, S.A.; SHAHZAD,S.M.;ASHRAF, M.; KAUSAR, R.; ARIF, M.S.; ALBASHER, G.; RIZWANA, H.; & SHAKOOR, A.(s.d.). **Interactive effect of different salinity sources and their formulations on plant growth, ionic homeostasis and seed quality of maize.** Chemosphere. 291, 132678.
- LODY, R. G. M. **Dendê: símbolo e sabor da Bahia.** São Paulo: Senac, 2009. 149p.

- MBA, O.I.; Dumont, M.J.; Ngadi, M. **Palm oil: Processing, characterization and 15 utilization in the food industry – A review**. Food Bioscience, v. 10, p. 26-41, 2015
- MILLER, G.; SHULAEV, V.; MITTLER, R. **Reactive oxygen signaling and abiotic stress**. Physiologia Plantarum, v.133, p.481-489, 2008.
- MITTLER, R. **Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance**. Trends in Plant Science, v.7, p.405-410, 2002.
- MITTLER, Ron. **Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance**. Trends in plant science, v. 7, n. 9, p. 405-410, 2002.
- MORADI, Foad; ISMAIL, Abdelbagi M. **Responses of photosynthesis, chlorophyll fluorescence and ROS-scavenging systems to salt stress during seedling and reproductive stages in rice**. Annals of botany, v. 99, n. 6, p. 1161-1173, 2007.
- MUNNS R, GILLIHAM M. **Salinity tolerance of crops - what is the cost?** New Phytol. 2015 Nov;208(3):668-73. doi: 10.1111/nph.13519. Epub 2015 Jun 24. PMID: 26108441.
- MUNNS, R. **Comparative physiology of salt and water stress**. Plant, Cell & Environment, v. 25, n. 2, p. 239- 250, mar. 2002.
- MUNNS, R. **Genes and salt tolerance: bringing them together**. New Phytologist Trust, v. 167, n. 3. 2005.
- OLIVEIRA, M. **Gênese, classificação e extensão de solos afetados por sais**. In: **SIMPÓSIO “MANEJO E CONTROLE DA SALINIDADE NA AGRICULTURA IRRIGADA”**, 1997, Campina Grande, PB. Anais, Campina Grande: UFPB, p. 3-35, 1997.
- PARIDA, Asish Kumar; DAS, Anath Bandhu. **Salt tolerance and salinity effects on plants: a review**. Ecotoxicology and environmental safety, v. 60, n. 3, p. 324-349, 2005.
- PEDROTTI, A.; CHAGAS, R. M.; RAMOS, V. C.; PRATA, A. P. N.; LUCAS, A. A.T.; SANTOS, P. B.; **Causas e consequências do processo de salinização dos solos**. Revista Eletrônica em Gestão, Educação e Tecnologia Ambiental, v. 19, n. 2, p. 1308-1324, 2015.
- RIBEIRO, M. R. **Origem e classificação dos solos afetados por sais**. In: GHEYI, H. R.; DIAS, N. S.; LACERDA, C. F. (Orgs.) **Manejo da salinidade na agricultura: estudos básicos e aplicados**. Fortaleza: INCTSal, 2010, p.12-19.

- ROMERO-ARANDA, R., SORIA, T., CUARTERO, J. **Tomato plant-water uptake and plantwater relationships under saline growth conditions.** *Plant Science*. 160, 265-272. 2001.
- SAIRAM RK, RAO KV, SRIVASTAVA GC. **Differential response of wheat genotypes to long-term salinity stress in relation to oxidative stress, antioxidant activity and osmolyte concentration.** *Plant Science*, 163:1037-1046. 2002.
- SEDAP, 2020. **Dados Agropecuários: Dendê.** Secretaria de Estado de Desenvolvimento Agropecuário e da Pesca. Disponível em:< <http://www.sedap.pa.gov.br/dados-agropecuarios/agropecuaria>>. Acesso em: 24 out. 2024.
- SHARMA, Pallavi et al. **Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions.** *Journal of botany*, v. 2012, 2012.
- SHAVRUKOV, Y. **Salt stress or salt shock: which genes are we studying?.** *Journal of Experimental Botany*. v. 64, n. 1, p. 119–127, 2013.
- SILVA, Beatriz Guerreiro Holanda. **Aplicação exógena de ácido 5-aminolevulínico em plantas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) submetidas a diferentes doses de cádmio.** Orientador: Cândido Ferreira de Oliveira Neto; Glauco André dos Santos Nogueira. 2024. 53 f. Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação em Agronomia) – Universidade Federal Rural da Amazônia, Campus Belém, PA, 2024.
- SILVA, Maria Liliane dos Santos. **Avaliação da tolerância à salinidade em quatro genótipos de sorgo sacarino.** 2015.
- SILVEIRA, J. A. G.; SILVA, S. L. F.; SILVA, E. N.; VIÉGAS, R. A. **Introdução: Mecanismos biomoleculares envolvidos com a resistência ao estresse salino em plantas** In: GHEYI, H. R.; DIAS, N. S.; LACERDA, C. F.; GOMES FILHO, ENÉAS (Eds.) **Manejo da salinidade na agricultura: Estudos básicos e aplicados.** Fortaleza: Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia em Salinidade. 2016. p. 167 -185.
- SILVEIRA, J.A.G., VIÉGAS, R.A., ROCHA, I.M.A., MOREIRA, A.C.O.M., MOREIRA, R.A., OLIVEIRA, J.T.A. **Proline accumulation and glutamine synthetase activity are increased by salt induced proteolysis in cashew leaves.** *Journal of Plant Physiology*, Cordoba, v.160, n.2, p.115-123, 2003.

- SONG, Zhuojun et al. **Respostas sem fala ao estresse salino regulando o desenvolvimento estomático em óleo de palma.** International Journal of Molecular Sciences , v. 23, n. 9, p. 4659, 2022.
- SOUZA, Rogéria Pereira et al. **Fotossíntese e acúmulo de solutos em feijoeiro caupi submetido à salinidade.** Pesquisa agropecuária brasileira, v. 46, p. 586-592, 2011.
- SURRE, C.; ZILLER, R. **La palmera de aceite.** Barcelona: Coleccion Agricultura Tropical, 1969. 231 p.
- TAIZ, L., ZEIGER, E., MØLLER, IM E MURPHY, A. (2017). **Fisiologia e desenvolvimento vegetal .** Artmed Editora.
- VIEIRA, Leticia Rios et al. **Respostas morfofisiológicas de plantas jovens de dendê ao estresse salino.** Pesquisa Agropecuária Brasileira , v. 55, p. e01835, 2020.
- WAKEEL, A. (2013). **Potassium-sodium interactions in soil and plant under saline-sodic conditions.** Journal of Plant Nutrition and Soil Science. 176(3), 344–354.
- WALTER, J.; LÜCK, E.; BAURIEGEL, A.; FACKLAM, M.; ZEITZ, J. **Seasonal dynamics of soil salinity in peatlands: A geophysical approach.** Geoderma, v.310, p.1-11, 20128.
- XIONG, L.; SCHUMAKER, K. S.; ZHU, J. K. Cell Signaling during cold, drought, and salt stress. The Plant Cell, v.14, p.S165- S183, 2002.
- ZHU, Jian-Kang. **Plant salt tolerance.** Trends in plant science, v. 6, n. 2, p. 66-71, 200

## 2. DANOS FOTO-OXIDATIVOS E SISTEMA DE DEFESA ANTIOXIDANTE EM DOIS HÍBRIDOS DE PALMA DE ÓLEO (*Elaeis guineensis* Jacq.) SUBMETIDOS AO ESTRESSE SALINO

### RESUMO

Dois híbridos de palma de óleo (BRS Manicoré e Tenera) foram submetidos ao estresse salino com o objetivo de avaliar uma possível resposta diferencial na ocorrência de danos foto-oxidativos ao fotossistema II e a capacidade dessas plantas em ajustar as enzimas antioxidantes (dismutase do superóxido, SOD; peroxidase do ascorbato, APX; e catalase, CAT) como mecanismo primário de defesa celular. Para isso, um experimento foi instalado em esquema fatorial 2 x 2, com quatro repetições, formado pela combinação dos dois híbridos e duas condições de salinidade do substrato (controle, sem adição de NaCl; e estresse salino, com adição de NaCl). A salinidade do substrato foi induzida pela aplicação diária de solução de NaCl cuja concentração foi gradativamente aumentada até 400 mM. Em relação ao controle, o potencial hídrico na antemanhã das plantas estressadas foi reduzido em mesma magnitude em ambos os híbridos, com média de -1,6 MPa. As plantas salinizadas do BRS Manicoré e Tenera apresentaram respectivamente reduções de 10% e 15% na eficiência fotoquímica máxima do fotossistema II ( $F_v/F_m$ ), 10% e 30,6% na eficiência fotoquímica máxima do fotossistema II na presença de luz ( $F'_v/F'_m$ ) e 21,3% e 15% na eficiência quântica efetiva ( $\Phi_{PSII}$ ) em relação aos controles. Sob estresse, o coeficiente de extinção fotoquímica aumentou 21,3% no BRS Manicoré e 35,3% no Tenera. Reduções na clorofila *a* (15%), clorofila *b* (17%) e clorofilas totais (16%) foram significativas somente no Tenera. O coeficiente de extinção não-fotoquímica aumentou seis vezes em comparação ao tratamento controle no híbrido BRS Manicoré. Sob estresse, os teores foliares de aldeído malônico aumentaram 28,7% no BRS Manicoré e 15% no Tenera em relação aos controles, mas os teores de peróxido de hidrogênio aumentaram 24% no BRS Manicoré e reduziram 16% no Tenera. Sob salinidade, a atividade da SOD aumentou 261% no BRS Manicoré e 206% no Tenera. Em ambos os híbridos, as atividades da APX e CAT foram reduzidas nas plantas salinizadas, mas essas reduções foram mais expressivas no Tenera. Conclui-se que o BRS Manicoré se mostrou mais tolerante à salinidade do substrato por apresentar menos danos aos aparatos fotossintético e maior atividade da superóxido dismutase, o que pode ser vantajoso em condições de estresse salino mais prolongado.

