



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE FEIRA DE SANTANA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM RECURSOS GENÉTICOS VEGETAIS



ALISMÁRIO LEITE DA SILVA

ÓXIDO NÍTRICO COMO AGENTE MITIGADOR DO ESTRESSE SALINO EM
Physalis angulata L.

Feira de Santana, Ba
2021

ALISMÁRIO LEITE DA SILVA

ÓXIDO NÍTRICO COMO AGENTE MITIGADOR DO ESTRESSE SALINO EM
Physalis angulata L.

Dissertação de Mestrado, apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Recursos genéticos Vegetais da Universidade Estadual de Feira de Santana como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Recursos Genéticos Vegetais.

Orientadora: Prof. Dr.^a Marilza Neves do Nascimento

Feira de Santana, Ba
2021

Ficha catalográfica - Biblioteca Central Julieta Carteado - UEFS

Silva, Alismário Leite da
S578o Óxido nítrico como agente mitigador do estresse salino em *Physalis angulata* L./ Alismário Leite da Silva. - 2021.
63f. : il.

Orientadora: Marilza Neves do Nascimento

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual de Feira de Santana.
Programa de Pós-Graduação em Recursos Genéticos Vegetais, 2021.

1. Sinalizador celular. 2. Atenuação do estresse salino. 3. Trocas gasosas.
4. Crescimento. 5. *Physalis angulata* L. 6. Óxido nítrico.
I. Nascimento, Marilza Neves do, orient. II. Universidade Estadual de Feira de
Santana. III. Título.

CDU: 581.1:582.951.4

BANCA EXAMINADORA



Profa. Dra. Patrícia dos Santos Nascimento
(Universidade Estadual de Feira de Santana - UEFS)



Profa. Dra. Alone Lima Brito
(Universidade Estadual de Feira de Santana - UEFS)



Profa. Dra. Marilza Neves do Nascimento Ribeiro
(Universidade Estadual de Feira de Santana - UEFS)
Orientador e Presidente da Banca

Sou do Nordeste!

*Me criei na rapadura, no cuscuz e na buchada
Catei muita tanajura, quando dava uma chuvada
Sou sertão de raça pura e sou filho da cultura
De uma terra abençoada.*

Guibson Medeiros.

*Como dizia Ariano Suassuna,
Não troco meu oxente pelo ok de ninguém!*

AGRADECIMENTOS

À Deus, pelo dom da vida e por proporcionar a realização de mais um sonho, ser “MESTRE”;

Agradeço imensamente a minha família, pois sem eles, nada seria possível, em especial aos meus pais Maria Alice e Aguimario e meu irmão Manoel Neto;

À UEFS e todos que constituem essa grande família do Horto Florestal da UEFS, professores, técnicos e demais servidores;

A minha orientadora Marilza Neves do Nascimento, serei eternamente grato por todos os ensinamentos adquiridos desde a graduação, principalmente nos dois anos de mestrado, todo esforço nesse período com materiais, reagentes e pela total disponibilidade para me ajudar em qualquer que fosse o problema;

A minha noiva Illana pelo amor, carinho e por toda paciência nos momentos difíceis, além de sempre me ajudar nas análises dos experimentos.

Sou grato a CAPES pela concessão da bolsa de estudo, que foi fundamental para a conclusão dessa etapa. O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

Ao Programa de Pós-Graduação em Recursos Genéticos Vegetais e todos que fazem parte do mesmo, o meu muito obrigado por acreditarem em mim e fazer desse sonho realidade;

A todos que compõem o LAGER, em especial as professoras responsáveis pelo laboratório Marilza Neves e Claudineia Pelacani, e aos colegas que sempre estão lá e são “pau para toda obra”, Daniel, David, Lourival, Betania, Gabriel, Janderson, Larissa, Luciana, Vitor, Simonica, Maryele e a minha grande chefe Tamara, que mesmo longe me ajuda no que necessito e sei que posso contar em qualquer que seja a hora.

Aos amigos de sempre e para sempre, minha brother e piveta da bioquímica Ianna, conhecida por “Ayne”, meu parceiro velho de qualquer hora e conterrâneo Romeu, minha filha científica Viviane, vulgo “Vayve” e meu afilhado científico Francisco, vulgo “Chayke”, que não vou esquecer nunca das noites na estufa fazendo análise, vocês são de mais!; a parceira de vai e bora Josandra, vulgo “Giooh”, aquele amigo que sempre estar lá, Robson, vulgo “Robys” e a mais “braba” Aritana, vocês foram e são mais que colegas de universidade, são amigos, que fizeram todos os dias serem mais alegres, produtivos e engraçados. Meu muito obrigada a vocês “Família LAGEMIADOS”;

Aos demais amigos e colegas de curso que conheci nessa caminhada, vocês estão guardados na minha memória e coração;

Aos membros da banca examinadora, Alone Brito e Patricia Nascimento, por aceitarem o meu convite.

Para finalizar, reconheço que esse trabalho não é somente uma conquista minha, mas de todos aqueles que seguiram comigo nessa caminhada.

MUITO OBRIGADO A TODOS!

*“A tarefa não é tanto ver aquilo que ninguém viu,
mas pensar o que ninguém ainda pensou sobre
aquilo que todo mundo vê. ”*

Arthur Schopenhauer.

RESUMO

SILVA, A. L. 2021. **Óxido nítrico como agente mitigador do estresse salino em *Physalis angulata* L.** 62 p. Dissertação (Mestrado em Recursos Genéticos Vegetais) – Universidade Estadual de Feira de Santana (UEFS), Feira de Santana, BA, 2021.

O estresse salino pode envolver diversas ações na planta, principalmente respostas que induzem a tolerância ao estresse, atuando de forma coordenada, como controle da perda de água, ajustes osmóticos, homeostase iônica e defesa antioxidante. No entanto, para tais respostas, é necessário que a planta perceba o estresse e, assim, possa ser transmitido para a maquinaria indutora de protetores através da atuação dos agentes sinalizadores. O óxido nítrico (NO), por apresentar propriedades particulares, é considerado uma importante molécula de sinalização frente a condições de estresses, desempenhando um importante papel em defesa das plantas. Dessa forma, objetivou-se avaliar as principais respostas bioquímicas e fisiológicas de plantas de *P. angulata* submetidas ao estresse salino, bem como o potencial do NO como mitigador. Para isso, as condições de estresse salino foram simuladas em dois experimentos em ambiente protegido, em sistema hidropônico do tipo *floating*, com cinco níveis de condutividade elétrica da solução nutritiva - CE (CE0: 0,00; CE1: 1,80; CE2: 3,60; CE3: 5,40 e CE4: 7,2 dS.m⁻¹), no experimento I e concentrações de nitroprussiato de sódio (SNP, 0, 25, 50, 75 e 100 µM), um doador exógeno de NO, aplicado em plantas sob estresse salino (7,2 dS.m⁻¹), no experimento II. Foi avaliado o potencial hídrico, as trocas gasosas, acúmulo de açúcares, proteínas, aminoácidos, atividade foliar da enzima redutase do nitrato e parâmetros de crescimento. As relações hídricas (potencial hídrico e osmoprotetores) foram afetadas principalmente nas plantas sob estresse salino severo (7,2 dS m⁻¹), bem como as trocas gasosas, ocorrendo a diminuição da condutância estomática nos níveis mais elevados do estresse provocou reduções na taxa fotossintética, que conseqüentemente, afetou o crescimento das plantas. Observou-se que as plantas de *P. angulata* ajustaram-se osmoticamente, as quais acumularam açúcares como mecanismo de aclimatação a salinidade. A aplicação do SNP promoveu a mitigação dos efeitos do estresse salino sobre a fotossíntese e a redutase do nitrato. As plantas expostas ao agente estressor juntamente com o SNP apresentaram maior potencial hídrico e os danos promovidos pelo sal foram revertidos. O SNP reverteu e/ou atenuou os sintomas da salinidade sobre o crescimento das plantas, sobretudo no acúmulo de massa seca e área foliar. Baixas concentrações de SNP são indicadas para mitigar os efeitos negativos do estresse salino, promovendo a melhoria nas taxas fotossintéticas, minimizando o decréscimo do potencial hídrico foliar e crescimento, sendo recomendada a pré-aclimatação com 65 µM para o cultivo da espécie sob meio salino.

Palavras-chave: Sinalizador celular. Atenuação do estresse salino. Crescimento. Trocas gasosas.

ABSTRACT

Saline stress can involve several actions in plant, mainly responses that induce stress tolerance, acting in a coordinated way, such as controlling water loss, osmotic adjustments, ionic homeostasis and antioxidant defense. However, for such responses, the stress perception by plant is necessary and thus, be transmitted to the protective inducing machinery through the action of the signaling agents. Nitric oxide (NO), due to its particular properties, is considered an important signaling molecule in face of stress conditions, playing an important role in the plants defense. Thus, the aim of this work was to evaluate the main biochemical and physiological responses of *P. angulata* plants under saline stress, as well as the role of the NO mitigating potential. The salt stress conditions were simulated in two experiments in a greenhouse with floating hydroponic system, containing five electrical conductivity levels of the nutrient solution - EC (EC0: 0.00; EC1: 1.80; EC2: 3.60; EC3: 5.40 and EC4: 7.2 dS m⁻¹) in experiment I and sodium nitroprusside concentrations (SNP, 0, 25, 50, 75 and 100 μM), an exogenous NO donor, in experiment II. Water relations, gas exchange, sugars accumulation, proteins, amino acids, nitrate reductase activity in leaves and growth parameters were evaluated. Water relations (water potential and osmoprotectors) were affected mainly in plants under severe salt stress (7.2 dS m⁻¹), as well as gas exchange, where the decrease in stomatal conductance at the highest levels of stress caused reductions in the photosynthetic rate, which consequently affected the growth of plants. It was observed that *P. angulata* plants adjusted osmotically, which accumulated sugars as a mechanism of acclimatization to salinity. The application of SNP mitigated the effects of salt stress on photosynthesis and nitrate reductase. Plants exposed to the stressor in the presence of SNP showed greater water potential and the damage caused by salt was reversed. NO reversed and/or attenuated the symptoms of salinity on plant growth, especially in the accumulation of dry matter and leaf area. Low concentrations of SNP are indicated to mitigate the negative effects of salt stress, promoting the improvement in photosynthetic rates, minimizing the decrease in leaf water potential and growth and pre-acclimatization with 65 μM is recommended for the cultivation of this species under saline environment.

Keywords: Cell signaling. Saline stress attenuation. Growth. Gas exchange.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

CAPITULO I

Figura 1. Caracterização climática durante o período experimental.....32

Figura 2. Trocas gasosas e conteúdo de clorofila: assimilação (A), condutância estomática (B), transpiração (C), concentração de carbono interno (D), temperatura foliar (E), eficiência no uso de água (F) e conteúdo total de clorofila (G) de plantas de *Physalis angulata* sob estresse salino. Os dados apresentados são as médias \pm erro padrão36

Figura 3. Relações hídricas e solutos orgânicos em plantas de *Physalis angulata*: potencial hídrico foliar (A), suculência das folhas (B), açúcares solúveis totais (C), sacarose (D), proteína (E) e aminoácidos livres totais (F) de plantas de *Physalis angulata* sob estresse salino. Os dados apresentados são as médias \pm erro padrão.....39

Figura 4. Crescimento e índice de tolerância de plantas de *Physalis angulata*: altura das plantas (A), área foliar (B), massa seca da parte aérea (C), massa seca da raiz (D), massa seca total (E), índice de tolerância (F), número de frutos (G) e massa seca dos frutos (H) de plantas de *Physalis angulata* sob estresse salino. Os dados apresentados são as médias \pm erro padrão.....42

CAPITULO II

Figura 1. Relações hídricas e solutos orgânicos em plantas de *Physalis angulata* sob estresse salino e submetidas a diferentes concentrações de SPN: potencial hídrico foliar (A), suculência das folhas (B), açúcares redutores (C), açúcares solúveis totais (D), proteína (E) e aminoácidos (F). Os dados apresentados são as médias \pm erro padrão.....57

Figura 2. Taxa fotossintética, atividade da redutase do nitrato e crescimento em plantas de *Physalis angulata* sob estresse salino e submetidas a diferentes concentrações de SPN: taxa fotossintética (A), redutase do nitrato (B), área foliar (C), número de folhas (D), massa seca da parte aérea (E) e massa seca total (F). Os dados apresentados são as médias \pm erro padrão.....60

Figura 3. Sintomatologia visual de plantas de *Physalis angulata* sob estresse salino e submetidas a diferentes concentrações de SPN.....61

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL	12
2	REFERENCIAL TEÓRICO	14
2.1	<i>Physalis angulata</i>	14
2.2	EFEITO DA SALINIDADE DA ÁGUA NAS PLANTAS	15
2.3	ÓXIDO NÍTRICO	17
	REFERÊNCIAS	20
	CAPÍTULO I	27
	RESUMO	28
	ABSTRACT	29
1	INTRODUÇÃO	30
2	MATERIAL E MÉTODOS	31
3	RESULTADOS E DISCUSSÃO	34
4	CONCLUSÃO	43
	REFERÊNCIAS	44
	CAPITULO II	49
	RESUMO	50
	ABSTRACT	51
1	INTRODUÇÃO	52
2	MATERIAL E MÉTODOS	53
3	RESULTADOS E DISCUSSÃO	55
4	CONCLUSÃO	61
	REFERÊNCIAS	62

1 INTRODUÇÃO GERAL

Na região Nordeste do Brasil, principalmente no semiárido, as condições climáticas como altas temperaturas, pluviosidades insuficientes e mal distribuídas, vêm causando problemas que limitam a viabilidade econômica do cultivo de muitas espécies (SOUZA et al., 2007; SILVA et al., 2009). Devido ao déficit hídrico muito acentuado nesta região e o manejo incorreto da irrigação, o uso de água salina pode acarretar na incorporação e o acúmulo de sais no solo, conforme a água evapora ou é consumida pela planta (AYERS; WESTCOT, 1999; MEDEIROS, 2001).

A degradação dos solos pela salinidade ocorre em todo o mundo e, conseqüentemente, afeta drasticamente a produção agrícola, ocorrendo em torno de 33% nas áreas irrigadas e 20% do total das cultivadas (FAO; ITPS, 2015). A salinidade pode restringir o crescimento das plantas por meio do efeito osmótico, reduzindo a absorção de água e também pelo efeito tóxico dos íons, influenciando de forma negativa na absorção de nutrientes necessários para o melhor desenvolvimento das plantas (MUNNS, 2005).

Em condições de solos salinos, a deficiência hídrica é a principal causadora da redução na produtividade das culturas, alterando o crescimento e a fotossíntese (PIMENTEL, 1999; PIMENTEL et al., 2002). Além disso, vem sendo observado que a redução da área foliar e a diminuição da produção de fitomassa seca das plantas podem estar diretamente relacionado ao acúmulo de altos teores de Na^+ e Cl^- nas folhas, diminuindo do teor relativo de água e o potencial hídrico foliar (LARCHER, 2000).

Com isso, a busca por recursos genéticos que possuam tolerância aos estresses abióticos e que apresente potencial para exploração é de suma importância para as regiões áridas e semiáridas, como é o caso da *Physalis angulata* L. (Solanaceae), de ocorrência natural no semiárido brasileiro.