**Palavras-chave:** estresse salino, tolerância, foto-oxidação, sistema antioxidante.

## ABSTRACT

Two oil palm hybrids (BRS Manicoré and Tenera) were subjected to saline stress with the aim of evaluating a possible differential response in the occurrence of photo-oxidative damage to photosystem II and the capacity of these plants to adjust antioxidant enzymes (superoxide dismutase, SOD; ascorbate peroxidase, APX; and catalase, CAT) as a primary cellular defense mechanism. For this purpose, an experiment was set up in a 2 x 2 factorial design with four replicates, formed by the combination of the two hybrids and two substrate salinity conditions (control, without NaCl addition; and saline stress, with NaCl addition). Substrate salinity was induced by the daily application of a NaCl solution whose concentration was gradually increased to 400 mM. Compared to the control, the pre-morning water potential of the stressed plants was reduced by the same magnitude in both hybrids, averaging -1.6 MPa. The salinized plants of BRS Manicoré and Tenera showed reductions of 10% and 15%, respectively, in the maximum photochemical efficiency of photosystem II ( $F_v/F_m$ ), 10% and 30.6% in the maximum photochemical efficiency of photosystem II in the presence of light ( $F'_v/F'_m$ ), and 21.3% and 15% in the effective quantum efficiency ( $\Phi_{PSII}$ ) compared to the controls. Under stress, the photochemical extinction coefficient increased by 21.3% in BRS Manicoré and 35.3% in Tenera. Reductions in chlorophyll a (15%), chlorophyll b (17%), and total chlorophyll (16%) were significant only in Tenera. The non-photochemical extinction coefficient increased sixfold compared to the control treatment in the hybrid BRS Manicoré. Under stress, foliar malonic aldehyde levels increased 28.7% in BRS Manicoré and 15% in Tenera compared to the controls, but hydrogen peroxide levels increased 24% in BRS Manicoré and decreased 16% in Tenera. Under salinity, SOD activity increased 261% in BRS Manicoré and 206% in Tenera. In both hybrids, APX and CAT activities were reduced in salinized plants, but these reductions were more significant in Tenera. It is concluded that BRS Manicoré was more tolerant to substrate salinity because it exhibited less damage to the photosynthetic apparatus and greater superoxide dismutase activity, which may be advantageous under conditions of longer salinity stress.

**Keywords:** saline stress, tolerance, photo-oxidation, antioxidant system.

## 2.1 INTRODUÇÃO

A palma de óleo (*Elaeis guineensis* Jacq.) é uma cultura perene de grande interesse econômico e social. Originária da África Ocidental, a espécie é extremamente adaptável ao clima tropical, regiões estas favoráveis para sua produtividade e crescimento (CORLEY & TINKER, 2016). Entre as características e importância da espécie, a palma de óleo é considerada a principal fonte de óleo vegetal do mundo, sendo este óleo utilizado em diversos setores da economia global, tais como na indústria alimentícia, farmacêutica e produção de biocombustíveis (BASIRON, 2007; VOORA *et al.*, 2020).

O Brasil é o 9º maior produtor mundial de frutos de palma de óleo, sendo o estado do Pará responsável por 90% da produção nacional, com uma produção de 2,9 milhões toneladas por ano colhidos de 185,96 mil hectares (IBGE, 2023). No Pará, os plantios de palma de óleo se concentram na região do nordeste do estado, sendo os municípios de Tailândia, Concórdia do Pará, Bonito, Acará, Tomé-Açu e Moju os principais produtores (SEDAP, 2020). Nessas regiões, a disponibilidade hídrica anual é considerada adequada ao cultivo da palma de óleo, sem que haja, portanto, períodos de deficiência hídrica acentuados (Bastos *et al.*, 2001). Contudo, com as mudanças climáticas e fenômenos meteorológicos como o El Niño, alterações nos padrões das precipitações na Amazônia têm sido observados aos longos das últimas décadas, resultando em períodos de estiagem cada vez mais longos e com menor volume de precipitação (CAI *et al.*, 2014; RAZA *et al.*, 2019).

Considerando-se que as lavouras de palma de óleo raramente fazem uso de irrigação e, dessa forma, dependem das precipitações locais para reposição hídrica dos solos, e considerando-se que as altas produtividades da cultura são obtidas mediante uso intenso de fertilizantes químicos, então, períodos de estiagem mais prolongados associados a uma maior concentração de sais no solo podem levar as plantas a experimentarem um estresse salino que comprometa seu metabolismo e culmine em alterações de crescimento e produção (DIAS *et al.*, 2007; SILVA *et al.*, 2021).

Quando as plantas são expostas à salinidade, diversas alterações fisiológicas e bioquímicas são observadas, sendo as mais comuns as reduções nas taxas de

assimilação líquida do CO<sub>2</sub>, condutância estomática, eficiência fotoquímica máxima do fotossistema II (FSII) no claro e no escuro ( $F'_v/F'_m$  e  $F_v/F_m$ , respectivamente), degradação de pigmentos cloroplastídicos e indução de peroxidação lipídica (SOUZA *et al.*, 2011; CAMPOS, 2017; SILVA, 2021). Esses danos oxidativos às membranas, aos fotossistemas, pigmentos cloroplastídicos e até mesmo a proteínas mediados pelo estresse salino tem relação direta com o aumento expressivo nas espécies reativas de oxigênio (EROs), que suplantam a capacidade de defesa antioxidante das células (ARORA *et al.*, 2002; MITTLER, 2002; XIONG *et al.*, 2002; MILLER *et al.*, 2008; FORMAN *et al.*, 2010).

Dentre essas EROs, pode-se citar ânion superóxido (O<sub>2</sub><sup>-</sup>), o radical hidroxil (OH<sup>•</sup>), o peróxido de hidrogênio (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>). Contudo, as plantas podem detoxificar essas EROs por meio de enzimas antioxidantes, como a superóxido dismutase (SOD), catalase (CAT), peroxidase do ascorbato (APX) (NOCTOR & FOYER, 2018; HASANUZZAMAN, 2020).

Embora as plantas apresentem uma capacidade de defesa antioxidante para lidar com aumentos expressivos de EROs, é interessante pontuar que essa capacidade de defesa pode variar significativamente dentre diferentes materiais vegetais da mesma espécie (i.e., variedades, cultivares, híbridos etc.). Como exemplo, foi observado que em diferentes cultivares de oliveira (*Olea europaea*), houve um aumento na atividade enzimática nos genótipos considerados mais tolerantes a salinidade, em contrapartida, genótipos mais sensíveis apresentaram declínio nas enzimas (EL YAMANI; CORDOVILLA, 2024), em cultivares de gramíneas perenes (*Lolium perenne*), a atividade enzimática antioxidante de SOD, APX e CAT foi induzida no genótipo tolerante (Quickstart II) quando expostas a salinidade, diferentemente do sistema antioxidante do genótipo mais sensível (HU *et al.*, 2012).

Com isso, o trabalho foi realizado acerca da hipótese de que diferentes híbridos de palma de óleo apresentam diferentes tolerâncias ao estresse salino do solo por meio de ajustes diferenciais nos seus sistemas de defesa antioxidante. Assim, a pesquisa foi conduzida com o objetivo de avaliar os danos foto-oxidativos e a atuação do sistema de defesa antioxidante em dois híbridos de palma de óleo (*Elaeis guineensis* Jacq.) submetidos ao estresse salino, a fim de compreender como cada genótipo corresponde às condições de salinidade.

## 2.2. MATERIAL E MÉTODOS

### 2.2.1. Material vegetal e condições experimentais

O experimento foi realizado na Universidade Federal Rural da Amazônia, Campus Belém, Pará, em casa de vegetação (1°27'11.1"S, 48°26'34.4"W). Para realização do trabalho foram obtidas mudas de dois híbridos de palma de óleo (*Elaeis guineensis* Jacq.), dos híbridos Tenera e BRS Manicoré. Essas mudas, foram aclimatadas por 60 dias, quando então oito plantas uniformes de cada híbrido foram selecionadas e transferidas para vasos de 30 L (35 cm de altura x 25 cm de diâmetro da base x 35 cm de diâmetro do topo). Como substrato, foi utilizada uma mistura de solo e composto orgânico formado por material vegetal triturado na proporção 2:1 (v/v). Fertilizações adicionais foram realizadas por meio da aplicação de 10 g de Forth Coqueiro (12% N, 5% P, 18% K, 4% Mg, 8% S, 2% Ca, 0,08% B, 0,05% Cu, 0,22% Fe, 0,10% Mn, 0,005% Mo, 0,20% Zn; Forth Jardim LTDA., São Paulo, Brasil) por vaso em intervalos de 20 dias; e por meio de aplicações semanais de 5mL por planta de solução Forth Jardim Concentrado (8% N, 3% P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>, 8% K<sub>2</sub>O, 0,2% B, 1% Ca, 0,08% Cu, 0,1% Fe, 1% Mg, 0,2% Mn, 0,05% Mo, 0,4% Zn, 6% CO; Foth Jardim LTDA., São Paulo, Brasil.). Durante todo o experimento as plantas foram irrigadas diariamente visando repor a água evapotranspirada no dia, sendo o volume de água repostado estimado pelo método gravimétrico de determinação de umidade do solo (Klar et al., 1966). As irrigações foram realizadas duas vezes ao dia (8:00 h e 17:00 h) a fim de manter o substrato o mais úmido possível.

Os tratamentos experimentais consistiram da combinação dos dois híbridos (Tenera e Manicoré) submetidos a duas condições de salinidade, sendo a condição controle (Controle) aquela em que as plantas foram irrigadas diariamente com água deionizada; e a condição de estresse salino (Sal) aquela em que as plantas foram irrigadas diariamente com solução de NaCl. Para evitar choques osmóticos, a concentração da salinidade do solo foi gradativamente aumentada, aplicando-se as soluções salinas nas concentrações 25 mM, 50 mM, 75 mM (por 2 dias cada), 100 mM (por 3 dias), 200 mM (por 10 dias) e 400 mM por 18 dias, quando então as plantas foram avaliadas

Na ocasião da avaliação das plantas, a condutividade elétrica (CE) e o pH do substrato em água foram determinados utilizando-se um determinador portátil (modelo

GroLine – HI9814, Hanna Instruments, São Paulo, Brasil) (da SILVA *et al.*, 2020). Os resultados de CE e pH encontram-se na Tabela 1 e as maiores médias de CE no tratamento salinizado demonstram que a irrigação com as soluções de NaCl foram eficientes na salinização do substrato em relação aos substratos dos vasos controle.

**Tabela 1** - Condutividade elétrica (CE) e pH nos substratos sem adição de NaCl (Controle) e com adição de NaCl (Sal) no momento das determinações fisiológicas e amostragens para análises bioquímicas.

Híbrido	Tratamento do substrato	CE (mS cm <sup>-1</sup> )	pH
Manicoré	Controle	0,50 ± 0,03 Ab	6,18 ± 0,02 Ab*
	Sal	15,3 ± 0,7 Aa	6,25 ± 0,05 Aa
Tenera	Controle	0,62 ± 0,07 Ab	6,48 ± 0,04 Aa
	Sal	17,0 ± 0,9 Aa	6,16 ± 0,01 Bb

\*Os dados são a média ± EP ( $n=4$ ). Letras maiúsculas diferentes denotam diferenças entre médias dos diferentes híbridos comparados sob mesma concentração de sal (controle ou sal). Letras minúsculas diferentes denotam diferenças entre plantas não salinizadas (controle) e salinizadas (sal) para cada híbrido pelo teste Tukey ( $p<0.05$ ).

## 2.2.2. Avaliação dos tratamentos

### (a) Avaliações fisiológicas

O potencial hídrico foliar na antemanhã ( $\Psi_{am}$ ) foi determinado por meio de uma câmara de pressão do tipo Scholander (m670, Pms Instrument Co., Albany, EUA). As avaliações foram realizadas entre 4:00 e 5:00 h, utilizando-se como amostra um folíolo da porção mediana da quarta folha contada a partir do ápice da planta.

As avaliações de fluorescência da clorofila e de pigmentos cloroplastídicos foram realizadas em folíolos do terço médio contados a partir do ápice. Para as determinações de fluorescência foi utilizado um fluorômetro portátil Multispec V2 (PHOTOSYNQ, East Lansing, EUA), sendo uma leitura realizada entre 8:30 e 10:00 h (folíolos adaptados ao claro) e outra entre 19:00 e 20:30 h (folíolos aclimatados ao escuro). A partir dos dados, foram obtidas a eficiência fotoquímica máxima do fotossistema II ( $F_v/F_m$ ), a eficiência fotoquímica máxima do fotossistema II na presença

de luz ( $F'_v/F'_m$ ), a razão entre fluorescência inicial no escuro e fluorescência variável no claro ( $F_0/F'_v$ ), coeficiente de dissipação não fotoquímico (NPQ), dissipação fotoquímica ( $q_p$ ) e eficiência quântica efetiva ( $\Phi_{PSII}$ ). Para a determinação de clorofila (Chl) *a*, Chl *b*, Chl *a+b*, Chl *a/b*, carotenóides, xantofilas e antocianinas foi utilizado um espectrômetro foliar modelo CI-710s SpectraVue (CID Bio-Science, Camas, EUA), tendo essas determinações sido realizadas durante a manhã, logo após as determinações de fluorescência.

## **(b) Análises bioquímicas**

Após as análises fisiológicas, amostras de folíolos foram coletadas e imediatamente congeladas em nitrogênio líquido e posteriormente acondicionadas em freezer a  $-20\text{ }^\circ\text{C}$ .

A peroxidação lipídica foi avaliada pela determinação de substâncias reativas ao ácido tiobarbitúrico, expressas em equivalentes de aldeído malônico (MDA) segundo Cakmak e Horst (1991). Amostras de 100 mg MF foram maceradas em 2 mL de ácido tricloacético (TCA) 0,1% p/v), seguindo-se da centrifugação do homogenato a 15000 g por 15 min a  $4\text{ }^\circ\text{C}$ . Após esse processo, uma alíquota de 500  $\mu\text{L}$  do sobrenadante foi combinada a 1,5 mL da solução de ácido 2-tiobarbitúrico (TBA) 0,5% (p/v) preparada em TCA (20%). Após agitação, as amostras foram incubadas em banho-maria a  $90\text{ }^\circ\text{C}$  por 20 min, quando a reação foi paralisada em banho de gelo. As absorbâncias das amostras foram registradas a 532 nm e 600 nm em espectrofotômetro UV-Visível (K37 - UVVIS, Kasvi, Paraná, Brasil) para os cálculos, foi utilizado o coeficiente de extinção molar do MDA ( $155\text{ mM}^{-1}\text{ cm}^{-1}$ ) e os dados expressos em  $\text{nmol g}^{-1}\text{ MS}$ .

A concentração de peróxido de hidrogênio ( $\text{H}_2\text{O}_2$ ) foi obtida a partir de 100 mg de amostra fresca homogeneizada em 2 mL de ácido tricloacético (TCA) e o homogenato foi centrifugado a 15.000 g por 15 minutos a  $4\text{ }^\circ\text{C}$ . Em seguida, foi utilizado uma alíquota de 300  $\mu\text{L}$  de extrato, 700  $\mu\text{L}$  de TFK 10 mM (pH 7,0) e 1 mL de iodeto de potássio 1M. A absorbância foi obtida a 390 nm e a concentração de  $\text{H}_2\text{O}_2$  obtida por meio da curva padrão.

As análises bioquímicas referente ao sistema antioxidante foram realizadas no Laboratório de Estudos da Biodiversidade de Plantas Superiores. Para obtenção dos resultados, foram analisados teores de dismutase do superóxido (SOD, EC 1.15.1.1), catalase (CAT, EC 1.11.1.6), peróxido do ascorbato (APX, EC 1.11.1.11). As

determinações das atividades enzimáticas foram obtidas a partir de uma mesma extração.