A *P. angulata* é encontrada em diversas regiões do Brasil (STEHMANN; KNAPP, 2020) e possui destaque pelo seu potencial farmacológico, principalmente por apresentar esteroides denominados fisalinas, utilizada no tratamento de diversas doenças (OLIVEIRA et al., 2013; SISLEY, et al., 2017). Seus frutos são ligeiramente acidulados (CAVALCANTE, 1996) e apresentam vitamina A, C, ferro e fósforo (COSTA, 2006), podendo ser incorporados no quadro das pequenas frutas.

Trabalhos realizados com a espécie demonstram considerável tolerância ao déficit hídrico (LEITE et al., 2018), porém, poucas são as informações relacionadas ao seu cultivo em condições de águas salinas, que por sua vez, apresenta baixa tolerância ao estresse por sais

(SOUZA et al., 2007). Diante disso, novos mecanismos para obtenção de melhores desempenhos e alta produtividade devem ser avaliados, como o uso de substâncias exógenas. Estudos demonstram que doadores exógenos de óxido nítrico (NO) desempenham um importante papel na mitigação de estresses abióticos em plantas, através da indução do fechamento estomático em período de seca, reduzindo a perda de água por transpiração (GARCÍA-MATA; LAMATTINA, 2001), bem como pela neutralização do efeito de metais pesados e salinidade (KOPYRA; GWÓZDZ, 2003).

Atuando como sinalizador nos vegetais, o óxido nítrico opera em distintos processos fisiológicos das plantas, como na regulação do crescimento e desenvolvimento da planta, na defesa contra patógenos e nas respostas a estresses abióticos (SANZ et al., 2015). Somado a isso, pesquisas indicam que o NO é capaz de atenuar os efeitos da salinidade em diversas culturas; Manai et al. (2014) verificaram efeitos benéficos significativos contra a toxicidade do NaCl em plantas de tomate; Ahmad et al. (2016), em grão de bico, observaram que há um aumento significativo na mitigação dos efeitos da salinidade.

Diante disso, é de suma importância avaliar o desempenho e os processos morfofisiológicos da espécie *Physalis angulata* submetida ao estresse salino e a utilização do óxido nítrico como mitigador do estresse, buscando apresentar importantes contribuições sobre o crescimento da espécie. Por ser uma cultura de alto potencial farmacológico, o presente trabalho proporcionará ao produtor incremento nas técnicas de cultivo, maior qualidade no produto e perspectivas futuras no campo da pesquisa visando à seleção de genótipos tolerantes. Diante do exposto, este trabalho objetivou avaliar as respostas bioquímicas e fisiológicas de plantas de *P. angulata* submetidas ao estresse salino e o potencial do óxido nítrico como mitigador do estresse.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 *Physalis angulata*

O gênero *Physalis* (Solanaceae) compreende mais de 100 espécies (SILVA et al., 2016), destacando-se a *Physalis angulata*, *Physalis ixocarpa* e *Physalis peruviana* (SOUZA et al., 2017). Diversos nomes populares são descritos para a *P. angulata*, tais como: camapu, balãozinho, juá-de-capote, bucho-de-rã, camambu e balão-rajado, tendo ocorrência registrada em diversos estados do Brasil (STEHMANN et al., 2015).

Seu ciclo de produção pode variar de acordo ao método de cultivo, em condições de campo seus frutos podem ser colhidos maduros aos 90 dias (TANAN, 2015), já em sistema hidropônico a espécie tende a ser mais precoce, com colheita realizada aos 40 dias após o transplante (LEITE et al., 2017). É uma planta herbácea e ereta, com comprimento estimado entre 40-70 cm, sendo capaz de chegar até 2 metros, sendo devidamente conduzida por tutoramento (RUFATO et al., 2008). De acordo com a literatura, a *P. angulata* é classificada como autógama, entretanto, não foram identificados estudos mais profundos para a definição concreta do seu sistema reprodutivo preferencial (CHAVES, 2017).

O fruto de camapú é climatérico e do tipo baga, apresentam coloração amarelo-esverdeada e/ou arroxeada (LORENZI; MATOS, 2002) e são envoltos por um cálice em formato de balão, que por sua vez, tem função de proteção contra ao ataque de pássaros, patógenos, insetos e determinadas condições climáticas, além disso, é utilizado como um indicador de ponto de colheita (ÁVILA et al., 2006; FREITAS; OSUÑA, 2006;).

De acordo com Rufato et al. (2008), frutos de *P. angulata* apresentam vitamina A, C, ferro e fósforo e podem ser usados na preparação de molhos, saladas, doces e decoração de doces finos, no entanto, a espécie apresenta-se subexplorada quanto ao mercado de frutas, sendo verificado o consumo maior no Brasil de frutos de *P. peruviana*, como frutas finas e oriundos de pequenas produções ou importados (RODRIGUES et al., 2018). Por isso, mesmo apresentando grande valor nutricional, seus frutos ainda possuem baixa comercialização, necessitando de pesquisas visando difundir seu uso e comércio e incorporação no quadro de frutas pequenas.

Apesar do baixo índice comercial, o camapú é largamente empregado na medicina popular, sendo que grande parte desse potencial está relacionado às fisalinas, seu principal composto (ADAMS et al., 2009), encontrando-se, preferencialmente, no caule e nas folhas da planta (SILVA et al., 2015). Diversos estudos descreveram significativas atividades medicinais,

como: anti-inflamatória, antiasmática, antidiabética e antibacteriana (SHARMA, 2015). Lima et al. (2014) verificaram atividade antinociceptiva isoladas de fisalinas do camapú. Silva et al. (2018) demonstraram potencial antileishmania, encontrando alterações importantes sobre a proliferação e morfologia de *Leishmania*. Rivera et al. (2018) constataram em extratos do cálice de *P. angulata* grande potencial no tratamento de doenças inflamatórias. Akomolafe et al. (2018) relataram a capacidade inibitória de enzimas ligadas a disfunção erétil nas folhas de *P. angulata* e *Newbouldia laevis*.

Por possuir várias potencialidades, a espécie aponta a grande possibilidade quanto a seu uso na indústria produtora de fármacos ou em programas de fitoterapia. Diante disso, a *P. angulata* é uma espécie promissora tanto para produtores como para possíveis programas de melhoramento, sendo que ainda há uma ampla margem para maior exploração científica, a fim de estabelecer melhor suas técnicas de cultivo, eficácia terapêutica e sua exploração comercial.

2.2 Efeito da salinidade da água nas plantas

Em regiões semiáridas, o principal problema é a escassez de água resultante da distribuição irregular de chuvas, provocando longos períodos de estiagem, o que torna essencial o uso da irrigação para viabilizar o meio produtivo, visto que, nessas regiões a taxa de evapotranspiração é capaz de exceder a de precipitação no decorrer do ano (HOLANDA et al., 2016). A agricultura irrigada depende muito da quantidade e da qualidade da água utilizada, sendo um fator primordial para que as plantas expressem seu máximo potencial de produção (GUEDES et al., 2015).

Na agricultura irrigadas, muitos produtores utilizam águas oriundas de fontes de captação subterrânea, como poços, que em sua grande maioria apresentam elevadas concentrações de sais, sendo consideradas salinas ou salobras (LIRA et al., 2015). O uso da água nessas condições pode afetar os solos e as plantas drasticamente, principalmente com o manejo incorreto, pois a irrigação desenfreada com águas contendo altos teores de sais e combinado com excesso de fertilizantes, promove o acúmulo desses sais na solução do solo (RIBEIRO et al., 2016), causando danos ao mesmo, circunstância evidenciada em várias regiões, como o Nordeste brasileiro (MEDEIROS et al., 2016).

A salinidade é um dos principais estresses abióticos que ocasionam o decréscimo da produtividade de diversas culturas, afetando negativamente o metabolismo vegetal em áreas semiáridas do Brasil e do mundo (OLIVEIRA et al., 2019). Diversos sais estão relacionados ao aumento da salinidade, sendo esses os mais encontrados na água de irrigação: o cloreto de sódio

(NaCl), sulfato de cálcio (CaSO₄), sulfato de magnésio (MgSO₄) e o bicarbonato de sódio (NaHCO₃), que quando estão em excesso, são prejudiciais as plantas, tendo maior destaque o cloreto de sódio (CARMONA, 2011). De acordo com Maia et al. (2012) e Freitas et al. (2013), cada espécie pode variar o fluxo de absorção desses íons tóxicos e ocasionar ações de diferentes maneiras.

Os problemas causados pela salinidade têm sido atribuídos tanto pela sua toxidez iônica, no qual os íons são acumulados nos tecidos vegetais (MUNNS; TESTER, 2008), como pelo desbalanço nutricional, provocado pela limitação da capacidade de absorção e/ou transporte de nutrientes para a parte aérea da planta (LIMA et al., 2019). Além disso, tem-se o estresse osmótico, acarretado pela alta concentração de sais, que tende a causar modificações nas relações hídricas, reduzindo o potencial hídrico e dificultando a assimilação de água pelas plantas (MOTERLE et al., 2008).

Devido a isso, o status hídrico celular pode ser prejudicado, ocasionando limitação nas trocas gasosas (ESTEVES; SUZUKI, 2008), sendo constatadas alterações significativas na taxa fotossintética, condutância estomática, transpiração e no conteúdo de clorofila (STEPIEN; KLOBUS, 2006; MOLES et al., 2016). Diversas espécies tiveram suas trocas gasosas afetadas pela salinidade, como o manjeriço (SILVA et al., 2019), feijão-caupi (ANDRADE et al., 2018) e mandioca (CRUZ et al., 2017).

Em situações de estresse salino, as plantas podem manter seu status hídrico por meio de mecanismos considerados adaptativos a determinados estresses, como a redução do número de folhas e o controle na abertura e fechamento dos estômatos, que proporciona diminuição na superfície transpirante e menor perda de água (FLOWERS, 2004; DIAS; BLANCO, 2010). Outro mecanismo é o ajustamento osmótico, por meio do baixo potencial hídrico, que tende a garantir a manutenção da turgescência celular (SILVEIRA et al., 2009), além disso, a redução do potencial hídrico está relacionada ao acúmulo de solutos orgânicos, que contribui para manter determinados processos fisiológicos, mesmo que em menores níveis de atividade (VERLUES; BRAY, 2004), tendo como destaque os açúcares solúveis e os aminoácidos (SOUZA et al., 2011).

A prolina é um dos principais aminoácidos relacionados à tolerância a estresses abióticos, a qual promove auxílio na osmorregulação celular sob estresse salino (AHMAD et al., 2015). Elevados níveis de prolina tendem a permitir que as plantas sobrevivam em baixos potenciais hídricos (CRUZ et al., 2019), além disso, alguns autores descrevem que a prolina protege o mecanismo fotossintético (REDDY et al., 2015; AHMAD et al., 2016) e pode agir contra as espécies reativas de oxigênio (EROS), preservando a célula do possível dano oxidativo (JOSEPH et al., 2015). Já os açúcares têm grande importância em diversos processos

fisiológicos, como na fotossíntese, germinação, na síntese de proteínas e expressão de possíveis genes em plantas sob estresses abióticos (ROSA et al., 2009; SAMI et al., 2016).

O acúmulo de solutos com função osmoprotetora resultantes dos estresses abióticos contribui para manutenção do equilíbrio hídrico, ou seja, manutenção do status hídrico das plantas, assim como auxiliam preservando a integridade de proteínas, membranas e enzimas (REDDY et al., 2015; PERVEEN; NAZIR, 2018). Dessa forma, em condições de estresse salino, as plantas podem ser afetadas negativamente em muitos processos fisiológicos, contanto que não sejam exercidos níveis tóxicos, as plantas podem acionar diversas estratégias para combater seus efeitos deletérios, que por sua vez, colaboram para que haja manutenção da turgescência e do crescimento (SOUZA et al., 2011).

As plantas tendem a buscar diversas formas para sobreviver quando submetidas a condições adversas e sua capacidade de aclimação sob estresse pode garantir a manutenção da sua vida. O processo de aclimação pode envolver várias alterações nas plantas, implicando na morfologia, fisiologia e bioquímica, além disso, na expressão gênica, mesmo que não seja transmitida para as próximas gerações (PRISCO; GOMES-FILHO, 2010), possibilitando que aquele indivíduo aclimatado venha adquirir maior resistência/tolerância ao estresse, quando comparado a outros não aclimatados.

Algumas técnicas são empregadas na aclimação frente aos estresses abióticos, tais como a aplicação de reguladores de crescimento, compostos orgânicos ou inorgânicos, sendo aplicados via foliar ou em contato com as raízes (ASHRAF et al., 2008). Além disso, têm-se trabalhado com substâncias que podem atuar como moléculas sinalizadoras, como o óxido nítrico (NO) (FILIPPOU et al., 2013).

2.3 Óxido nítrico

O óxido nítrico (NO) é um radical livre, pequeno e gasoso, produzido nas plantas sob condições normais e também quando submetidas a estresses bióticos e abióticos (NABI et al., 2019). É uma molécula bastante difusível por meio das membranas celulares e, devido a sua natureza química particular, o NO é apontado como um significativo mensageiro de sinalização em plantas sob condições ambientais adversas, inclusive a alta salinidade (CAMPOS, 2017) e, segundo Qiao e Fan (2008), pode atuar de forma sinérgica com outros sinalizadores, tais como peróxido de oxigênio e ácido salicílico.

Tem sido demonstrado em diversas pesquisas as várias vias para a biossíntese do NO, com sua produção nos tecidos vegetais realizada de forma enzimática e não enzimática, podendo ser sintetizado de três formas diferentes: a primeira seria por meio da atividade da enzima redutase do nitrato (NR), no qual o nitrato é convertido a nitrito e em seguida o nitrito reduzido a NO; a segunda forma seria pela ação da enzima sintase do NO, que converte arginina a NO e, por fim, a não enzimática, através da conversão de nitrito a NO, em meio acidificado (CRAWFORD, 2006; BETHKE et al., 2007; QIAO; FAN, 2008).

Estudos apontam que o NO exerce diversas funções nas plantas, atuando como regulador do crescimento (SANZ et al., 2015), estímulo de raízes laterais e adventícias (PAGNUSSAT et al., 2004; CORREA-ARANGUNDE et al., 2006) e na germinação de sementes (ATAÍDE et al., 2015), além disso, a molécula apresenta várias maneiras de combate ao estresse abiótico, como a salinidade em plantas (BAI et al., 2011), com papel central no alívio dos danos osmóticos, incluindo a ativação da expressão de genes associados a defesa antioxidativa e eliminadores de EROs (SIDDIQUI et al., 2011), ampliando assim os possíveis mecanismos utilizados na defesa e vias de proteção frente ao estresse.

Somado aos efeitos antioxidativos, o NO aparece como possível agente para induzir a aclimatação de plantas aos estresses, principalmente a salinidade, sendo verificado o estímulo da germinação e a mobilização de reservas (HU et al., 2007; EGBICHI et al., 2014) e melhorias no crescimento e desenvolvimento de plântulas (BOHM et al., 2010; LIN et al., 2012), além disso, pode promover uma maior relação K^+/Na^+ , diminuindo o acúmulo sódio e cloro nas células (KHAN et al., 2012).

A aplicação exógena de doadores de NO em plantas sob estresses abióticos melhora o desempenho e pode ajudar na proteção das plantas contra lesões oxidativas, na desnaturação de proteínas e efeitos deletérios na fotossíntese (NABI et al., 2019). Em tais condições, o fornecimento exógeno do NO pode atenuar o decréscimo da área foliar (FATMA; KHAN, 2014), promover o crescimento da parte aérea (KAUSAR et al. 2013), aumentar a produção de conteúdo fenólico total, prolina e flavonoides (HAYAT et al., 2012; DU et al., 2015) e da fitomassa (ADAMU et al., 2018).

Os principais doadores exógenos de NO utilizados em experimentos de estresses abióticos são o nitroprussiato de sódio (SNP), S-nitroso-N-acetilpenicilamina (SNAP) e S-nitrosoglutamina (GSNO). Pesquisas mostram que o NO exógeno é capaz de mitigar os efeitos do estresse salino em diversas espécies, como: tomate (MANAI et al., 2014), grão-de-bico (AHMAD et al., 2016) e soja (EGBICHI et al., 2014).

Mesmo com a grande importância da pesquisa voltada ao papel funcional do NO nas respostas ao estresse salino, a eficiência da aplicação e seu papel atenuante ainda não possui resultados convincentes, devido ao uso de espécies vegetais diferentes, diversos tipos de tratamento e as diferentes concentrações de sal utilizadas (MANAI et al., 2014). Diante disso, é de suma importância progredir nos estudos que ajudem a obter uma melhor compreensão do NO e seus possíveis efeitos nas espécies quando cultivadas sob condições salinas.

REFERÊNCIAS

- ADAMU, A. T. et al. Exogenously Applied Nitric Oxide Enhances Salt Tolerance in Rice (*Oryza sativa* L.) at Seedling Stage. **Agronomy**, v. 8, p. 1-15, 2018.
- ADAMS, M. et al. Medicinal herbs for the treatment of rheumatic disorders - A survey of European herbals from the 16th and 17th century. **Journal of Ethnopharmacology**, v. 121, p. 343–359, 2009.
- AHMAD, P.; et al. Nitric oxide mitigates salt stress by regulating levels of osmolytes and antioxidant enzymes in chickpea. **Frontiers in Plant Science**, v.7, p. 1-11, 2016.
- AHMAD, P.; et al. Role of *Trichoderma harzianum* in mitigating NaCl stress in Indian mustard (*Brassica juncea* L) through antioxidative defense system. **Frontiers in Plant Science**, v. 86, p. 868, 2015.
- AKOMOLAFE, S. A. et al. Phenolic characterization, antioxidant activities, and inhibitory effects of *Physalis angulata* and *Newbouldia laevis* on enzymes linked to erectile Dysfunction. **International Journal of Food Properties**, v. 21, p. 645–654, 2018.
- ANDRADE, J. R. et al. Trocas Gasosas Em Genótipos de Feijão-Caupi Irrigados com Água Salina. **Revista Brasileira de Agricultura Irrigada**, v.12, p. 2653 - 2660, 2018.
- ASHRAF, M. et al. Some Prospective Strategies for Improving Crop Salt Tolerance. **Advances in Agronomy**, v. 97, p. 45-110, 2008.
- ÁVILA, A. J. et al. Influencia de lamadurezdel fruto y del secado del cáliz enuchuva (*Physalis peruviana* L.), almacenada a 18°C. **Acta Agronómica Colombiana**, v. 55, p. 29-38, 2006.
- ATAÍDE, G. M. et al. Óxido nítrico na germinação de sementes de baixo vigor de *Dalbergia nigra*. **Revista de Ciências Agrárias**, v. 38, p. 438-444, 2015.
- AYERS, R. S.; WESTCOT, D. W. **A qualidade da água na agricultura**. 2. ed. Campina Grande, UFPB, 1999. 153p.
- BAI, X. et al. Deciphering the Protective Role of Nitric Oxide against Salt Stress at the Physiological and Proteomic Levels in Maize. **Journal of Proteome Research**. v. 10, p. 4349 – 4364, 2011.
- BETHKE, P. C.; LIBOUREL, I. G. L.; JONES, R. L. Nitric oxide in seed dormancy and germination. In: BRADFORD, K.; NONOGAKI, H. **Seed development, dormancy and germination**. Oxford: Blackwell Publishing, 2007. p. 153-175.
- BÖHM, F. M. L. Z. et al. Nitric oxide affecting root growth, lignification and related enzymes in soybean seedlings. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 32, p. 1039-1046, 2010.

CAMPOS, F. V.; **ÓXIDO NÍTRICO MELHORA O DESEMPENHO DE PLANTAS DE *Lactuca sativa* L. EXPOSTAS AO ESTRESSE SALINO.** 2017. 91 f. Tese (Doutorado em Fisiologia Vegetal) Universidade Federal de Viçosa, Minas Gerais.

CARMONA, F. C. **Salinidade da água e do solo e sua influência sobre o arroz irrigado.** 2011. 132 f. Tese (Doutorado em Ciência do Solo) – Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Rio Grande do Sul.

CAVALCANTE, P. V. **Frutas comestíveis da Amazônia.** 6. ed. Belém: Museu Paraense E. Goeldi, 1996. 279 p.

CHAVES, M. C. **MECANISMOS REPRODUTIVOS EM *Physalis angulata* L.** 2017. 63 f. Dissertação (Mestrado em Recursos Genéticos Vegetais) - Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana.

CORREA-ARAGUNDE, N. et al. Nitric oxide modulates the expression of cell-cycle regulatory genes during lateral root formation in tomato. **Journal of Experimental Botany**, v. 57, p. 581-588, 2006.

CORRÊA, M. P. **Dicionário das plantas úteis do Brasil e das exóticas cultivadas.** 1. ed. Ministério da Agricultura. Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal, Rio de Janeiro, v. 2, 1984. 707p.

COSTA, N. M. S.; ALOUFA, M. A. I. Organogênese direta de *Phoenix dactylifera* L. via pecíolo cotiledonar. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 36, p. 195-198, 2006.

CRAWFORD, N. M. Mechanisms for nitric oxide synthesis in plants. **Journal of Experimental Botany**, v. 57, p. 471-478, 2006.

CRUZ, J. L. et al. Salinity reduces carbon assimilation and the harvest index of cassava plants (*Manihot esculenta* Crantz). **Acta Scientiarum. Agronomy**, v. 39, p. 545-555, 2017.

CRUZ, R. M. S. C. et al. Crescimento inicial e resposta estomática de milho pipoca sob estresse salino. **Colloquium Agrariae**, v. 15, p. 15-26, 2019.

DIAS, N. S.; BLANCO, F. F.; Efeitos dos sais no solo e na planta. In: GHEYI, H. R.; DIAS, N. S.; LACERDA, C. F.; **Manejo da salinidade na agricultura: estudos básicos e aplicados.** Fortaleza: INCT sal, 2010, 472 p.

DU, S. et al. Atmospheric application of trace amounts of nitric oxide enhances tolerance to salt stress and improves nutritional quality in spinach (*Spinacia oleracea* L.) **Food Chemistry**, v. 173, p. 905 – 911, 2015.

EGBICHI, I.; KEYSTER, M.; LUDIDI, N. Effect of exogenous application of nitric oxide on salt stress responses of soybean. **South African Journal of Botany**, v. 90, p. 131-136, 2014.

ESTEVEES, B. S.; SUZUKI, M. S. Efeito da salinidade sobre as plantas. **Oecologia Brasiliensis**, v. 12, p. 662-679, 2008.

FAO and ITPS. 2015. **Status of the World's Soil Resources (SWSR) – Main Report**. Food and Agriculture Organization of the United Nations and Intergovernmental Technical Panel on Soils, Rome, Italy.

FATMA, M.; KHAN, N. A. Nitric oxide protects photosynthetic capacity inhibition by salinity in indian mustard. **Journal of Functional and Environmental Botany**, v. 4, p. 106-116, 2014.

FILIPPOU, P. et al. Plant acclimation to environmental stress using priming agents. In: TUTEJA, N.; GILL, S.S. (Ed.). **Plant acclimation to environmental stress**. Springer Science + Business Media, p. 1-27, 2013.

FLOWERS, T. J. Improving crop salt tolerance. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 55, p. 307-319, 2004.

FREITAS, V. S. et al. Crescimento e acúmulo de íons em plantas de cajueiro anão precoce em diferentes tempos de exposição à salinidade. **Semina: Ciências Agrárias**, v. 34, p. 3341-3352, 2013.

FREITAS, T. A.; OSUÑA, J. T. A. Efeito do substrato e da luminosidade na germinação de sementes de *Physalis angulata* L. (Solanaceae). **Sitientibus 6**: p. 101-104, 2006.

GARCÍA-MATA, C.; LAMATTINA, L. Nitric oxide induces stomatal closure and enhances the adaptative plant responses against drought stress. **Plant Physiology**, v. 126, p. 1196-1204, 2001.

GUEDES, R. A. A. et al. Estratégias de irrigação com água salina no tomateiro cereja em ambiente protegido. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 19, p. 913-919, 2015.

HAYAT, S. et al. Impact of sodium nitroprusside on nitrate reductase, proline content, and antioxidant system in tomato under salinity stress. **Horticulture Environment Biotechnology**, v. 53, p. 362 – 367, 2012.

HOLANDA, J. S.; AMORIM, J. R. A.; FERREIRA NETO, M.; HOLANDA, A. C.; SÁ, F. V. S. Qualidade da água para irrigação. In: GHEYI, H.R.; DIAS, N.S.; LACERDA, C.F.; GOMES FILHO, E. (Ed). **Manejo da salinidade na agricultura: Estudos básicos e aplicados**. INCT Sal: Fortaleza-CE, 2016, p.35-47.

HU, K. et al. Protective roles of nitric oxide on germination and antioxidant metabolism in wheat seeds under copper stress. **Plant Growth Regulation**, v. 57, p. 173-183, 2007.

JOSEPH, E. A.; RADHAKRISHNAN, V. V.; MOHANAN, K. V. A Study on the Accumulation of Proline- An Osmoprotectant Amino Acid under Salt Stress in Some Native Rice Cultivars of North Kerala, India. **Universal Journal of Agricultural Research**, v. 3, p. 15-22, 2015.

KAUSAR, F.; SHAHBAZ, M.; ASHRAF, M. Protective role of foliar-applied nitric oxide in *Triticum aestivum* under saline stress. **Turkish Journal of Botany**, v. 37, p. 1155-1165, 2013.

KHAN, M. N. et al. Interactive role of nitric oxide and calcium chloride in enhancing tolerance to salt stress. **Nitric oxide**, v. 27, p. 210-218, 2012.

KOPYRA, M.; GWÓZDZ, E. A. Nitric oxide stimulates seed germination and counteracts the inhibitory effect of heavy metals and salinity on root growth of *Lupinus luteus*. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 41, p. 1011-1017, 2003.

LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos: RIMA, 2000. 531 p.

LEITE, R. S. et al. Physiological Responses of *Physalis angulata* Plants to Water Deficit. **Journal of Agricultural Science**, vol. 10, p. 287-297, 2018.

LEITE, R. S. et al. Hydroponic cultivation of *Physalis angulata* L.: Growth and production under nitrogen doses. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 47, p. 145-151, 2017.

LIMA, G. S. et al. Eficiência fotoquímica, partição de fotoassimilados e produção do algodoeiro sob estresse salino e adubação nitrogenada. **Revista de Ciências Agrárias**, v.42, p.214-225, 2019.

LIMA, M. S. et al. Antinociceptive Properties of Physalins from *Physalis angulata*. **Journal of Natural Products**, v. 77, p. 2397–2403, 2014.

LIN, Y. et al. Exogenous nitric oxide (NO) increased antioxidant capacity of cucumber hypocotyl and radicle under salt stress. **Scientia Horticulturae**, v. 142, p. 118-127, 2012.

LIRA, R. M. et al. Cultivo do coentro em diferentes níveis de salinidade e umidade do solo. **Revista Geama – Environmental Sciences**, v.5, p.51-61, 2015.

LORENZI, H.; MATOS, F. J. A. **Plantas medicinais no Brasil: nativas e exóticas cultivadas** 2 ed. Nova Odessa: Instituto Plantarum, 2008, 544 p.

LORENZI, H.; MATOS, F. J. A. **Plantas medicinais no Brasil: nativas e exóticas**. Instituto Plantarum, São Paulo, 2002, 542 p.

MAIA, J. M. M. et al. Atividade de enzimas antioxidantes e inibição do crescimento radicular de feijão-caupi sob diferentes níveis de salinidade. **Acta Botânica Brasílica**, v. 26, p. 342-349, 2012.

MANAI, J. et al. Exogenous nitric oxide (NO) ameliorates salinity-induced oxidative stress in tomato (*Solanum lycopersicum*) plants. **Journal of soil science and plant nutrition**, v. 14, p. 433 – 446, 2014.

MEDEIROS, S. A. S. et al. Água salina e biofertilizante de esterco bovino na formação e qualidade de mudas de maracujazeiro amarelo. **Irriga**, v. 21, p. 779-795, 2016.

MEDEIROS, J. F. Salinização em áreas irrigadas: manejo e controle. In: FOLEGATTI, M. V. et al. **Fertirrigação: flores, frutas e hortaliças**. Agropecuária, v. 2, p. 201-240, 2001.

- MOLES, T. M. et al. The efficient physiological strategy of a tomato landrace in response to short-term salinity stress. **Plant. Physiology Biochemistry**, v. 109, p. 262-272, 2016.
- MOTERLE, L. M. et al. Germinação de sementes e crescimento de plântulas de cultivares de milho-pipoca submetidas ao estresse hídrico e salino. **Revista Brasileira de Sementes**, v. 28, p. 169-176, 2008.
- MUNIZ, J. et al. Conduction systems for *Physalis* production in southern Brazil. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 33, p. 830-838, 2011.
- MUNNS, R.; TESTER, M. Mechanisms of salinity tolerance. **Annual Review of Plant Biology**, v. 59, p. 651-681, 2008.
- MUNNS, R. Genes and salt tolerance: bring them together. **New Phytologist**, v. 143, p. 645-663, 2005.
- NABI, R. B. S. et al. Nitric oxide regulates plant responses to drought, salinity, and heavy metal stress. **Environmental and Experimental Botany**, 2019.
- OLIVEIRA, C. E. S. et al. Seed priming improves the germination and growth rate of melon seedlings under saline stress. **Ciência Rural**, v. 49, p. 1-11, 2019.
- OLIVEIRA, L. F. G.; GILBERT, B.; VILLAS BÔAS, G. K. Oportunidades para inovação no tratamento da leishmaniose usando o potencial das plantas e produtos naturais como fontes de novos fármacos. **Revista Fitos**, v. 8, p. 33-42, 2013.
- PAGNUSSAT, G. C. e al. Nitric oxide mediates the indolacetic acid induction of a mitogen activated protein kinase cascade involved in adventitious roots development, **Plant Physiology**, v. 135, p. 279-286, 2004.
- PERVEEN, S.; NAZIR, M. Proline treatment induces salt stress tolerance in maize (*Zea Mays* L. CV. Safaid Afgoi). **Pakistan Journal of Botany**, v.50, p.1265-1271, 2018.
- PIMENTEL, C. et al. Tolerância Protoplasma foliar à seca, em dois genótipos de caupi cultivadas em campo. **Revista Universidade Rural**, v. 22, p. 7-14, 2002.
- PIMENTEL, C. Relações hídricas em dois híbridos de milho sob dois ciclos de deficiência hídrica. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 34, p. 2021-2027, 1999.
- PRISCO, J.T.; GOMES-FILHO, E. Fisiologia e bioquímica do estresse salino em plantas. In: GHEYI, H.R.; DIAS, N.S.; LACERDA, C.F. (Org.). **Manejo da salinidade na agricultura irrigada: estudos básicos e aplicados**. Fortaleza: INCTSal, 2010. p. 143-160.
- QIAO, W.; FAN, L. F. Nitric oxide signaling in plant responses to abiotic stresses. **Journal of Integrative Plant Biology**, v. 50, p. 1238-1246, 2008.
- REDDY, P.S. et al. Proline over-accumulation alleviates salt stress and protects photosynthetic and antioxidant enzyme activities in transgenic sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench). **Plant Physiology and Biochemistry**, v.94, p. 104– 113, 2015.