A dismutase do superóxido (SOD, EC 1.15.1.1) foi extraída a partir da maceração de 150 mg de material fresco em 1,5 mL de tampão fosfato de potássio (TFK) 100 mM pH 7,0 EDTA 1 mM ASA 1mM, em seguida o extrato foi transferido para eppendorfs de 2 mL e centrifugados durante 30 minutos, 14.000 G a 4°C. Após a centrifugação, o sobrenadante foi coletado e a atividade determinada em 100 µL de extrato, 1660 µL de TFK 50 mM (pH 6,0) + EDTA 1 mM, 200 µL de NBT 750 µM e 40 µL de riboflavina 1 mM, em seguida dos tubos foram expostos a iluminação com lâmpadas fluorescentes de 30 watts (30 µmol fótons m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) por 5 min. As absorbâncias foram determinadas a 560 nm e a unidade de SOD foi definida como a quantidade de enzima capaz de inibir a fotorredução de NBT em 50% (GIANNOPOLITIS e RIES, 1977).

A peroxidase do ascorbato (APX, EC 1.11.1.1) foi determinado a partir de 100 µL do extrato, 2,5 mL de TFK 50 mM (pH 6,0), 200 µL de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> a 30 mM. A atividade da APX foi determinada pela oxidação do ascorbato a 290 nm (NAKANO e ASADA, 1981).

A atividade da catalase (CAT, EC 1.11.1.6) foi determinada a partir de 50 µL de extrato, 2,95 mL de TFK contendo H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 20 mM. A determinação ocorreu pela extinção do H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> a 240 nm (HAVIR e MCHALE 1987).

### **2.2.3. Análises estatísticas**

Os dados de  $\Psi_{am}$  foram submetidos aos testes de homogeneidade das variâncias e normalidade e em seguida submetidos à ANOVA considerando-se o fatorial 2 x 2 (dois híbridos e duas condições de salinidade do substrato) em delineamento de blocos ao acaso ( $n=4$ ). As médias foram comparadas pelo teste Tukey ( $p<0.05$ ).

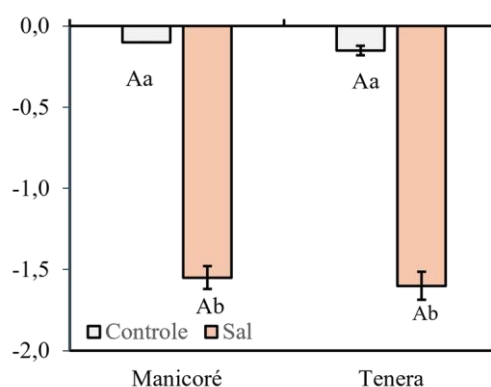
Para avaliar os efeitos do estresse salino, os dados de cada híbrido foram analisados separadamente. Após a checagem da normalidade dos dados (teste de Shapiro Wilk) e homogeneidade das variâncias (teste de Bartlett), procedeu-se a ANOVA considerando-se as duas condições de salinidade do substrato (controle e salinidade), em delineamento de blocos ao acaso ( $n=4$ ). Quando pertinente, as

comparações de médias foram realizadas pelo teste Tukey ( $P \leq 0,05$ ). As análises estatísticas foram realizadas utilizando software R (v.4.3.1; 2023).

### 3. RESULTADOS

#### 3.1. Potencial hídrico foliar na antemanhã

As plantas dos dois híbridos apresentaram médias similares de  $\Psi_{am}$  tanto na condição controle (média de  $-0,1$  MPa) quanto na condição de salinidade (média de  $-1,6$  MPa) (Fig. 2). Os menores valores de  $\Psi_{am}$  nas plantas salinizadas indicam que a irrigação das plantas com NaCl reduziu o potencial hídrico do substrato em resposta a redução de seu potencial osmótico ocasionada pelo acúmulo de sais nesse tratamento. Este resultado corrobora com a maior condutividade elétrica observada nos substratos salinizados em relação aos solos não salinizados (Tabela 1).

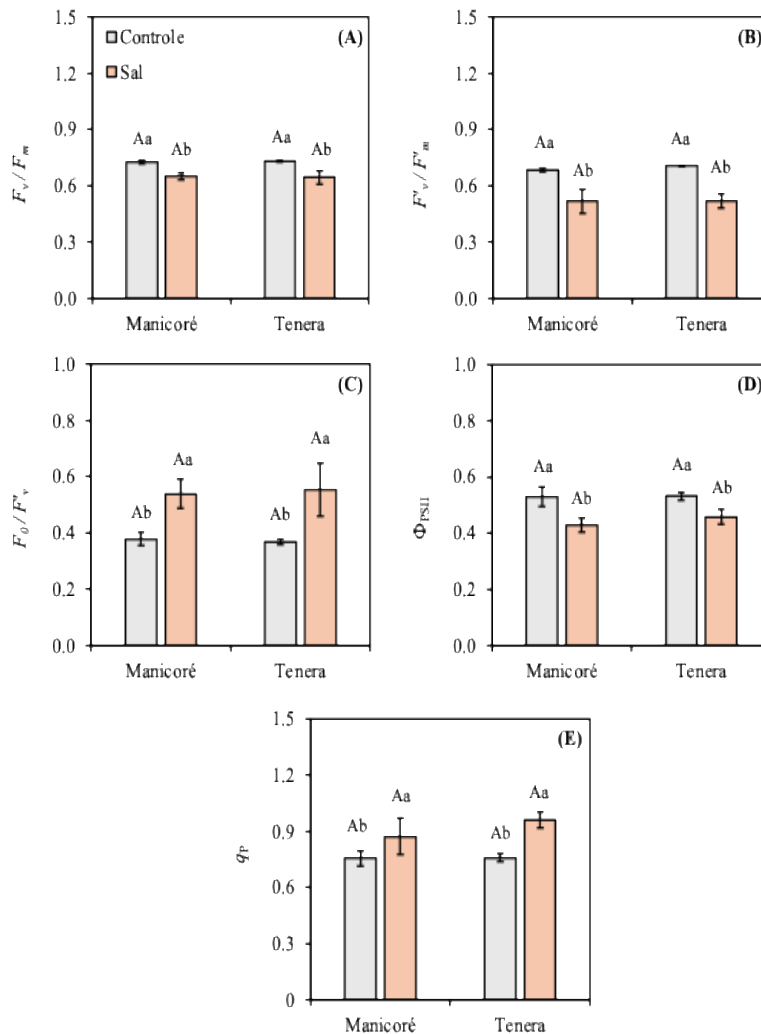


**Figura 2.** Potencial hídrico foliar na antemanhã ( $\Psi_{am}$ ) em dois híbridos de palma de óleo (Manicoré e Tenera) na ausência de NaCl (Controle) e na presença de NaCl (Sal) no substrato. Os dados são a média  $\pm$  EP ( $n=4$ ). Letras maiúsculas indicam diferenças entre médias dos diferentes híbridos comparados na mesma condição salina (controle ou sal). Letras minúsculas indicam diferenças entre plantas não salinizadas (controle) e salinizadas (sal) para cada híbrido pelo teste Tukey ( $p<0.05$ ).

#### 3.2. Indicadores de danos oxidativos às membranas celulares e ao FSII

##### 3.2.1. Danos foto-oxidativos ao FSII

Para ambos os híbridos, a ANOVA indicou que a  $F_v/F_m$ , a  $F'_v/F'_m$ ,  $F_0/F'_v$ ,  $q_P$  e  $\Phi_{PSII}$  foram significativamente influenciadas pela condição de salinidade do substrato. Para o híbrido Manicoré, as plantas sob salinidade apresentaram reduções significativas de 10% na  $F_v/F_m$ , e 9,7% na  $F'_v/F'_m$  em relação às plantas controle (Fig. 3A, B). Neste híbrido, a  $F_0/F'_v$  foi 39,5% maior nas plantas salinizadas que nas plantas controle (Fig. 3C), enquanto  $\Phi_{PSII}$  obteve uma redução de 21,3% e em  $q_P$  houve um incremento de 21,3% quando comparados com as plantas controle (Fig. D, E). Nas plantas salinizadas do híbrido Tenera, a  $F_v/F_m$  e a  $F'_v/F'_m$  foram significativamente reduzidas em 15% e 30,6% em relação às plantas controle (Figura 3A, B). Além disso, as plantas salinizadas do híbrido Tenera apresentaram média de  $F_0/F'_v$  64% maior que nas plantas controle (Figura 3 C), em contrapartida, verificou-se a redução de 15% nas médias de  $\Phi_{PSII}$  e um aumento de 35,3% em  $q_P$  (Fig. 3 D,E).