- RIBEIRO, M.R.; RIBEIRO FILHO, M.R.; JACOMINE, P.K. Origem dos solos afetados por sais. In: GHEYI, H.R.; DIAS, N.S.; LACERDA, C.F.; GOMES FILHO, E. **Manejo da salinidade na agricultura: Estudos básicos e aplicados**. Fortaleza: INCTSAL. 2016, p. 9-16.
- RIVERA, D. E. et al. A screening of plants used in Colombian traditional medicine revealed the anti-inflammatory potential of *Physalis angulata* calyces. **Saudi Journal of Biological Sciences**, v. 26, p. 1758-1766 2018.
- RODRIGUES, M. H. B. S. et al. Phenological characterization and productivity of the *Physalis peruviana* L., cultivated in greenhouse. **Journal of Agricultural Science**, v. 10, p. 234-243, 2018.
- ROSA, M. et al. Soluble sugars- metabolism, sensing and abiotic stress. **Plant Signaling & Behavior**, v. 4, p. 388-393, 2009.
- RUFATO, L.; RUFATO, A.R.; SCHLEMPER, C.; LIMA, C.S. M.; KRETZSCHMAR, A. A. **Aspectos técnicos da cultura da physalis**.Lages: CAV/UEDESC; Pelotas: UFPel. 100p, 2008.
- SAMI, F. et al. Role of sugars under abiotic stress. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 109, p. 54-61, 2016.
- SANZ, L. et al. Nitric oxide (NO) and phytohormones crosstalk during early plant development. **Journal of Experimental Botany**, v. 66, p. 2857–2868, 2015.
- SHARMA, N. et al. A pharmacological comprehensive review on ‘Rassbhary’ *Physalis angulata* (L.). **International Journal of Pharmacy and Pharmaceutical Sciences**, v.7, p.34-38, 2015.
- SIDDIQUI, M. H.; AL-WHAIBI, M. H.; BASALAH, M. O. Role of nitric oxide in tolerance of plants to abiotic stress. **Protoplasma**, v. 248, p. 447-455, 2011.
- SILVA, T. I. S. et al. Echophysiological aspects of *Ocimum basilicum* under saline stress and salicylic acid. **Revista Brasileira de Ciências Agrárias**, v.14, p. 1-9, 2019.
- SILVA, B. J. M. D. et al. *In vitro* antileishmanial effects of *Physalis angulata* root extract on *Leishmania infantum*. **Journal of Integrative Medicine**, vol. 16, p. 404-410, 2018.
- SILVA, D. F. D. et al. Light spectrum on the quality of fruits of *Physalis* species in subtropical area. **Bragantia**, v. 75, p. 371-376, 2016.
- SILVA, R. R. P. et al. In vitro biological action of aqueous extract from roots of *Physalis angulata* against *Leishmania (Leishmania) amazonensis*. **BMC Complementary and Alternative Medicine**, vol. 15, p. 1-10, 2015.
- SILVA, F. E. O. et al. Desenvolvimento vegetativo do feijão-caupi irrigado com água salina em casa de vegetação. **Revista Caatinga**, v. 22, p. 156- 159, 2009.

SILVEIRA, J. A. G. et al. Roots and leaves display contrasting osmotic adjustment mechanisms in response to NaCl-salinity in *Atriplex numularia*. **Environmental and Experimental Botany**, v. 66, p. 1-8, 2009.

SISLEY, G. M. M. et al. Actividad inmunoestimulante del extracto acuoso liofilizado de la planta entera de *Physalis angulata* L. en ratas albinas cepa Holtzman. **Revista Peruana de Medicina Integrativa**, v. 2, p. 38-46, 2017.

SOUZA, C. L. M. et al. Biometric characteristics of fruits and physiological characterization of seeds of *Physalis* species (Solanaceae). **Brazilian Journal of Agricultural Sciences**, v. 12, p. 277-282, 2017.

SOUZA, R. P. et al. Fotossíntese e acúmulo de solutos em feijoeiro caupi submetido à salinidade. **Pesquisa agropecuária brasileira**, Brasília, v. 46, p. 586-592, 2011.

SOUZA, N. K. R.; ALCÂNTARA JÚNIOR, J. P.; AMORM, S. M. C. Efeito do estresse salino sobre a produção de fitomassa em *Physalis angulata* L. (Solanaceae). **Revista Acadêmica**, v. 5, p. 379-384, 2007.

STEHMANN, J. R. et al. 2015 *Solanaceae* in **Lista de Espécies da Flora do Brasil**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB14697>>. Acesso em: 05 de maio de 2020.

STEPIEN, P.; KLOBUS, G. Water relations and photosynthesis in *Cucumis sativus* L. leaves under salt stress. **Bilo Plant**, v. 50, p. 610-616, 2006.

TANAN, T. T. **Fenologia e caracterização dos frutos de espécies de *Physalis* cultivadas no semiárido baiano**. 2015. 58 f. Dissertação (Mestrado em Recursos Genéticos Vegetais) - Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana.

VERSLUES, P. E.; BRAY, E. A. LWR1 and LWR2 are required for osmoregulation and osmotic adjustment in *Arabidopsis thaliana*. **Plant Physiology**, v. 136, p. 2831-2842, 2004.

CAPÍTULO I

Indicadores fisiológicos e bioquímicos de plantas de *Physalis angulata* L. submetidas à salinidade

Publicado na Revista Comunicata Scientiae.
DOI: <https://doi.org/10.14295/CS.v12.3450>

Indicadores fisiológicos e bioquímicos de plantas de *Physalis angulata* L. submetidas à salinidade

RESUMO

O objetivo deste trabalho foi analisar os indicadores fisiológicos e bioquímicos de plantas de *P. angulata* submetidas a diferentes níveis de salinidade da água. O experimento foi conduzido em casa de vegetação, na Unidade Experimental Horto Florestal, pertencente Universidade Estadual de Feira de Santana (UEFS), Feira de Santana-BA, no delineamento inteiramente casualizado, com cinco níveis de condutividade elétrica da solução nutritiva - CE (CE₀: 0,00; CE₁: 1,80; CE₂: 3,60; CE₃: 5,40 e CE₄: 7,2 dS.m⁻¹, em sistema hidropônico do tipo *floating*. Aos 35 dias após aplicação dos tratamentos, foram verificadas as trocas gasosas, as relações hídricas, os teores de pigmentos fotossintéticos, o acúmulo de solutos orgânicos e os parâmetros de crescimento. O efeito da salinidade nas plantas de *P. angulata* afetou suas trocas gasosas foliares, clorofila, o teor total de açúcares solúveis, sacarose, aminoácidos, proteínas e o potencial hídrico foliar, denotando a adaptabilidade das plantas até a CE₁: 1,80 dS.m⁻¹. A diminuição da condutância estomática nos níveis mais elevados do estresse salino provocou reduções nas taxas fotossintéticas, que conseqüentemente, afetou o crescimento das plantas. Ao final do experimento, observou-se que as plantas de *P. angulata* ajustaram-se osmoticamente após a indução do estresse severo, uma vez que acumularam solutos orgânicos que promoveram a elevação da turgescência foliar, mesmo que em níveis mais baixos, mantendo o status hídrico das plantas.

Palavras-chave: Estresse salino, osmorregulação, trocas gasosas.

ABSTRACT

Saline environments may limit the growth and yield of agricultural crops, mainly in arid and semiarid regions, causing negative impacts to the plant physiology. Therefore, the objective of this work was to evaluate the growth and physiological and biochemical indicators of *Physalis angulata* L. plants grown in hydroponic nutrient solutions with different salinities. The experiment was conducted in a greenhouse in a floating hydroponic system, using a completely randomized design. The treatments consisted of five levels of electrical conductivity (EC) of the nutrient solution ($EC_0 = 0.00$ – Control; $EC_1 = 1.80$; $EC_2 = 3.60$; $EC_3 = 5.40$; and $EC_4 = 7.2$ $dS\ m^{-1}$). Plant gas exchanges, water relations, total chlorophyll contents, organic solute accumulation, and growth parameters were evaluated at 35 days after the application of the treatments. The salinity of the nutrient solution had significant effect on the variables analyzed, denoting adaptation of the plants up to the EC of $2.10\ dS\ m^{-1}$. Decreases in photosynthetic rates at the highest salinity levels affected the plant growth, causing pronounced decreases. The *P. angulata* plants showed osmotic adjustment after the induction of a severe salt stress at 35 days after sowing; they accumulated organic solutes that increased leaf turgidity, even at lower salinity levels, maintaining the plant water status.

Keywords: salt stress, osmoregulation, gas exchange.

1 INTRODUÇÃO

Em regiões áridas e semiáridas, a salinidade, somada às condições ambientais, torna-se um dos principais entraves para os cultivos, pois a taxa de evapotranspiração durante grande parte do ano tende a exceder a de precipitação (HOLANDA et al., 2016), o que dificulta a lixiviação dos sais, sendo acumulados no solo quantidades prejudiciais às plantas (RIBEIRO et al., 2016).

O aumento da concentração de sais na água e no solo são indesejáveis (MACIEL et al., 2012), pois seu excesso pode provocar toxicidade iônica nas plantas, especialmente pelos íons Na^+ e Cl^- (LIMA et al., 2019) e, conseqüentemente, promover um desequilíbrio nutricional, visto que, o acúmulo desses sais afetam o funcionamento das raízes, reduzindo a absorção de nutrientes, principalmente o K^+ e Ca^{2+} (ARAUJO et al., 2016).

As plantas desenvolvem mecanismos adaptativos para suportar o estresse por sal e manter seu status hídrico, como a redução do número de folhas e o controle na abertura dos estômatos, reduzindo os níveis de transpiração e perda de água (FLOWERS, 2004; DIAS; BLANCO, 2010). O ajustamento osmótico é outro mecanismo que, por meio do baixo potencial hídrico, tende a garantir a manutenção da turgescência celular (SILVEIRA et al., 2009), além disso, a redução do potencial hídrico está relacionada ao acúmulo de solutos orgânicos, que contribui para manter determinados processos fisiológicos, mesmo que em menores níveis de atividade (VERLUES; BRAY, 2004), com destaque os açúcares solúveis e os aminoácidos (SOUZA et al., 2011).

Determinadas culturas possuem tolerância à salinidade, que pode variar entre as espécies, cultivares, genótipos e até mesmo acessos de uma mesma espécie (FAGERIA et al., 2010; SÁ et al., 2016). Diante disso, a busca por espécies nativas resistentes se torna cada vez mais essencial para manutenção dos cultivos, a exemplo, temos a *P. angulata* L., nativa do Brasil (LORENZI; MATOS, 2008), que apresenta frutos de tamanho pequeno, baixa exigência em tecnologia e pode ser cultivada em vários períodos do ano, constituindo-se uma hortícola estratégica (VARGAS-PONCE et al., 2016). Seus frutos são utilizados para consumo humano e seus órgãos vegetais na medicina popular (RENGIFO; VARGAS, 2013; ZAMORA-TAVARES et al., 2015). O potencial medicinal da espécie tem sido demonstrado por diversos autores (LIMA et al., 2014; SILVA et al., 2015; SHARMA et al., 2015).

Alguns trabalhos já foram realizados sob salinidade avaliando apenas o crescimento das plantas, como *Physalis peruviana* (REZENDE et al., 2018) e *P. angulata* (SOUZA et al., 2007), entretanto, os mecanismos fisiológicos e bioquímicos implicados na tolerância e/ou

susceptibilidade a salinidade ainda não estão plenamente compreendidos. Dessa forma, o objetivo deste trabalho foi analisar os indicadores fisiológicos e bioquímicos de plantas de *P. angulata* submetidas a níveis de salinidade da água.

2 MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi conduzido em casa de vegetação, na Unidade Experimental Horto Florestal, da Universidade Estadual de Feira de Santana (UEFS), Feira de Santana-BA, (12°16'00''S, 38°58'00''O, 258 metros de altitude), e as avaliações foram realizadas nos laboratórios da unidade, de setembro a dezembro de 2019.

As mudas foram produzidas a partir de sementes obtidas de matrizes de *P. angulata* pertencentes ao grupo de pesquisa. As sementes foram semeadas em copos descartáveis a 2 cm de profundidade, preenchidos com uma mistura de substrato comercial e areia (1:1), sob irrigação diária por aspersão em casa de vegetação.

Quando as plantas atingiram dois pares de folhas verdadeiras foi realizado o transplante para o local definitivo que consistiu em um sistema hidropônico do tipo *floating*, no qual as plantas foram dispostas em vasos individuais com capacidade para 6 dm³, espaçados 0,8 m entre fileiras x 0,2 m entre plantas, sendo parcialmente imersas na água e ancoradas numa placa de poliestireno expandido, colocadas diretamente na superfície da solução nutritiva contida no vaso.

Cada unidade (vaso) representou um sistema independente acoplado a um compressor com sistema regulador de tempo (temporizador) para a oxigenação da solução, com duração de 20 minutos programada para cada 4 horas. Foi utilizada a solução nutritiva de Sarruge (1975), composta por macronutrientes, em mg.L⁻¹: N=210; P=31; K=234; Ca=200; Mg=48; S= 64 e por micronutrientes, em µg.L⁻¹, de: B=500; Cu=39; Cl=722; Fe=5000; Mn=502, Mo=12 e Zn=98.

Nos vasos, as soluções estoque dos nutrientes foram diluídas em 6 dm³ de água destilada, inicialmente à metade da força da concentração sugerida por Sarruge (1975), e após 10 dias (período de adaptação ao sistema hidropônico), foi utilizada a solução completa e realizada a aplicação dos tratamentos que consistiram em cinco níveis de condutividade elétrica da solução nutritiva CE (CE₀: 0,0; CE₁: 1,80; CE₂: 3,60; CE₃: 5,40 e CE₄: 7,2 dS.m⁻¹).

Para a aplicação dos tratamentos de salinidade, foram adicionadas concentrações de NaCl à solução hidropônica, seguindo a curva construída a partir da diluição de 0,1 a 4,4g de

NaCl em 1 L de água, com intervalo de adição de 0,1g, totalizando 44 concentrações (AQUINO et al., 2017).

Medições de pH e condutividade elétrica (CE) foram realizadas diariamente, aferido com auxílio de um pHmetro portátil (Ak90, ASKO), sendo mantido na faixa de 5,5 a 6,5 e a CE monitorada com auxílio de condutivímetro (AK51 V4, ASKO) portátil, e a solução completamente trocada sempre que a condutividade reduziu a 20% da inicial. Para a prevenção e controle de pragas, aplicações de solução de extratos de *Azadirachta indica* a 5% (Neem Max, Insentimax) foram realizadas três vezes com intervalos de 8 dias.

A caracterização climática das condições experimentais foi realizada por meio de medições diárias de temperatura e umidade relativa do ar, com termo-higrômetro digital, instalado na altura do dossel da cultura, dentro da estufa (Figura 1).

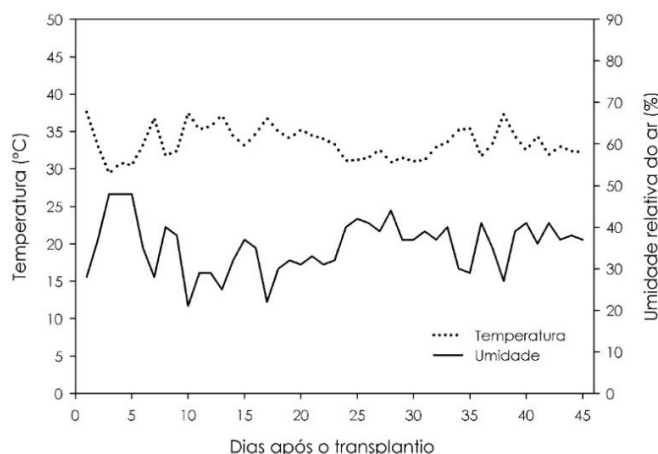


Figura 1. Caracterização climática durante o período experimental.

As análises experimentais foram realizadas 35 dias após aplicação dos tratamentos de estresse salino, com ciclo de cultivo em sistema hidropônico de 45 dias. As trocas gasosas foram verificadas usando o analisador de gás infravermelho (IRGA, modelo CIRAS-3, PPSsystems, Amesbury, EUA). As medições foram realizadas entre 08h30min às 10h00min, em folhas completamente desenvolvidas, registrando três medições para cada planta por 60s. Os parâmetros obtidos foram: assimilação de CO₂, (A, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$); taxa de transpiração (E, $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$); concentração interna de CO₂ (C_i, $\mu\text{mol mol}^{-1}$), condutância estomática (g_s, $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ m}^{-1}$), temperatura foliar (T_{leaf}, °C) e eficiência do uso de água (WUE, $\text{mmol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$).

A extração da clorofila foi realizada utilizando dimetilsulfóxido (DMSO), retirando-se discos foliares de área conhecida de folhas do terço médio da planta. Os discos foram

imediatamente imersos em tubos contendo o DMSO e envoltos com papel alumínio para exclusão da luminosidade. Após 24h, a absorbância foi medida em espectrofotômetro de feixe duplo (FEMTO 800XI) e os teores de clorofila total (a+b) (Chl_{total}) calculados utilizando as equações propostas por Welburn (1994).

O potencial hídrico (ψ_w foliar) foi determinado antes do amanhecer (04:00h), usando uma câmara de pressão de Scholander (PMS 1000, PMS Instrument, Corvallis, EUA), em folhas coletadas no terço médio das plantas. A suculência foliar (SUC) ($g\ cm^{-2}$) foi determinada, conforme relação proposta por Mantovani (1999), obtida através: [(Fitomassa fresca - fitomassa seca)/área foliar].

Para as determinações bioquímicas, o extrato bruto foi obtido macerando-se, em almofariz, 1g de tecido de folha em 15 mL de tampão fosfato 0,1 M, com pH 7,0. O homogeneizado foi filtrado e centrifugado a $12000 \times g$ por 15 minutos e o sobrenadante coletado para a realização das análises. Foram determinados os teores de açúcares solúveis totais (AST) pelo método da antrona (YEMM; WILLIS, 1954), açúcares redutores (AR) pelo método do dinitrosalicilato (DNS) (MILLER, 1959), aminoácidos livres totais pelo método da ninhidrina (YEMM; COCKING, 1955) e proteínas solúveis pelo método de Bradford (BRADFORD, 1976). O conteúdo de sacarose foi mensurado pela diferença entre AST e AR.

A altura da planta foi avaliada utilizando régua graduada (cm) e o diâmetro do caule obtido com auxílio de paquímetro digital com 0.01 de precisão (mm). Posteriormente as plantas foram coletadas e conduzidas ao laboratório, sendo separadas em raiz, caule, folhas e frutos, contabilizando o número de frutos (NFRUTOS), e área foliar (AF), que foi mensurada com integrador de área (Li-Cor, modelo Li-3100C).

Em seguida o material vegetal foi acondicionado em sacos de papel e transferido para estufa com circulação forçada de ar a $60\ ^\circ C$, sendo determinada a massa seca (MS). Os dados totais da produção de massa seca foram utilizados para calcular o índice de tolerância à salinidade (ITS). Para isso, os dados dos tratamentos salinos foram comparados com os do controle ($CE = 0,00\ dS\ m^{-1}$) (FAGERIA et al., 2010; MOURA et al., 2016), conforme a equação: $ITS\% = (MSTotal\ tratamento\ salino / MSTotal\ tratamento\ controle) * 100$.

O delineamento experimental foi o inteiramente casualizado, com doze repetições por tratamento, considerando cada vaso uma unidade experimental. Os dados obtidos foram submetidos ao teste de normalidade de Shapiro-Wilk e ao teste de Bartlett para verificar a homogeneidade. Posteriormente, aplicou-se a análise da variância (ANOVA) e, quando observadas diferenças significativas, foram analisados por meio de regressão. Todos os procedimentos foram executados na linguagem R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2019).

3 RESULTADOS

A assimilação de carbono (A) reduziu nas condutividades elétricas da solução nutritiva acima de $1,8 \text{ dS.m}^{-1}$ (Figura 2A), sendo verificado na condutividade de $7,2 \text{ dS.m}^{-1}$ decréscimo de 22,88% ($11,32 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) em comparação com plantas sem adição de NaCl ($14,64 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), entretanto, na condutividade de $1,8 \text{ dS.m}^{-1}$ houve aumento na assimilação de carbono de 11,80% ($16,60 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). A condutância estomática (g_s) e a transpiração (E) apresentaram respostas semelhantes nas plantas em função das concentrações salinas (Figuras 2B e 2C), as plantas cultivadas nas maiores condutividades apresentaram os menores valores para condutância estomática e transpiração, correspondendo a uma redução de 44,61% e 33,36 %, respectivamente, em relação às plantas controle ($CE = 0,0 \text{ dS.m}^{-1}$). A toxidez dos íons sódio (Na^+) e cloreto (Cl^-) pode provocar redução do crescimento e desenvolvimento da planta (MODESTO et al., 2019), influenciando negativamente na assimilação de CO_2 , abertura estomática, transpiração e eficiência do uso de água, ocasionando em uma acentuada redução na fotossíntese (ACOSTA-MOTOS et al., 2017).

Dias et al. (2018) também observaram que a salinidade da água de irrigação promoveu depleção nas trocas gasosas em plantas de gergelim (*Sesamum indicum*). Segundo Leite et al. (2017), a salinidade provoca uma maior dificuldade da planta em absorver água, ocorrendo uma limitação na abertura estomática das plantas, buscando reduzir a perda de água. Dessa forma, o decréscimo da fotossíntese nas plantas submetidas ao estresse salino está relacionado ao fechamento dos estômatos nas maiores condutividades elétricas da solução ($5,4$ e $7,2 \text{ dS.m}^{-1}$), e decorrente da limitação do fluxo de CO_2 para o sítio de carboxilação (BOSCO et al., 2009).

Foi observado aumento na concentração interna de CO_2 (C_i) quando as plantas foram submetidas a CE com até $3,6 \text{ dSm}^{-1}$, contudo, nas mais elevadas concentrações de NaCl ($7,2 \text{ dS.m}^{-1}$) houve redução de 9,98% em relação ao controle (Figura 2D). A concentração interna de CO_2 é comumente referida ao comportamento estomático, que com o seu fechamento, ocorre uma maior dificuldade ao influxo de CO_2 e, conseqüentemente, uma menor concentração na câmara subestomática (SILVA et al., 2011; PRAZERES et al., 2015). Na prática, o fechamento estomático é considerado um dos mais relevantes mecanismos fisiológicos das plantas sob estresse salino (SOUSA et al., 2014; BRITO et al., 2016). Morais et al. (2018) em melão e Cruz et al. (2017) em mandioca constataram que sob aumento da salinidade houve redução na condutância estomática e eficiência fotossintética.

As taxas transpiratórias apresentaram o mesmo comportamento da condutância estomática, sinalizando que quando submetidas a altas condições salinas, as plantas de *P.*

angulata tendem a fechar os estômatos e ocorrer diminuição no volume de água transpirada, fato esse que pode colaborar para a redução da absorção e o carregamento dos íons Na^+ e Cl^- para o interior das plantas (TAIZ; ZEIGER, 2017).

A salinidade provocou aumento na temperatura foliar (Figura 2E), com acréscimo de $1,39\text{ }^\circ\text{C}$ na condutividade mais elevada ($\text{CE} = 7,2\text{ dSm}^{-1}$), no entanto, houve redução da temperatura nas condutividades de $1,8$ e $3,6\text{ dS.m}^{-1}$, quando comparadas ao controle ($\text{CE} = 0,0\text{ dS.m}^{-1}$). A elevação da temperatura foliar nas plantas de *P. angulata* pode estar relacionada ao fato da transpiração ter grande influência sob a temperatura foliar, consistindo como principal mecanismo regulador, pois devido ao fechamento dos estômatos e subsequente redução da transpiração, ocorre aumento da temperatura no tecido foliar (MACHADO et al., 2005). A eficiência do uso da água (*WUE*) não apresentou diferenças estatísticas, contudo, foi verificado nas plantas sob os índices salinos aumento na *WUE*, apresentando $8,18\%$ na $\text{CE } 1,8$ e $13,58\%$ na $\text{CE } 7,2\text{ dS.m}^{-1}$ (Figura 2F).

O teor de clorofila total ($\text{Chl}_{\text{total}}$) reduziu sob estresse salino, com maior decréscimo em plantas cultivadas na condutividade de $7,2\text{ dS.m}^{-1}$, obtendo-se $0,36\text{ mg.g}$ de $\text{Chl}_{\text{total}}$ (Figura 2G). Essa redução pode representar um mecanismo de defesa das plantas, reduzindo a captação de luz e, como resultado, ocorrer um menor fluxo de elétrons para a cadeia transportadora de elétrons, colaborando na diminuição da produção de espécies reativas de oxigênio (BROSCHÉ et al., 2010). O declínio no conteúdo de clorofila sob salinidade tem sido relatado em outras espécies (SILVA, et al., 2016; REZENDE et al., 2018; ARAS; ESITKEN, 2019).

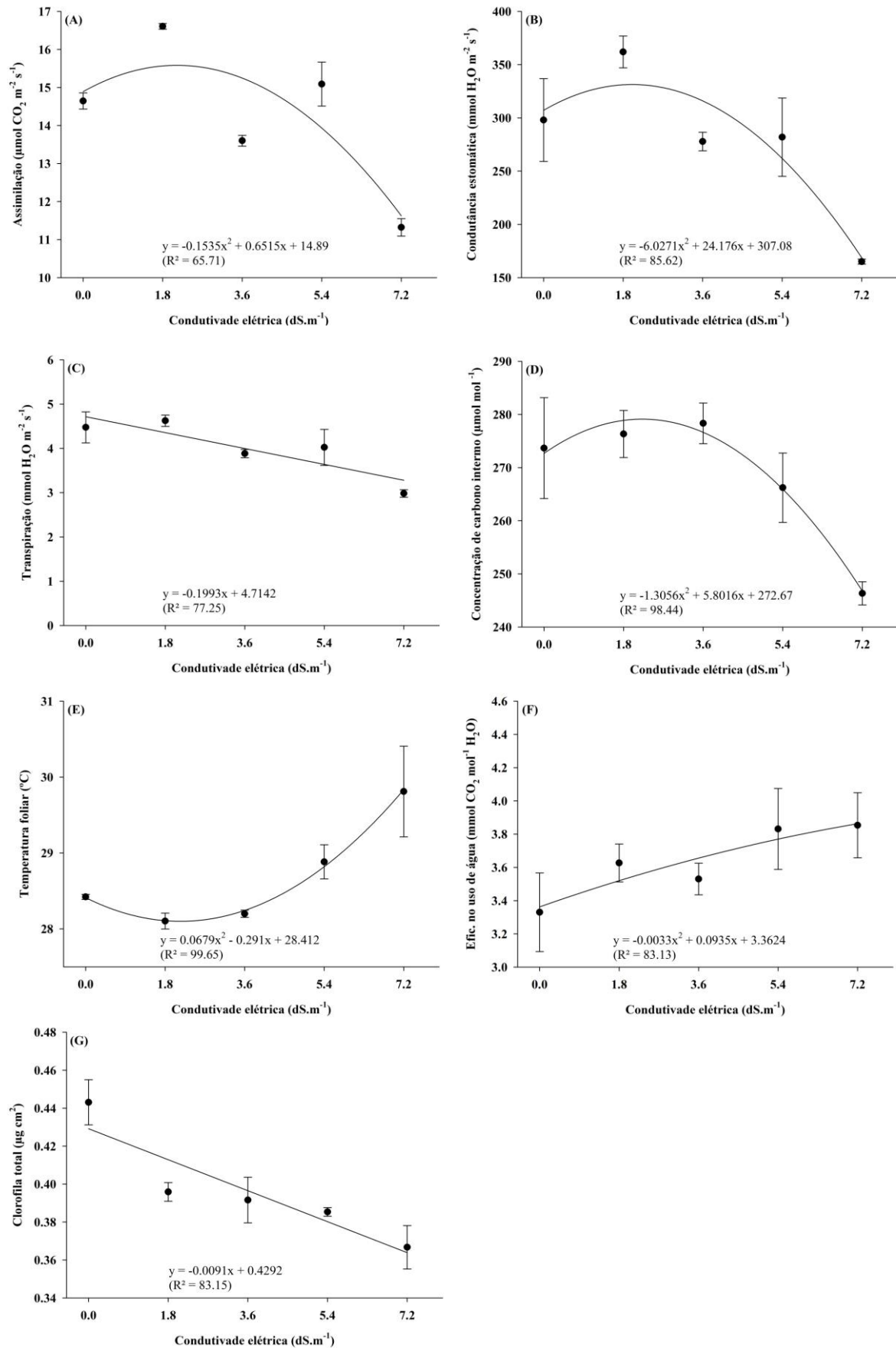


Figura 2. Trocas gasosas e conteúdo de clorofila: assimilação (A), condutância estomática (B), transpiração (C), concentração de carbono interno (D), temperatura foliar (E), eficiência no uso de água (F) e conteúdo total de clorofila (G) de plantas de *P. angulata* sob estresse salino. Os dados apresentados são as médias \pm erro padrão.

O estresse salino simulado pelo NaCl influenciou nas relações hídricas e acúmulo de solutos orgânicos em plantas de *P. angulata* (Figura 3). Plantas de todos os tratamentos sob salinidade apresentaram potenciais hídricos (ψ_w foliar) menores do que as plantas controle (CE = 0,0 dS.m⁻¹) (Figura 3A). Os potenciais mais negativos foram observados nas condutividades de 5,4 e 7,2 dS.m⁻¹, com ψ_w foliar de -1,05 MPa, e -1,21 MPa, respectivamente. Os valores de potencial hídrico foliar e solutos orgânicos revelaram que mesmo nos elevados níveis salinos, a cultura foi capaz de manter seus processos metabólicos, embora em níveis menores, através de mecanismos que evitam a perda de água, como observado nos valores de potencial hídrico, condutância estomática, transpiração, e, além disso, os resultados apresentam maior acúmulo de solutos orgânicos nos tecidos foliares neste tratamento.