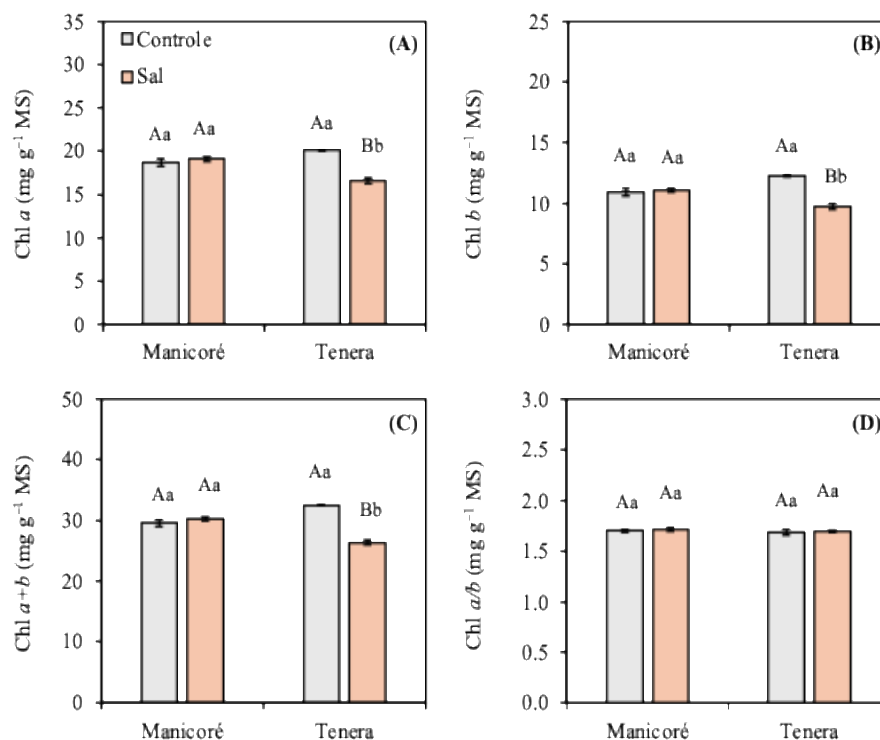


**Figura 3.** Alterações nos parâmetros de fluorescência da clorofila ( $F_v/F_m$ , eficiência fotoquímica máxima do fotossistema II;  $F'_v/F'_m$ , na eficiência fotoquímica máxima do fotossistema II na presença de luz;  $F_o/F'_v$ , razão entre fluorescência inicial no escuro e fluorescência variável no claro;  $\Phi_{PSII}$ , eficiência quântica do transporte de elétrons no PSII; e  $q_p$ , coeficiente de extinção fotoquímica) em dois híbridos de palma de óleo (Manicoré e Tenera) na ausência de NaCl (Controle) e na presença de NaCl (Sal). Os dados são a média  $\pm$  EP ( $n=4$ ). Letras maiúsculas indicam diferenças entre médias dos diferentes híbridos comparados na mesma condição salina (controle ou sal). Letras minúsculas indicam diferenças entre plantas não salinizadas (controle) e salinizadas (sal) para cada híbrido separadamente. As comparações de médias foram realizadas pelo teste Tukey ( $p<0.05$ ).

### 3.2.2. Degradação de pigmentos cloroplastídicos

Para o híbrido Manicoré, não houve qualquer efeito significativo nos teores foliares de Chl *a*, Chl *b*, Chl *a+b* e Chl *a/b* sob condição de salinidade do solo (Fig. 4).

No híbrido Tenera, os teores de Chl *a*, Chl *b* e Chl *a+b*, a ANOVA retornou significância para o efeito da salinidade, nesse caso, as plantas salinizadas do híbrido Tenera apresentaram reduções significativas de 14,9 % no teor foliar de Chl *a*, 17% na Chl *b* e 16% na Chl *a+b* (Figura 4 A, B e C), o que indica que o estresse salino levou a uma degradação desses pigmentos cloroplastídicos neste híbrido, no entanto, não foi observado diferença significativa na razão Chl *a/b* (Fig. 4D).

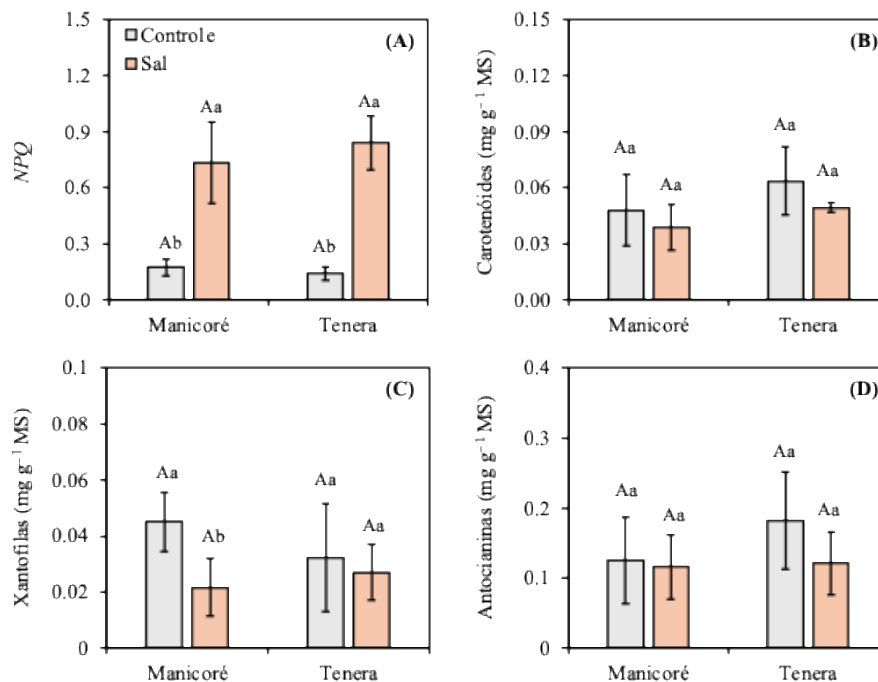


**Figura 4.** Alterações nos teores foliares de clorofila *a* (Chl *a*), clorofila *b* (Chl *b*), clorofilas totais (Chl

$a+b$ ) e razão clorofila  $a$  e  $b$  (Chl  $a/b$ ) em dois híbridos de palma de óleo (Manicoré e Tenera) na ausência de NaCl (Controle) e na presença de NaCl (Sal). Os dados são a média  $\pm$  EP ( $n=4$ ). Letras maiúsculas indicam diferenças entre médias dos diferentes híbridos comparados na mesma condição salina (controle ou sal). Letras minúsculas indicam diferenças entre plantas não salinizadas (controle) e salinizadas (sal) para cada híbrido separadamente. As comparações de médias foram realizadas pelo teste Tukey ( $p<0.05$ ).

### 3.2.3. Coeficiente de dissipação não-fotoquímica

O estresse salino influenciou significativamente a NPQ nas plantas salinizadas do híbrido Manicoré onde foi observado um incremento aproximadamente 4,25 vezes maior que nas plantas controle (Figura 5 A), além disso, este híbrido também apresentou uma redução de 51 % nos teores foliares de xantofilas. Enquanto no híbrido Tenera a NPQ foi aproximadamente 6 vezes maior que nas plantas controle (Figura 5 A). Esses resultados apontam que a dissipação de excessos de energia na forma de calor é um mecanismo comum nos dois híbridos avaliados, porém, esse mecanismo se mostrou mais eficiente nas plantas do híbrido Manicoré que no Tenera. Para as avaliações de carotenóides e antocianinas, não foi evidenciado diferenças significativas em ambos os híbridos estudados, do mesmo modo, não houve significância nos teores de xantofilas para o híbrido Tenera.



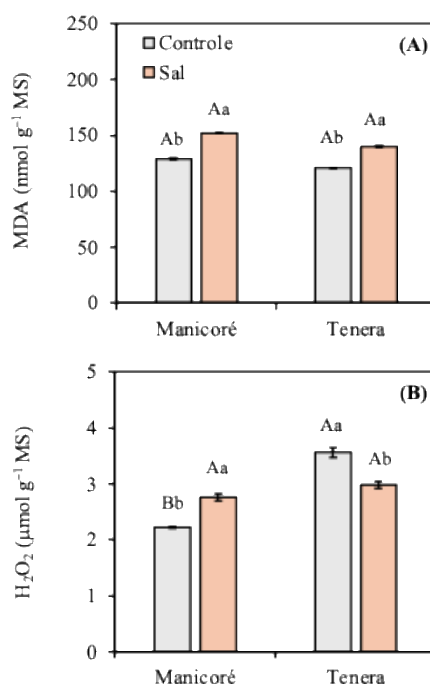
**Figura 5.** Alterações no coeficiente de extinção não fotoquímico (NPQ), carotenóides, xantofilas e antocianinas em dois híbridos de palma de óleo (Manicoré e Tenera) na ausência de NaCl (Controle) e na

presença de NaCl (Sal). Os dados são a média  $\pm$  EP ( $n=4$ ). Letras maiúsculas indicam diferenças entre médias dos diferentes híbridos comparados na mesma condição salina (controle ou sal). Letras minúsculas indicam diferenças entre plantas não salinizadas (controle) e salinizadas (sal) para cada híbrido separadamente. As comparações de médias foram realizadas pelo teste Tukey ( $p<0.05$ ).