Segundo Benzarti et al. (2014), espécies capazes de tolerar o estresse salino podem contrastar os efeitos deletérios pela diminuição do potencial osmótico, que contribui para o decréscimo do potencial hídrico foliar e aumento do fluxo de água no interior da planta, sendo essa uma das respostas das plantas para continuidade do status hídrico necessário à manutenção dos processos fisiológicos, como observado nesse trabalho. Resultados semelhantes foram relatados por outros autores Coelho et al. (2013) (feijão vigna) e Silva et al. (2016) (coqueiro), nos quais o tratamento de maior salinidade apresentou redução no potencial hídrico foliar.

A suculência foliar da *P. angulata* aumentou linearmente em resposta ao incremento da salinidade da água (Figura 3B), com equivalente aumento de 24,05% (0,0144 g H₂O cm⁻²), nas plantas submetidas a CE de 7,2 dS.m⁻¹, em relação as que estavam sem adição de NaCl, podendo esse ser um indicativo de um possível ajustamento osmótico nas plantas (MARTÍNEZ et al., 2004), possibilitando determinada regulação da concentração de sais nos tecidos das folhas (TRINDADE et al., 2006). Lima et al. (2019) também observaram resultados análogos em plantas de algodão sob salinidade.

Os teores de açúcares solúveis totais e sacarose nas folhas aumentaram nas maiores concentrações salinas (Figura 3C e 3D), contudo, os menores valores foram determinados nas plantas controle, seguido das plantas submetidas a CE de 1,8 e 3,6 dS.m⁻¹. Em situações de estresse, determinadas espécies possuem habilidade de produzir e acumular solutos orgânicos no interior das células, sendo essa uma estratégia que pode permitir a sua sobrevivência (DA SILVA et al., 2017). De fato, as plantas do tratamento com CE de 7,2 dS.m⁻¹ apresentaram as maiores concentrações de açúcares solúveis totais e sacarose, possivelmente esse aumento observado nas folhas possa estar relacionado à osmorregulação, visto que o status hídrico das plantas foi mantido. Esses solutos acumulados podem promover a manutenção de um gradiente

de potencial hídrico ao longo da planta, e assim, favorecer na absorção e transporte de água, direcionando para a parte aérea, mesmo sob alta salinidade (BOSCO et al., 2009).

Quando comparadas ao controle ($CE = 0,0 \text{ dS.m}^{-1}$), foi verificado redução nas concentrações de proteínas solúveis nas folhas das plantas sob estresse salino até nas condutividades de 1,8 e 3,6 dS.m^{-1} (18,73% e 21,60) entretanto, observou-se aumento nas proteínas entre os maiores níveis salinos, com incremento superior na maior CE ($7,2 \text{ dS.m}^{-1}$) e, além disso, os níveis de proteínas apresentaram-se bem próximos aos do controle, apresentando apenas 1,06% de redução (Figura 3E).

Embora haja aumento da proteólise nessas duas condutividades (1,8 e 3,6 dS.m^{-1}), a concentração proteica no tratamento com maior salinidade ($7,2 \text{ dS.m}^{-1}$) foi elevada devido a um provável aumento na síntese de proteínas relacionadas ao estresse (FORSYTH; SHEWRY, 2002), que tendem aumentar quando as plantas são submetidas à salinidade (PEDRANZANI et al., 2003), visto que determinadas proteínas de estresse podem contribuir na tolerância ao estresse salino (MOHAMMADKANI; HEIDARI, 2008).

A degradação proteolítica de proteínas nos tratamentos 1,8 e 3,6 dS^{-1} foi acompanhada por aumento nas concentrações de aminoácidos, entretanto, quando foi aumentada a CE para $7,2 \text{ dSm}^{-1}$, houve redução no conteúdo de aminoácidos livres. Não foram verificadas diferenças significativas para aminoácidos livres totais, por outro lado, notou-se tendência de redução nas plantas cultivadas nos maiores níveis salinos (Figura 3F).

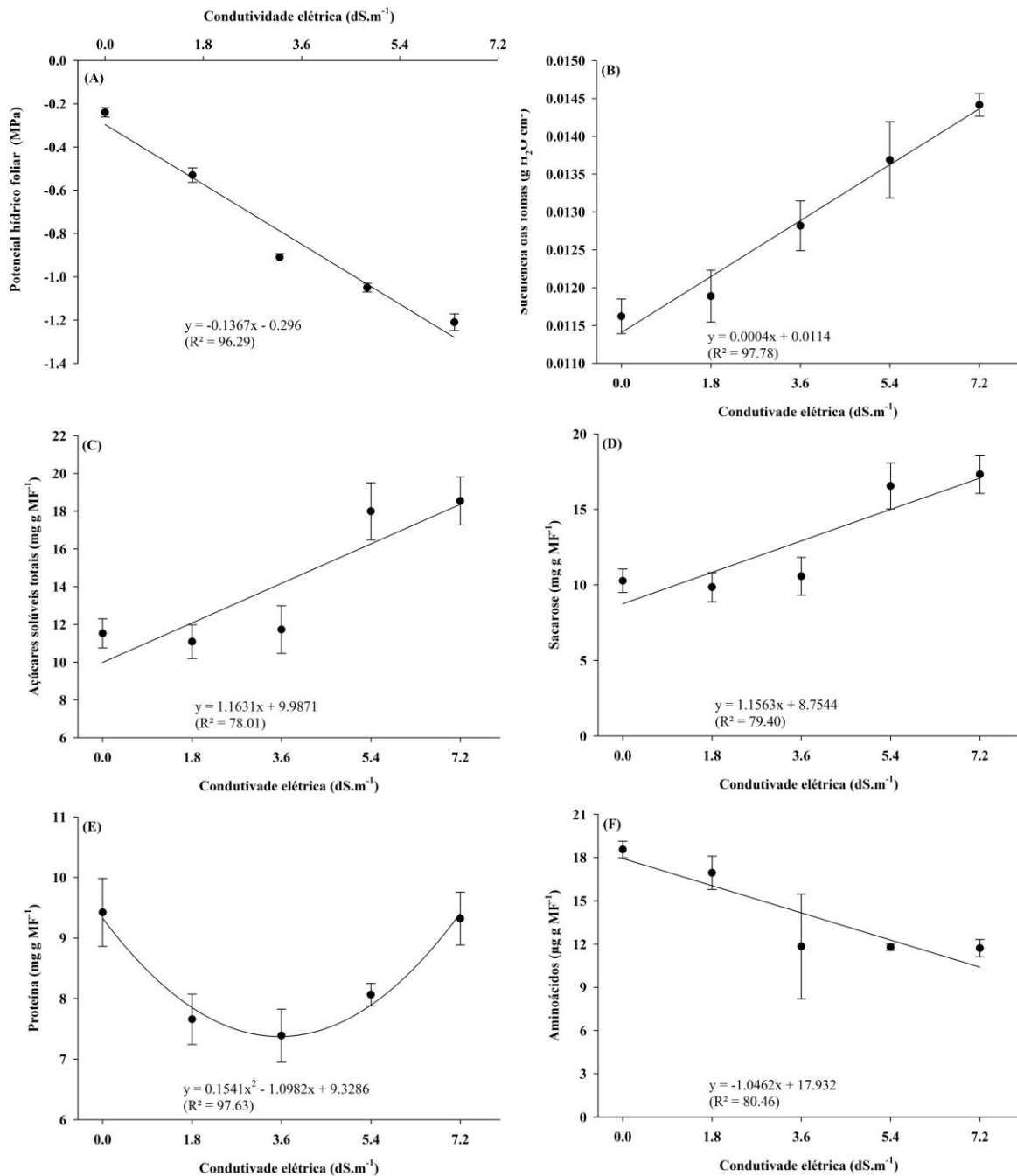


Figura 3. Relações hídricas e solutos orgânicos em plantas de *Physalis angulata*: potencial hídrico foliar (A), suculência das folhas (B), açúcares solúveis totais (C), sacarose (D), proteína (E) e aminoácidos livres totais (F) de plantas de *P. angulata* sob estresse salino. Os dados apresentados são as médias \pm erro padrão.

A altura das plantas reduziu durante o período de estresse salino, principalmente na mais elevada condutividade (7,2 dS.m⁻¹), sendo verificado decréscimo de 21,09%, em comparação ao controle (CE 0,0 dS.m⁻¹), entretanto, na CE de 1,8 dS.m⁻¹ foi observado um leve aumento em relação as plantas sem adição de NaCl (Figura 4A), visto que, as taxas fotossintéticas também tiveram aumento nessa CE.

Esse efeito benéfico também pode estar relacionado à concentração de sódio, pois o Na^+ pode vir a substituir o potássio em algumas de suas funções (MARSCHNER, 2011), tais como a osmorregulação das plantas, absorção de nutrientes e abertura e fechamento estomático (KORNDORFER, 2007). No entanto, o crescimento foi afetado negativamente pelas demais concentrações salinas. Isso porque a elevada salinidade causa diminuição do potencial osmótico da solução nutritiva, ocasionando uma maior dificuldade na absorção de água, assim como a possível ocorrência de toxicidade dos íons Na^+ e Cl^- (COELHO et al., 2013).

Os maiores níveis salinos promoveram redução linear na área foliar das plantas de *P. angulata*, sendo mais acentuada quando cultivadas na CE de $7,2 \text{ dS.m}^{-1}$, resultado 59,64% inferior a área foliar de plantas sem adição de NaCl (Figura 4B). A redução da área foliar é uma das primeiras respostas das plantas sob estresse salino, visto que, a abscisão foliar minimiza a superfície transpirante e, assim, pode favorecer a manutenção do potencial hídrico na planta (DANTAS et al., 2003), no entanto, tal mecanismo adaptativo tende a reduzir a capacidade da planta em produzir fotoassimilados, provocando limitação no crescimento e produtividade, como mostra os resultados desse estudo. Modesto et al. (2019) também verificaram decréscimo da área foliar em plantas de quiabeiro sob estresse salino.

Os valores de massa seca da parte aérea, raiz e total apresentaram desempenhos semelhantes, mantendo-se altos até a condutividade de $3,6 \text{ dS.m}^{-1}$ (Figura 4C e 4D), com acréscimo de 5,67% na massa seca total em plantas cultivadas na CE de $1,8 \text{ dS.m}^{-1}$, com relação ao controle, visto que, as trocas gasosas também tiveram o mesmo comportamento (Figura 2), sendo um indicativo de tolerância da espécie a essa condição adversa de cultivo. Todavia, nas plantas submetidas aos maiores índices salinos, observou-se acentuada redução no acúmulo de fitomassa das plantas de *P. angulata*, encontrando-se o menor valor médio de 14,08 g nas plantas com $7,2 \text{ dS.m}^{-1}$, reduzindo 60,05% em relação as plantas controle (Figura 4E).

Essa redução foi verificada devido às condições impostas pela salinidade, que pode ter promovido um desequilíbrio nutricional e fisiológico, influenciando diretamente na conversão de carbono acumulado pelas plantas, o que conseqüentemente, provoca redução na fitomassa das plantas (TAIZ; ZEIGER, 2017). Comportamento semelhante foi demonstrado em diversos trabalhos com outras culturas, como mandioca (CRUZ et al., 2017), amendoim (SÁ et al., 2020) e rúcula (DIAS et al., 2019). Já o número de frutos e a massa seca dos frutos foram os mais afetados pela salinidade, com significativa redução nas mais elevadas condutividades elétricas da solução nutritiva, principalmente na CE de $7,2 \text{ dS.m}^{-1}$, em que se verificou decréscimos de 78,28 e 83,87%, respectivamente, quando comparadas com as plantas sem adição de sal (Figuras 4G e 4H).

Após analisar o índice de tolerância à salinidade (Figura 4F) e de acordo com Fageria et al. (2010) e Moura et al. (2016), a *P. angulata* é uma cultura que se caracteriza tolerante ao estresse salino até a CE de 1,8 dS.m⁻¹, sendo moderadamente tolerante até 5,4 dS.m⁻¹ e susceptível aos efeitos da salinidade na CE de 7,2 dS.m⁻¹.

Segundo Ayers e Westcot (1999), culturas moderadamente tolerantes tendem a se desenvolver em níveis salinos com condutividades que variam de 0,77 a 3,0 dS.m⁻¹, contudo, nesse estudo foi observado que a *P. angulata* apresenta-se moderadamente tolerante a condutividades superiores.

Com isso, foi verificado que mesmo com a redução do potencial hídrico e aumento no acúmulo dos solutos orgânicos, a osmorregulação das plantas ocorreu somente para manutenção do status hídrico e consequente manutenção da vida das plantas, pois, o número de frutos e a massa seca dos frutos foram significativamente reduzidos nas maiores condutividades elétricas da água (5,4 e 7,2 dS.m⁻¹), portanto, a produção de frutos é comprometida quando a espécie é submetida a altas concentrações salinas. Resultados semelhantes foram observados em plantas de noni (SOUTO et al., 2015) e tomate cereja (GUEDES et al., 2015).