### 3.2.4. Peroxidação de lipídeos de membrana e H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>

No híbrido Manicoré, foi observado que a peroxidação de lipídeos de membrana acessada pelo teor foliar de MDA foi significativamente influenciada pela salinidade. Desse modo, as plantas estressadas do híbrido Manicoré apresentaram um aumento de 28,7% no teor de MDA quando comparado ao tratamento controle (Figura 3A). Para a concentração de peróxido de hidrogênio (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>), observou-se que o estresse salino influenciou um aumento de aproximadamente 24% em relação ao tratamento controle.

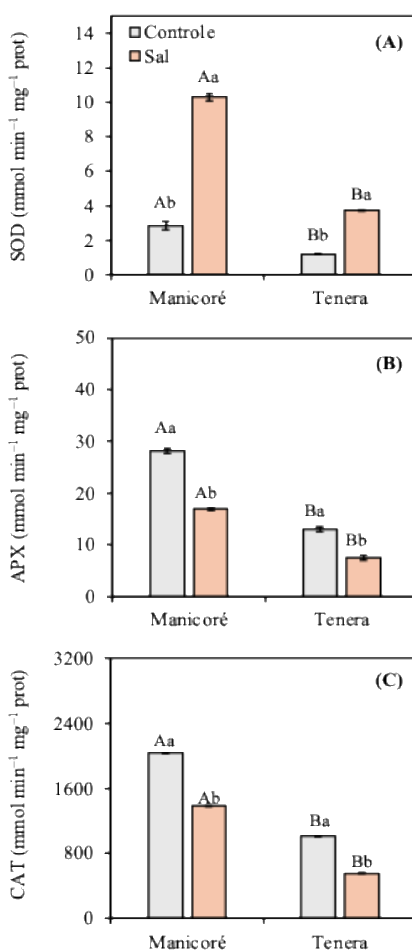
No híbrido Tenera, os teores de MDA foram influenciados pela condição de estresse salino, sendo avaliado um incremento de 15% em relação as plantas controle, enquanto as concentrações de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> foram reduzidas em aproximadamente 16% quando submetidas a condição de salinidade.



**Figura 6.** Teores foliares de aldeído malônico (MDA) e peróxido de hidrogênio (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) em dois híbridos de palma de óleo (Manicoré e Tenera) na ausência de NaCl (Controle) e presença de NaCl (Sal) no substrato. Os dados são a média  $\pm$  EP ( $n=4$ ). Letras maiúsculas diferentes denotam diferenças entre médias dos diferentes híbridos comparados sob mesma concentração de sal (controle ou sal). Letras minúsculas diferentes denotam diferenças entre plantas não salinizadas (controle) e salinizadas (sal) para cada híbrido separadamente. As comparações de médias foram realizadas pelo teste Tukey ( $p<0.05$ ).

### 3.2.5. Atividades de enzimas antioxidantes

Em relação ao tratamento controle, a atividade da SOD aumentou significativamente em ambos os híbridos, sendo evidenciado um incremento de 261% e 206%, no Manicoré e Tenera, respectivamente, em plantas submetidas a condição de estresse salino quando comparadas ao tratamento controle. Em contrapartida, observou-se uma redução na atividade da APX e CAT em ambos os híbridos, na atividade da APX, foi avaliado uma redução de 39,92% no híbrido Manicoré e 42,12% no Tenera, enquanto a atividade da CAT foi reduzida em 32% e 44% no Manicoré e Tenera, respectivamente, em comparação ao tratamento sem presença de NaCl.



**Fig. 6.** Atividades da dismutase do superóxido (SOD), peroxidase do ascorbato (APX) e catalase (CAT) em dois híbridos de palma de óleo (Manicoré e Tenera) na ausência de NaCl (Controle) e presença de NaCl (Sal) no substrato. Os dados são a média  $\pm$  EP ( $n=4$ ). Letras maiúsculas diferentes denotam diferenças entre médias dos diferentes híbridos comparados sob mesma concentração de sal (controle ou sal). Letras minúsculas diferentes denotam diferenças entre plantas não salinizadas (controle) e

salinizadas (sal) para cada híbrido separadamente. As comparações de médias foram realizadas pelo teste Tukey ( $p < 0.05$ ).

#### 4. DISCUSSÃO

No presente estudo, em ambos os híbridos avaliados, foi observado um comportamento semelhante na redução do potencial hídrico foliar (-1,6 Mpa) em plantas submetidas a condição de estresse salino. Esse comportamento é caracteristicamente causado pelo acúmulo de  $\text{Na}^+$  e  $\text{Cl}^-$  no substrato em decorrência das irrigações com solução salina, como consequência, o potencial osmótico é reduzido, afetando diretamente a disponibilidade e a capacidade de absorção de água pela planta, sendo este um dos primeiros efeitos observados causados pelo estresse na planta (PRISCO; GOMES – FILHO, 2010, FATEMI *et al.*, 2019), concomitantemente, o aumento dos níveis de condutividade elétrica evidenciam a presença elevada de sais no meio de cultivo reforçando a ligação direta da redução do potencial osmótico e a diminuição do potencial hídrico, tal comportamento tende a ocasionar danos nos processos fisiológicos da planta como comprometimento do aparato fotossintético e danos oxidativos, o mesmo comportamento foi avaliado em estudos com coqueiro anão (*Cocos nucifera L.*), onde houve uma redução do potencial hídrico foliar em decorrência do acréscimo de concentrações de NaCl na água de irrigação (LIMA, 2014).

Em pesquisas realizadas sobre estresse salino, um dos parâmetros para identificação de danos fotooxidativos é a avaliação da razão  $F'v/F'm$  e  $Fv/Fm$ , a qual representa a eficiência máxima do fotossistema II (PSII) no claro e no escuro, respectivamente, este parâmetro representa indicadores relevantes para a determinação do funcionamento adequado e eficiente do PSII, haja vista que estresses abióticos tendem a causar danos neste aparato. Neste estudo, foi observado a ocorrência da redução das razões  $F'v/F'm$  e  $Fv/Fm$ , sendo de maneira mais significativa no híbrido Tenera, evidenciando que o aumento na concentração de NaCl ocasiona alterações relevantes na planta, reduzindo a eficiência quântica potencial do PSII, conseqüentemente, com o PSII afetado, a planta tende a realizar menos fotossíntese haja vista que há um desequilíbrio na fase de conversão de energia luminosa em química, desta forma, há sobrecarga na cadeia transportadora de elétrons, reduzindo o rendimento fotossintético e aumentando a produção de espécies reativas de oxigênio (MILLER *et al.*, 2009). O mesmo comportamento foi avaliado em estudos com sorgo (*Sorghum bicolor (L.) Moench*) e trigo (*Triticum aestivum L.*), em que genótipos menos resistentes apresentaram reduções mais expressivas à integridade do fotossistema II quando submetidos ao estresse salino (SUI *et al.*, 2015, MASARMI, 2023).

Para detectar mudanças induzidas por estresses abióticos em plantas, a relação  $F_0/F'_v$  tem sido recomendada como parâmetro de avaliação pois também representa a sinalização de distúrbios na integridade do PSII (LICHTENTHALER *et al.*, 2005; ZANANDREA *et al.*, 2006). Dessa forma, estima-se que o aumento em tal relação ocorre devido um acúmulo de centros de reação inativos e da dissociação de complexos antena, diante disso, no presente estudo pode-se inferir que o aumento da  $F_0/F'_v$ , expressivamente maior no híbrido Tenera, indica a sensibilidade e a deterioração funcional entre antenas e centros de reação quando exposto a condições de salinidade, tornando-o mais suscetível a danos e prejuízos no aparato fotossintético, o mesmo também é observado em estudos sobre estresse salino em mudas de manga (*Mangifera indica* L.) e cevada (*Hordeum vulgare* L.) (LUCENA, 2012; MAKHTOUM *et al.*, 2023). Além disso, a redução significativa do  $\Phi_{PSII}$  está relacionada à limitação do uso eficiente da energia absorvida pela luz, ocasionando acúmulo de tal energia nos tilacóides e consequentemente favorecendo a formação de EROs, diante disso, os resultados de redução obtidos ao avaliar os híbridos Manicoré e Tenera são condizentes com pesquisas realizadas com cevada (*Hordeum vulgare* L.) e tamareira (*Phoenix dactylifera*) (KAZANI *et al.*, 2016). Em contrapartida, avaliando os resultados, foi observado o aumento do coeficiente de extinção fotoquímica ( $q_p$ ) em ambos os híbridos, sendo mais evidente no Tenera, esse comportamento pode indicar um mecanismo de adaptação, buscando utilizar o aparato fotossintético de maneira mais eficiente diante do estresse, permitindo assim uma melhor utilização da energia luminosa absorvida em meio aos danos causados pela salinidade (SHUANG *et al.*, 2022).