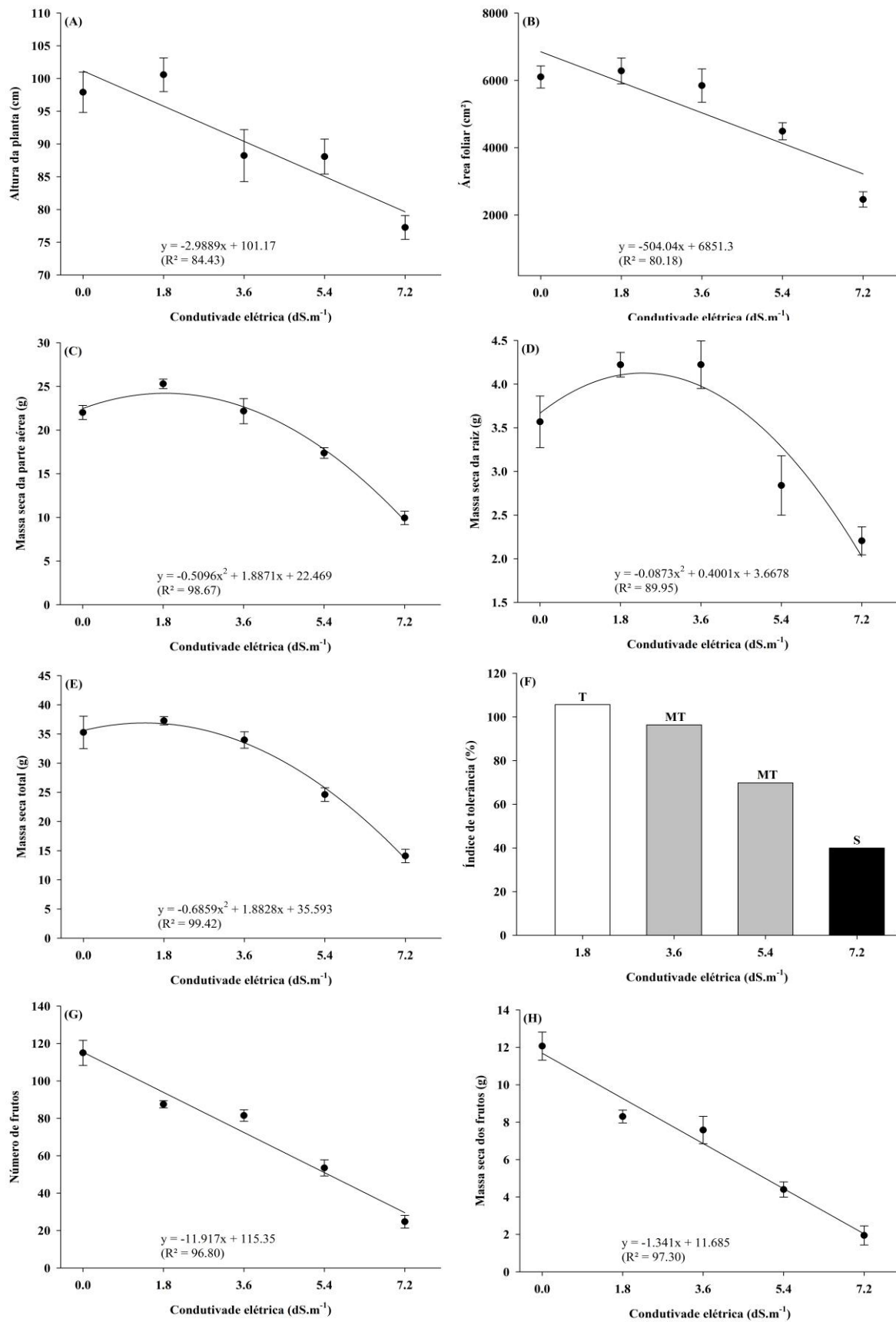


Figura 4. Crescimento e índice de tolerância de plantas de *P. angulata*: altura das plantas (A), área foliar (B), massa seca da parte aérea (C), massa seca da raiz (D), massa seca total (E), índice de tolerância (F), número de frutos (G) e massa seca dos frutos (H) de plantas de *P. angulata* sob estresse salino. Os dados apresentados são as médias \pm erro padrão.

4 CONCLUSÃO

A salinidade interfere na condutância estomática, taxas de transpiração, assimilação e concentração interna de CO₂ das plantas de *P. angulata*. Além disso, provoca aumento no acúmulo de solutos orgânicos nas plantas submetidas às condutividades superiores a 5,4 dS.m⁻¹, como açúcares totais e sacarose, sendo verificado efeito osmorregulador apenas para manutenção do status hídrico das plantas.

A *P. angulata* é uma cultura que se caracteriza tolerante aos efeitos da salinidade até a CE de 1,8 dS.m⁻¹ e moderadamente tolerante até a CE de 5,4 dS.m⁻¹, para a produção de fitomassa, no entanto, tem sua produção de frutos comprometida, sendo recomendado seu cultivo até a CE com 3,6 dS.m⁻¹.

AGRADECIMENTOS

O estudo foi financiado pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Finance Code 001.

Os autores agradecem ao Programa de Pós-graduação em Recursos Genéticos Vegetais e a CAPES pela concessão de bolsas de mestrado e doutorado, assim como a estrutura disponibilizada pelo Departamento de Biologia da Universidade Estadual de Feira de Santana.

REFERÊNCIAS

ACOSTA-MOTOS, J. R. et al. Plant Responses to Salt Stress: Adaptive Mechanisms. **Agronomy**, v. 7, p. 1-18, 2017.

AQUINO, J. P. A. et al. Morphophysiological responses of cowpea genotypes to irrigation water salinity. **Revista Caatinga**, v. 30, p. 1001-1008, 2017.

ARAS, S., ESITKEN, A. Responses of Apple Plants to Salinity Stress. **Journal of Agricultural Science**, v. 29, p. 253-257, 2019.

ARAUJO, E. B. G. et al. Crescimento inicial e tolerância de cultivares de meloeiro à salinidade. **Revista ambiente e água**, v. 11, p. 462-471, 2016.

AYERS, R.S., WESTCOT, D.W. **A qualidade da água na agricultura**. UFPB, Campina Grande, Brasil, 1999, 218 p.

BENZARTI, M. et al. Effect of high salinity on *Atriplex portulacoides*: Growth, leaf water relations and solute accumulation in relation with osmotic adjustment. **South African Journal of Botany**, v. 95, p. 70-77, 2014.

BOSCO, M. R. O. et al. Efeito do NaCl sobre o crescimento, fotossíntese e relações hídricas de plantas de berinjela. **Revista Ceres**, v. 56, p. 296-302, 2009.

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

BRITO, M. E. B. et al. Gas exchange and fluorescence of citrus rootstocks varieties under saline stress. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 38, p. 1-8, 2016.

BROSCHÉ, M.; OVERMYER, K.; WRZACZEK, M.; KANGASJARVI, J. Stress Signaling III: Reactive Oxygen Species (ROS). In: PAREEK, A., BOHNERT, H., GOVINDJEE. **Abiotic stress adaptation in plants: physiological, molecular and genomic foundation**. Springer, Dordrecht, Holanda. p. 91-102, 2010.

COELHO, J. B. M.; BARROS, M. F.; NETO, E. B.; CORREA, M. M. Comportamento hídrico e crescimento do feijão *Vigna* cultivado em solos salinizados. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental** 17: 379-385, 2013.

CRUZ, J. L. et al. Salinity reduces carbon assimilation and the harvest index of cassava plants (*Manihot esculenta* Crantz). **Acta Scientiarum Agronomy**, v. 39, p. 545-555, 2017.

DA SILVA, E.C.A. et al. Mecanismos bioquímicos em *Moringa oleifera* Lam. para tolerância à salinidade. **Acta Iguazu**, v. 6, p. 54-71, 2017.

DANTAS, J. P. et al. Efeito do estresse salino sobre a germinação e produção de sementes de caupi. **Revista Agropecuária Técnica**, v. 24, p. 119-130, 2003.

DIAS, A.S. et al. Trocas Gasosas e Eficiência Fotoquímica do Gergelim sob Estresse Salino e Adubação com Nitrato-Amônio. **Irriga**, v. 23, p. 220-234, 2018.

DIAS, M. S. et al. Crescimento de plantas de rúcula em substratos e níveis de salinidade da água de Irrigação. **Colloquium Agrariae**, v. 15, p 22-30, 2019.

DIAS, N. S.; BLANCO, F. F. Efeitos dos sais no solo e na planta. In: Gheyi, H.R.; Dias, N. S.; Lacerda, C.F. **Manejo da salinidade na agricultura: estudos básicos e aplicados**. INCT sal, Fortaleza, Brasil. p. 129-141, 2010.

FAGERIA, N. K.; SOARES FILHO W. S.; GHEYI, H.R. Melhoramento genético vegetal e seleção de cultivares tolerantes à salinidade. In: GHEYI, H. R.; DIAS N. S.; LACERDA C. F. **Manejo da salinidade na agricultura: Estudos básicos e aplicados**. INCT Sal, Fortaleza, Brasil. p. 205-216, 2010.

FLOWERS, T. J. Improving crop salt tolerance. **Journal of Experimental Botany**, v. 55, p. 307-319, 2004.

FORSYTH, J. L.; SHEWRY, P. R. Characterization of the major proteins of tubers of yam bean (*Pachyrhizus ahipa*). **Journal of agricultural and Food Chemistry**, v. 50, p. 1939-1944, 2002.

GUEDES, R. A. A. et al. Estratégias de irrigação com água salina no tomateiro cereja em ambiente protegido. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 19, p. 913-919, 2015.

HOLANDA, J.S., AMORIM, J.R.A., FERREIRA NETO, M., HOLANDA, A.C., SÁ, F.V.S. Qualidade da água para irrigação. In: GHEYI, H.R., DIAS, N.S., LACERDA, C.F., GOMES FILHO, E. **Manejo da salinidade na agricultura: Estudos básicos e aplicados**. INCT Sal: Fortaleza, Brasil. p. 35-47, 2016.

KORNDORFER, G. H. Elementos benéficos. In: FERNANDES, M. S. **Nutrição mineral de plantas**. Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, Viçosa, Brasil. p. 355-374, 2006.

LEITE, J. V. Q. et al. Efeito do estresse salino e da composição iônica da água de irrigação sobre variáveis morfofisiológicas do feijão-caupi. **Revista Brasileira de Agricultura Irrigada**, v. 11, p. 1825-1833, 2017.

LIMA, G. S. et al. Eficiência fotoquímica, partição de fotoassimilados e produção do algodoeiro sob estresse salino e adubação nitrogenada. **Revista de Ciências Agrárias**, v. 42, p. 214-225, 2019.

LIMA, M. S. et al. Antinociceptive Properties of Physalins from *Physalis angulata*. **Journal of Natural Products**, v. 77, p. 2397–2403, 2014.

LORENZI, H., MATOS, F. J. A. **Plantas medicinais no Brasil: nativas e exóticas cultivadas**. Instituto Plantarum. Nova Odessa, Brasil. 2008, 576 p.

MACHADO, E. C. et al. Respostas da fotossíntese de três espécies de citros a fatores ambientais. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 40, p. 1161-1170, 2005.

MACIEL, K. S.; LOPES, J. C.; MAURI, J. Germinação de sementes e vigor de plântulas de brócolis submetidas ao estresse salino com NaCl. **Nucleus**, v. 9, p. 221-228, 2012.

MANTOVANI, A. 1999. A method to improve leaf succulence quantification. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 42, p. 9-14, 1999.

MARSCHNER, P. **Marschner's Mineral nutrition of higher Plants**. Academic Press, Amsterdam, Holanda. 2011. p. 672.

MARTÍNEZ, J. P. et al. Is osmotic adjustment required for water stress resistance in the Mediterranean shrub *Atriplex halimus* L. **Journal of Plant Physiology**, v. 161, p. 1041-1051, 2004.

MILLER, G. L. Use of dinitrosalicylic acid reagent for determination of reducing sugar. **Analytical Biochemistry**, v. 31, p. 426-428, 1959.

MODESTO, F. J. N. et al. Crescimento, Produção e Consumo Hídrico do Quiabeiro Submetido à Salinidade em Condições Hidropônicas. **Irriga**, v. 24, p. 86-97, 2019.

MOHAMMDKHANI, N.; HEIDARI, R. Effects of Drought Stress on Soluble Proteins in two Maize Varieties. **Turk Journal Biology**, v. 32, p. 23-30, 2008.

MORAIS, P.L.D. et al. Effects of Nutrient Solution Salinity on The physiological performance of Melon Cultivated in Coconut fiber. **Revista Caatinga**, v. 31, p. 713 – 718, 2018.

MOURA, R. S. et al. Tolerance of passion fruit species under salt stress. **International Journal of Current Research**, v. 8, p. 37689- 37695, 2016.

PEDRANZANI, H. et al. Salt tolerant tomato plants show increased levels of jasmonic acid. **Plant Growth Reg**, v. 41, p. 149-158, 2003.

PRAZERES, S. S. et al. Crescimento e trocas gasosas de plantas de feijão-caupi sob irrigação salina e doses de potássio. **Revista Agro@mbiente On-line**, v. 9, p. 111-118, 2015.

R Development Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing, R Foundation for Statistical Computing. 2019. <https://www.R-project.org/> <Acesso em 10 de jan. de 2020>

- RENGIFO, E.; VARGAS, G. *Physalis angulata* L. (Bolsa Mullaca): a review of its traditional uses, chemistry and pharmacology. **Bol Latinoam Caribe**, v. 12, p. 31–445, 2013.
- REZENDE, R. A. L. S. et al. Salt stress and exogenous silicon influence physiological and anatomical features of in vitro-grown cape gooseberry. **Ciência Rural**, v. 48, p. 01-09, 2018.
- RIBEIRO, M. R.; RIBEIRO FILHO, M. R.; JACOMINE, P. K. Origem dos solos afetados por sais. In: GHEYI, H. R.; DIAS, N. S.; LACERDA, C. F.; GOMES FILHO, E. (ed.). *Manejo da salinidade na agricultura: Estudos básicos e aplicados*. INCT SAL, Fortaleza, Brasil. p. 09-16, 2016.
- SÁ, F.V.S. et al. Tolerance of peanut (*Arachis hypogea*) genotypes to salt stress in the initial phase. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 24, p. 37-43, 2020.
- SÁ, F.V.S. et al. Tolerance of castor bean cultivars under salt stress. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 20, p. 557-563, 2016.
- SARRUGE, J. R. Soluções nutritivas. **Summa Phytopathologica**, v. 1, p. 231- 233, 1975.
- SHARMA, N. et al. A pharmacological comprehensive review on ‘Rassbhary’ *Physalis angulata* (L.). **International Journal of Pharmacy and Pharmaceutical Sciences**, v. 7, p. 34-38, 2015.
- SILVA, A. R. A. et al. Pigmentos fotossintéticos e potencial hídrico foliar em plantas jovens de coqueiro sob estresses hídrico e salino. **Revista Agro@mbiente On-line**, v. 10, p. 317-325, 2016.
- SILVA, E. N. et al. Salt stress induced damages on the photosynthesis of physic nut young plants. **Scientia Agricola**, v. 68, p. 62-68, 2011.
- SILVA, R. R. P. et al. In vitro biological action of aqueous extract from roots of *Physalis angulata* against *Leishmania amazonensis* (*Leishmania*). **BMC Complementary and Alternative Medicine**, v. 15, p. 01-09, 2015.
- SILVEIRA, J. A. G. et al. Roots and leaves display contrasting osmotic adjustment mechanisms in response to NaCl salinity in *Atriplex numularia*. **Environmental and Experimental Botany**, v. 66, p. 01-08, 2009.
- SOUTO, A. G. L. et al. Água salina e biofertilizante bovino na produção de frutos e alocação de biomassa em noni (*Morinda citrifolia* L.). **Revista Brasileira de Plantas Mediciniais**, v. 17, p. 340-349, 2015.
- SOUSA, G. G. et al. Estresse salino em plantas de feijão-caupi em solo com fertilizantes orgânicos. **Revista Agro@mbiente On-line**, v. 8, p. 359-367, 2014.
- SOUZA, R. P. et al. Fotossíntese e acúmulo de solutos em feijoeiro caupi submetido à salinidade. **Pesquisa agropecuária brasileira**, v. 46, p. 586-592, 2011.

SOUZA, N. K.; ALCÂNTARA-JÚNIOR, J. P.; AMORIM, S. M. C. 2007. Efeito do Estresse Salino Sobre a Produção de Fitomassa em *Physalis angulata* L. (Solanaceae). **Revista Acadêmica Curitiba**, v. 5, p. 379-384, 2007.

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

TRINDADE, A. R. et al. Influência do acúmulo e distribuição de íons sobre a aclimação de plantas de sorgo e feijão-de-corda, ao estresse salino. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 10, p. 804-810, 2006.

VARGAS-PONCE, O. et al. Traditional management of a small-scale crop of *Physalis angulata* in Western Mexico. **Genetic Resources and Crop Evolution**, v. 63, p. 1383–1395, 2016.

VERSLUES, P. E.; Bray, E. A. LWR1 and LWR2 are required for osmoregulation and osmotic adjustment in *Arabidopsis thaliana*. **Plant Physiology**, v. 136, p. 2831-2842, 2004.