Em condições de estresse, a concentração elevada de NaCl tende a intensificar a formação de EROs, comprometendo a estrutura dos cloroplastos e a biossíntese dos pigmentos fotossintéticos sendo a degradação de pigmentos fotossintéticos um dos principais efeitos observados em plantas em condição de estresse salino (LOFTI *et al.*, 2020), dessa forma, a fluorescência da clorofila a e b tem sido bastante utilizada como mecanismo de detecção de danos causados por estresses abióticos (STIRBET *et al.*, 2018). Neste estudo, os efeitos deletérios do estresse salino diante da degradação de pigmentos cloroplastídicos (Chl *a*, Chl *b* e Chl *a + b*) foi observado apenas no híbrido Tenera, infere-se que este fator ocorre devido ao acúmulo de íons potencialmente tóxicos na estrutura celular, comprometendo a atividade fotossintética e causando desequilíbrio no aproveitamento da energia luminosa absorvida, consequentemente favorecendo a geração de EROs, de modo que a degradação dos pigmentos

cloroplastídicos é intensificada por meio de danos oxidativos. Essa redução na clorofila a, b e total também foi observada em *Passiflora edulis* Sims, *Lycopersicon esculintum* Mill. e cajueiro anão (WANG *et al.*, 2011; SILVA *et al.*, 2020; SOARES *et al.*, 2021).

Como medida de fotoproteção para reduzir os danos causados pelo acúmulo de energia, o mecanismo de dissipação não fotoquímica (NPQ) é ativado a fim de dissipar este excesso como forma de calor, dessa forma, observou-se no trabalho que quando os genótipos foram submetidos ao tratamento com presença de NaCl, ambos os híbridos estudados apresentaram aumento significativo no NPQ sendo no Tenera mais elevado que o BRS Manicoré, quando comparados com o tratamento controle, o mesmo comportamento foi observado em estudos com arroz (*Oryza sativa*) e *Mesembryanthemum crystallinum* quando expostos a salinidade, o aumento no NPQ foi interpretado como mecanismo de defesa imediato visando reduzir a fotoinibição e estresse oxidativo (HE *et al.*, 2021; NGUYEN *et al.*, 2023). Porém, para que a manutenção do NPQ seja efetiva, é necessário que a planta possua a capacidade de manter o ciclo das xantofilas (violaxantina – zeaxantina), este ciclo é caracterizado com o principal mecanismo bioquímico para a ativação do NPQ, sendo responsável pela conversão do excesso de energia em calor. Nesta pesquisa, observou-se a redução nos teores de xantofilas no híbrido BRS Manicoré, este comportamento torna-se um fator limitante para a manutenção do NPQ a longo prazo, o mesmo foi observado em estudo com *Atriplex centralasiatica* (QIU *et al.*, 2003).

Em meio de cultivo adequado, as plantas produzem EROs e MDA (peroxidação lipídica) de maneira natural como subprodutos do metabolismo, no entanto, em condições de estresse abiótico, o aumento na produção de espécies reativas de oxigênio infere na elevada taxa de peroxidação lipídica, isso ocorre pois em excesso, as EROs oxidam os ácidos graxos de membrana, comprometendo as estruturas celulares, o aparato fotossintético e induzindo a degradação de pigmentos essenciais, consequentemente aumentando as taxas de MDA na planta ( SALEEM *et al.*, 2021; SAMANTA *et al.*, 2024; SHAN *et al.*, 2024). No presente estudo, foi identificado o acréscimo na taxa de MDA em ambos os híbridos submetidos ao estresse salino, indicação a peroxidação lipídica das membranas, corroborando com estes resultados, o mesmo foi observado em pesquisas sobre *estresse salino em Saccharum officinarum L. e Ricinus communis L.* (BARRETO, 2013; SANTOS, 2013).

Como estratégia de defesa, as plantas ativam seus mecanismos enzimáticos antioxidantes afins de eliminar espécies reativas de oxigênio, reduzindo a concentração de EROs no meio intracelular, a superóxido dismutase (SOD), ascorbato peroxidase (APX) e a catalase (CAT) são as principais enzimas envolvidas no mecanismo de detoxificação intracelular (MITTLER, 2002; SHAN *et al.*, 2024). Sob estresse salino, o aumento da atividade da SOD infere diretamente da dismutação do radical superóxido ( $O_2^{\cdot-}$ ) em  $H_2O_2$ , fazendo assim parte da primeira linha de defesa antioxidante, esse comportamento é observado nos resultados desta pesquisa, onde o aumento da atividade da SOD é refletido no acúmulo de  $H_2O_2$  no híbrido BRS Manicoré, por outro lado, os níveis de  $H_2O_2$  no híbrido Tenera foram menores quando comparados com o BRS Manicoré em contrapartida, a atividade da superóxido dismutase também foi menor, essa relação foi observada em mudas de cafeeiro (DEUNER, 2008). Em geral, o peróxido de hidrogênio resultante da SOD é convertido em água pelas enzimas APX e CAT, porém, neste trabalho, essas enzimas tiveram suas atividades reduzidas em ambos os híbridos estudados. Essas respostas podem ser decorrentes de um dano enzimático ou de uma limitação de cofatores, como por exemplo o ascorbato, reduzindo então a capacidade de degradação de peróxido de hidrogênio em água (AAZAMI *et al.*, 2021), diante disso, os resultados obtidos são semelhantes aos com os de pesquisas com *Solanum lycopersicon* L. e *Lolium perene* (HU *et al.*, 2016; AAZAMI *et al.*, 2021).

## 5. CONCLUSÃO

As plantas do híbrido BRS Manicoré submetidas ao estresse salino apresentaram menos danos foto-oxidativos ao FSII evidenciados pelas reduções de  $F_v/F_m$ ,  $F'_v/F'_m$  e  $\Phi PSII$  e aumentos na  $F_0/F'_v$  e  $q_p$ , também não foi evidenciado degradações significativas nos pigmentos cloroplastídicos quando comparado ao híbrido Tenera, além disso, a atividade enzimática apresentou-se mais eficiente diante da superóxido dismutase nas plantas com presença de NaCl. Diante desses parâmetros, o BRS Manicoré mostrou-se mais tolerante em relação ao Tenera.

## 6. REFERÊNCIAS

- AAZAMI, Mohammad Ali; RASOULI, Farzad; EBRAHIMZADEH, Asghar. **Oxidative damage, antioxidant mechanism and gene expression in tomato responding to salinity stress under in vitro conditions and application of iron and zinc oxide nanoparticles on callus induction and plant regeneration.** BMC Plant Biology, v. 21, n. 1, p. 597, 2021.
- ALMEIDA, Diego M.; OLIVEIRA, M. Margarida; SAIBO, Nelson JM. **Regulation of Na<sup>+</sup> and K<sup>+</sup> homeostasis in plants: towards improved salt stress tolerance in crop plants.** Genetics and molecular biology, v. 40, n. 1 suppl 1, p. 326-345, 2018.
- ARORA, A.; SAIRAM, R. K.; SRIVASTAVA, G. C. **Oxidative stress and antioxidative system in plants.** Current Science, v.82, p.1227- 1238, 2002.
- BARRETO, Kellya Francisca Mendonça. **Avaliação de parâmetros de estresse oxidativo em plantas de cana-de-açúcar tratadas com peróxido de hidrogênio.** 2013. 75 f. Dissertação (Mestrado em Biodiversidade; Biologia Estrutural e Funcional.) - Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Natal, 2013.
- CAI, W. et al. **Increasing frequency of extreme El Niño events due to greenhouse warming.** Nature Climate Change, v. 4, n. 2, p. 111–116, 2014
- CAKMAK, Ismail; HORST, Walter J. **Efeito do alumínio na peroxidação lipídica, superóxido dismutase, catalase e atividades de peroxidase em pontas de raiz de soja (Glycine max).** Physiologia plantarum , v. 83, n. 3, p. 463-468, 1991.
- CAMPOS, Fernanda Vidal de. **Óxido nítrico melhora o desempenho de plantas de Lactuca sativa L. expostas ao estresse salino.** 2017.
- COCETTA, G.et al. **Ascorbic acid metabolism during bilberry (Vaccinium myrtillus L.) fruit development.** Journal of Plant Physiology,Amsterdã, v. 169, n. 11, p. 1059-1065, 2012.
- CORLEY, R. Hereward V.; TINKER, Peter BH. **The oil palm.** John Wiley & Sons, 2015.
- DEUNER, Sidnei et al. **Peróxido de hidrogênio e ácido ascórbico influenciando a atividade de enzimas antioxidantes de mudas de cafeeiro.** Revista Ceres, v. 55, n. 2, p. 135-140, 2008.
- DIAS, N. DA S.; BLANCO, FLÁVIO F. **Efeitos dos sais no solo e na planta.** 2010.
- EL YAMANI, Mohamed; CORDOVILLA, Maria del Pilar. **Mecanismos de tolerância da oliveira (Olea europaea) em condições salinas.** Plantas, v. 13, n. 15, pág. 2094, 2024.

- FATEMI, Farzaneh et al. **Exploiting differential gene expression to discover ionic and osmotic-associated transcripts in the halophyte grass *Aeluropus litoralis***. *Biological procedures online*, v. 21, n. 1, p. 14, 2019.
- FREIRE, José Lucínio de Oliveira et al. **Rendimento quântico e trocas gasosas em maracujazeiro amarelo sob salinidade hídrica, biofertilização e cobertura morta**. *Revista Ciência Agronômica*, v. 45, p. 82-91, 2014.
- GIANOPOLITIS, C. N.; RIES, S. K. **Superoxide dismutases. I. Occurrence in higher plants**. *Plant Physiology*, v. 59, p. 309-314, 1977.
- HASANUZZAMAN, Mirza et al. **Regulação da via ascorbato-glutationa na mitigação de danos oxidativos em plantas sob estresse abiótico**. *Antioxidants*, v. 8, n. 9, p. 384, 2019.
- HAVIR, E.; McHALE, N.A. **Biochemical and developmental characterization of multiple forms of catalases in tobacco leaves**. *Plant Physiology*, v. 84, p. 450-455, 1987.
- HE, Jie; KOH, Dominic JQ; QIN, Lin. **LED spectral quality and NaCl salinity interact to affect growth, photosynthesis and phytochemical production of *Mesembryanthemum crystallinum***. *Functional Plant Biology*, 2021.
- HU, Longxing et al. **Responses of antioxidant gene, protein and enzymes to salinity stress in two genotypes of perennial ryegrass (*Lolium perenne*) differing in salt tolerance**. *Journal of plant physiology*, v. 169, n. 2, p. 146-156, 2012.
- HU, T., Chen, K., Hu, L. *et al.* **H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> and Ca<sup>2+</sup>-based signaling and associated ion accumulation, antioxidant systems and secondary metabolism orchestrate the response to NaCl stress in perennial ryegrass**. *Sci Rep* 6, 36396 (2016). <https://doi.org/10.1038/srep36396>
- IBGE. **Produção agropecuária**. Disponível em: <<https://www.ibge.gov.br/explica/producao-agropecuaria/dende/pa>>. Acesso em: 24 out. 2024.
- KALAJI, Hazem M. et al. **Chlorophyll a fluorescence as a tool to monitor physiological status of plants under abiotic stress conditions**. *Acta physiologiae plantarum*, v. 38, n. 4, p. 102, 2016.
- KAR, M.; MISHRA, D. **Catalase, peroxidase, and polyphenoloxidase activities during rice leaf senescence**. *Plant Physiology*.57: 315-319. 1976.

- KLAR, A. E. et al. **Determinação da umidade do solo pelo método das pesagens.** Anais da Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, v. 23, p. 15- 30, 1966.
- KOSHIBA, T. **Cytosolic ascorbate peroxidase in seedlings and leaves of maize (*Zea mays*).** Plant and Cell Physiology, v. 34, n. 05, p. 713-721, 1993.
- LIMA, B. L. de C. **Respostas fisiológicas e morfológicas de mudas de coqueiro anão irrigado com águas salinas.** 2014. 106 f. Dissertação (Mestrado em Engenharia Agrícola) - Centro de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Ceará, Fortaleza.
- LIMA, Geovani S. de et al. **Tolerance of precocious dwarf cashew clones to salt stress during rootstock formation stage.** Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental, v. 24, p. 474-481, 2020.
- LOTFI, Ramin; GHASSEMI-GOLEZANI, Kazem; PESSARAKLI, Mohammad. **Salicylic acid regulates photosynthetic electron transfer and stomatal conductance of mung bean (*Vigna radiata* L.) under salinity stress.** Biocatalysis and Agricultural Biotechnology, v. 26, p. 101635, 2020.
- LUCENA, Cicero Cartaxo de et al. **Salt stress change chlorophyll fluorescence in mango.** Revista Brasileira de Fruticultura, v. 34, p. 1245-1255, 2012.
- MAKHTOUM, Somayyeh et al. **Genomics and physiology of chlorophyll fluorescence parameters in *Hordeum vulgare* L. under drought and salt stresses.** Plants, v. 12, n. 19, p. 3515, 2023.
- MASARMI, Amaneh Ghasemi et al. **Comparing the salinity tolerance of twenty different wheat genotypes on the basis of their physiological and biochemical parameters under NaCl stress.** PLoS One, v. 18, n. 3, p. e0282606, 2023.
- MILLER, G. et al. **Reactive oxygen species homeostasis and signalling during drought and salinity stresses** ce\_2041 453.467. 2009.
- MILLER, G.; SHULAEV, V.; MITTLER, R. **Reactive oxygen signaling and abiotic stress.** Physiologia Plantarum, v.133, p.481-489, 2008.
- MITTLER, R. **Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance.** Trends in Plant Science, v.7, p.405-410, 2002.
- MURSHED R.; LOPEZ-LAURI F.; SALLANON H. **Microplate quantification of enzymes of the plant ascorbate-glutathione cycle.** Analytical Biochemistry, Londres, v.15, n. 2, p. 320- 322, 2008.

- NAKANO Y.; ASADA K. **Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts.** *Plant Cell Physiology*, v. 22, n. 05, p.867-880, 1981.
- NGUYEN, Anh Trung; TRAN, Lien Hong; JUNG, Sunyo. **Salt stress-induced modulation of porphyrin biosynthesis, photoprotection, and antioxidant properties in rice plants (*Oryza sativa*).** *Antioxidants*, v. 12, n. 8, p. 1618, 2023.
- PRISCO, J. T.; GOMES FILHO, E. **Fisiologia e bioquímica do estresse salino.** In: GHEYI, H. R.; LACERDA, C. F.; DIAS, N. S. (Ed.). **Manejo da salinidade na agricultura: estudos básicos e aplicados.** Fortaleza, CE: Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia em Salinidade, 2010. Cap. 10, p. 143-159.
- QIU, Nianwei; LU, Qingtao; LU, Congming. **Photosynthesis, photosystem II efficiency and the xanthophyll cycle in the salt-adapted halophyte *Atriplex centralasiatica*.** *New Phytologist*, v. 159, n. 2, p. 479-486, 2003.
- RAZA, A. et al. **Impact of Climate Change on Crops Adaptation and Strategies to Tackle Its Outcome: A Review.** *Plants*, v. 8, n. 2, p. 34, 30 jan. 2019. CAI, W. et al. Increasing frequency of extreme El Niño events due to greenhouse warming. *Nature Climate Change*, v.4, p. 111–116, 2014. <https://doi.org/10.1038/nclimate2100>.
- SALEEM, Mohd; FARIDUDDIN, Qazi; CASTROVERDE, Christian Danve M. **Salicylic acid: A key regulator of redox signalling and plant immunity.** *Plant Physiology and Biochemistry*, v. 168, p. 381-397, 2021.
- SAMANTA, Santanu; SETH, Chandra Shekhar; ROYCHOUDHURY, Aryadeep. **The molecular paradigm of reactive oxygen species (ROS) and reactive nitrogen species (RNS) with different phytohormone signaling pathways during drought stress in plants.** *Plant Physiology and Biochemistry*, v. 206, p. 108259, 2024.
- SEDAP, 2020. **Dados Agropecuários: Dendê.** Secretaria de Estado de Desenvolvimento Agropecuário e da Pesca. Disponível em:< <http://www.sedap.pa.gov.br/dados-agropecuarios/agropecuaria>>. Acesso em: 24 out. 2024.
- SHAN, Liqing et al. **Effects of salicylic acid on growth, physiology, and gene expression in rice seedlings under salt and drought stress.** *Plant Stress*, v. 11, p. 100413, 2024.

- SHARMA, Pallavi et al. **Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions.** Journal of botany, v. 2012, 2012.
- SHUANG, Sheng-Pu et al. **A comparison of photoprotective mechanism in different light-demanding plants under dynamic light conditions.** Frontiers in Plant Science, v. 13, p. 819843, 2022.
- SILVA, Bruna Alves da. **Bioestimulante a base de algas marinhas e ácidos fúlvicos como atenuador do estresse salino em soja.** 2021.
- SILVA, José Joedson Lima et al. **PIGMENTOS CLOROPLASTÍDICOS E DANO CELULAR DE MARACUJAZEIRO-AZEDO SOB DIFERENTES COMPOSIÇÕES DA ÁGUA E H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>,** 2020.
- STIRBET, A., Lazár D., Kromdijk, J., & Govindjee G. (2018). **Chlorophyll a fluorescence induction: can just a one-second measurement be used to quantify abiotic stress responses?** Photosynthetica, 56 86–104. <https://doi.org/10.1007/s11099-018-0770-3>.
- SUI, Na et al. **Identification and transcriptomic profiling of genes involved in increasing sugar content during salt stress in sweet sorghum leaves.** BMC genomics, v. 16, n. 1, p. 534, 2015.
- WANG, Xiaoping et al. **Respostas fisiológicas e estratégias adaptativas de plantas de tomateiro a estresses salinos e alcalinos.** Scientia Horticulturae , v. 130, n. 1, p. 248-255, 2011.