WELLBURN, A. R. The spectral determination of chlorophyll a and b, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. **Journal of Plant Physiology**, v. 144, p. 307-313, 1994.

YEMM, E. W.; COCKING, E. C. The determination of amino acid with ninhydrin. **Analyst**, v. 80, p. 209-213, 1955.

YEMM, E. W.; WILLIS, A. J. The estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrone. **The Biochemical Journal**, v. 57, p. 508-514, 1954.

ZAMORA-TAVARES M.P. et al. Diversity and genetic structure of husk tomatoes (*Physalis philadelphica* Lam.) in Mexico. **Genetic Resources and Crop Evolution** 62:141–162, 2015.

CAPITULO II

ÓXIDO NÍTRICO MELHORA O DESEMPENHO DE PLANTAS DE *Physalis angulata* L. EXPOSTAS AO ESTRESSE SALINO

RESUMO

A salinidade pode ocasionar distúrbios nas plantas que culminam na redução do seu desempenho, com a produção de espécies reativas de oxigênio (EROs) e consequente estresse oxidativo. Entretanto, existem agentes sinalizadores, como o óxido nítrico (NO), que está envolvido em diversas respostas fisiológicas e que é capaz de reduzir os danos gerados pela salinidade, além de aumentar a tolerância da planta a essa condição adversa. Utilizando a *Physalis angulata* exposta a NaCl (7,2 dS m⁻¹), o presente trabalho objetivou avaliar o efeito atenuante do óxido nítrico em plantas de *P. angulata* cultivada sob estresse salino. As plantas foram pré-aclimatadas em solução nutritiva com diferentes concentrações de Nitroprussiato de sódio (SNP, 0, 25, 50, 75 e 100 µM). Após isso, as plantas foram redirecionadas para os vasos com capacidade de 6 litros, os quais continham solução nutritiva a 100% e a concentração salina. Foi avaliada a taxa fotossintética, atividade da redutase do nitrato, potencial hídrico, acúmulo de açúcares, proteínas e aminoácidos, e parâmetros de crescimento. A presença do NaCl influenciou em todas as variáveis nas plantas de *P. angulata*. Contudo, a aplicação do SNP promoveu a mitigação dos efeitos do estresse salino sobre a fotossíntese e a redutase do nitrato. As plantas expostas ao agente estressor juntamente com o SNP apresentaram maior potencial hídrico e os danos promovidos pelo sal foram revertidos. De maneira semelhante, NO reverteu e/ou atenuou os sintomas da salinidade sobre o crescimento das plantas, sobretudo no acúmulo de massa seca total e área foliar. Diante disso, as doses aplicadas de SNP no presente estudo resultou na atuação do NO como agente mitigador de danos provocados pela salinidade em *P. angulata*, afetando positivamente o seu desempenho, sendo recomendada a dose de 65 µM para o cultivo da espécie sob meio salino.

Palavras-chave: Estresse salino. Nitroprussiato de sódio. Redutase do Nitrato. *Physalis angulata*

ABSTRACT

Salinity can cause disturbances in plants that result in reduced performance, promoting the production of reactive oxygen species (ROS) and oxidative stress. However, there are signaling agents, such as nitric oxide (NO), which is involved in several physiological responses and is able to reduce the damage caused by salinity, in addition to increasing the plant's tolerance to this adverse condition. Using *P. angulata* exposed to NaCl (7.2 dS m⁻¹), the study aimed to evaluate the role of NO in mitigating the negative effects caused by salinity. The plants were pre-acclimated in nutrient solution with different concentrations of sodium nitroprusside (SNP, 0, 25, 50, 75 and 100 μM). After that, the plants were transferred to pots with 6 liters of capacity at 100% nutritive solution and the saline concentration. The photosynthetic rate, nitrate reductase activity, water relations, sugar accumulation, proteins, amino acids and growth parameters were evaluated. The presence of NaCl influenced all variables in *P. angulata* plants. However, the application of the SNP promoted the mitigation of the salt stress effects on photosynthesis and nitrate reductase activity. Plants exposed to the stress agent with the SNP showed greater water potential and the damage caused by salt was reversed. Similarly, NO reversed and / or attenuated the symptoms of salinity on plant growth, especially in the accumulation of dry matter and leaf area. Therefore, the SNP dose applied in this study resulted in the NO action as a mitigating agent for damage caused by the salinity in *P. angulata*, positively affecting its performance, with a dose of 65 μM being recommended for the cultivation of this species under saline medium.

Keywords: Salinity stress. Sodium nitroprusside. Nitrate reductase. *Physalis angulata*.

1 INTRODUÇÃO

Physalis angulata L. é uma espécie herbácea, anual e ereta (VARGAS-PONCE et al., 2016), pertencente à família Solanaceae, com frutos comestíveis (COBALEDA-VELASCO et al., 2017) e de sabor levemente ácido (CURI et al., 2018). É conhecida por seu potencial medicinal, conferido pela sua composição fitoquímica, na qual são encontrados compostos como diterpenos, flavonoides, ésteres e vitaesteroides (LICODIEDOFF; KOSLOWSKI; RIBANI, 2013; ZHANG; TONG, 2016).

Dentre os vitaesteroides existente nos órgãos vegetais da planta, as fisalinas apresentam maior destaque, possuindo numerosas propriedades farmacológicas (TOMASSINI et al., 2000; SISLEY et al., 2017); A espécie apresenta ação antimicrobiana (OSHO et al., 2010), tripanomicida (MEIRA et al., 2015), leishmanicida (DA SILVA et al., 2015) e anti-inflamatória (JI et al., 2012; SUN et al., 2016). Além disso, autores como Agra et al. (2007) e Ruiz et al. (2010) enfatizam seu uso na medicina popular, sendo utilizados extratos e infusões a partir de plantas de *P. angulata* no tratamento de diversas doenças, como malária, inflamações, asma, infecções e anemia.

Diante da sua importância medicinal e prospecção para o mercado, a espécie tem sido alvo de pesquisas relacionadas ao seu cultivo, fertilização e respostas da *P. angulata* à distintos fatores estressantes, como o déficit hídrico e a salinidade (SOUZA et al., 2007; LEITE et al., 2018). Dentre os estresses abióticos, a salinidade mostra-se em constante expansão pelo mundo e, assim como muitas espécies a *P. angulata* sofre inúmeros efeitos que comprometem seu crescimento quando irrigado com águas salinas, causando diversos distúrbios fisiológicos, dentre os quais: desequilíbrio na absorção de água, redução do potencial hídrico e toxidez iônica (SILVA et al., 2021).

Dentre as estratégias de mitigação dos efeitos deletérios causados pela salinidade da água, a aplicação de óxido nítrico (NO) tem sido bastante estudada, apresentando bons resultados em diversas espécies, como na germinação de *Senna macranthera* (SILVA et al., 2015; KAISER et al., 2016) e no aumento das atividades do sistema antioxidante de tomate (MANAI et al., 2014). Não há relatos de como o NO atua em plantas de fisális sob estresse salino, no entanto, já foi observado que a pulverização de SNP, um doador de NO, em *P. angulata*, promove melhor desempenho no crescimento da espécie sob estresse hídrico (LEITE et al., 2019). O NO pode estimular respostas fisiológicas nas plantas, como a influência nas trocas gasosas, relações hídricas e clorofila, as quais possibilitam a adaptação em determinadas condições ambientais (TAIZ; ZEIGER, 2017).

Foi constatado que em condições adversas a concentração de NO endógeno pode ser intensificada, sendo capaz de atuar na sinalização ou proteção do tecido vegetal (AHMAD et al., 2018). O NO, que é um radical livre gerado a partir da L-arginina (SILVA et al., 2019), é bastante reativo, com tamanho pequeno e, por isso, pode atingir facilmente zonas hidrofílicas (citossol), assim como, hidrofóbicas (bicamada lipídica das membranas) nas células (ARASIMOWICZ; FLORYSZAKWIECZOREK, 2007). A partir disso, é provável que a aplicação exógena de NO promova efeito positivo em termos de aclimatação de plantas sob estresse salino, ocasionando redução de perdas provenientes desse estresse. Portanto, objetivou-se com este trabalho avaliar o efeito atenuante do óxido nítrico em plantas de *P. angulata* cultivadas sob estresse salino.

2 MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi conduzido em casa de vegetação na Unidade Experimental Horto Florestal, da Universidade Estadual de Feira de Santana (UEFS), Feira de Santana-BA (12°16'00''S, 38°58'00''O, 258 metros de altitude) no período compreendido entre janeiro a março de 2020.

As mudas foram produzidas a partir de sementes coletadas no semiárido baiano (FREITAS, 2004) e multiplicadas pelo grupo de pesquisa. As sementes foram semeadas em copos descartáveis a 2 cm de profundidade, preenchidos com uma mistura de substrato comercial e areia (1:1), sob irrigação diária por aspersão. O transplante das mudas ocorreu quando estas atingiram dois pares de folhas verdadeiras, sendo alocadas, de forma temporária, em bandejas de 5 litros, passando por um pré-tratamento em meio de cultivo com solução nutritiva de Sarruge (1975) a 50% da força iônica com as concentrações de nitroprussiato de sódio (SPN), as quais consistiram em: 0, 25, 50, 75 e 100 μM .

Ao término de 48 h, as plantas pré-tratadas foram transferidas para vasos plásticos com capacidade para 6 litros, em sistema hidropônico tipo *floatig*, sendo utilizada a sugerida por Sarruge (1975), composta por macronutrientes, em mg.L^{-1} : N=210; P=31; K=234; Ca=200; Mg=48; S= 64 e por micronutrientes, em $\mu\text{g.L}^{-1}$, de: B=500; Cu=39; Cl=722; Fe=5000; Mn=502, Mo=12 e Zn=98 e, posteriormente, adicionado a concentração de NaCl, com condutividade elétrica da solução nutritiva de CE: 7,2 dS.m^{-1} (SILVA et al., 2021). As plantas foram dispostas em vasos individuais, espaçados 0,8 m entre fileiras x 0,2 m entre plantas, sendo parcialmente imersas na solução nutritiva e ancoradas numa placa de poliestireno expandido.

Cada unidade experimental (vaso) representou um sistema independente acoplado a um compressor com sistema regulador de tempo (temporizador) para a oxigenação da solução, com duração de 20 minutos programada para cada 4 horas.

Medições de pH e condutividade elétrica (CE) foram realizadas diariamente, aferido com auxílio de um pHmetro portátil (Ak90, ASKO), sendo mantido na faixa de 5,5 a 6,5 e a CE monitorada com auxílio de condutivímetro portátil (AK51 V4, ASKO), e a solução completamente trocada sempre que a condutividade reduziu a 20% da inicial. Para a prevenção e controle de pragas, aplicações de solução de extratos de *Azadirachta indica* a 5% (Neem Max, Insentimax) foram realizadas três vezes com intervalos de 8 dias.

Medidas de temperatura e umidade foram realizadas por meio de medições diárias, com termo-higrômetro digital, instalado na altura do dossel da cultura, dentro da estufa, sendo observada variação de temperatura de 30 – 35.8 °C e umidade de 36 – 44 UR.

As análises experimentais foram realizadas 30 dias após aplicação dos tratamentos com SPN, com ciclo de cultivo em sistema hidropônico de 32 dias. A taxa fotossintética (A , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$) foi verificada usando o analisador de gás infravermelho (IRGA, modelo CIRAS-3, PPSystems, Amesbury, EUA) e as medições realizadas entre 08h30min às 10h00min, em folhas completamente desenvolvidas, registrando três medições para cada planta por 60s.

O potencial hídrico (ψ_w foliar) foi determinado às 04 horas da manhã, usando uma câmara de pressão de Scholander (PMS 1000, PMS Instrument, Corvallis, EUA), em folhas coletadas no terço médio das plantas. A suculência foliar (SUC) (g cm^{-2}) foi determinada, conforme relação proposta por Mantovani (1999), obtida através da equação: [(Fitomassa fresca - fitomassa seca)/área foliar].

O ensaio in vivo da atividade da RN foi realizado segundo metodologia proposta por Jaworski (1971), e a aRN estimada em μmol de nitrito liberado por 1 g de tecido fresco por hora de incubação ($\mu\text{mol g}^{-1} \text{ h}^{-1} \text{ NO}_2^-$). A análise da atividade da redutase do nitrato (aRN) foi determinada em amostras de folha das plantas coletadas das 10 às 14:00 horas (TANAN et al., 2019) e 200 mg (aproximadamente 20 discos) de tecido foliar frescos foram transferidos para tubos de ensaio contendo 5 mL do meio de incubação, composto por tampão fosfato 0,1 M (pH 7,5), n-54 propanol 1% (v/v) e nitrato de potássio 0,1M.

Os tubos foram envoltos em papel alumínio para excluir a luminosidade e submetidos a vácuo por 2 min. Posteriormente, foram incubados em banho-maria a 30 °C por 30 minutos, com agitação. Ao final do processo de incubação, retirou-se alíquota de 500 μL do meio e transferiu-se para tubos contendo o meio de reação composto por 1 mL de sulfanilamida 1%

em HCl 1,5N, 1 mL de N-2-naftil-etileno 0,02% e 1,5 mL de água destilada (JAWORSKI, 1971).

Para as determinações bioquímicas utilizou-se um extrato bruto, obtido pela maceração em almofariz de 1g de folha em 15 mL de tampão fosfato 0,1 M, com pH 7,0. O homogeneizado foi filtrado e centrifugado a $12000 \times g$ por 15 minutos e o sobrenadante coletado para a realização das análises. Foram determinados os teores de açúcares solúveis totais (AST) pelo método da antrona (YEMM; WILLIS, 1954), açúcares redutores (AR) pelo método do dinitrosalicilato (DNS) (MILLER, 1959), aminoácidos livres totais pelo método da ninhidrina (YEMM; COCKING, 1955) e proteínas solúveis totais pelo método de Bradford (BRADFORD, 1976).

As plantas foram coletadas, separadas em raiz, caule e folhas, contabilizando o número de folhas (NFOLHAS) e área foliar (AF), mensurada com integrador de área (Li-Cor, modelo Li-3100C). Em seguida, o material vegetal foi acondicionado em sacos de papel, colocado em estufa com circulação forçada de ar a 60 °C por 72 horas, para a determinação da massa seca (MS).

O delineamento experimental foi o inteiramente casualizado, com 8 repetições por tratamento, considerando cada vaso uma unidade experimental. Os dados obtidos foram submetidos ao teste de normalidade de Shapiro-Wilk e ao teste de Bartlett para verificar a homogeneidade. Posteriormente, aplicou-se a análise da variância (ANOVA) e, quando observadas diferenças significativas, foram analisados por meio de regressão. Todos os procedimentos foram executados na linguagem R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2019).

3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

O fornecimento exógeno de NO por meio da pré-aclimação promoveu a atenuação dos efeitos do estresse salino na taxa fotossintética, enzima redutase do nitrato, relações hídricas e no crescimento nas plantas de *Physalis angulata* (Figura 1). Houve aumento do potencial hídrico foliar (ψ_w) médio nas plantas pré-aclimatadas a partir da aplicação de 25 μmol de SNP (Figura 1A), sendo observado maior potencial na dose estimada de 75,5 μmol de SNP. Os potenciais mais negativos foram observados nas concentrações de 0 μM e 100 μM , com Ψ_w foliar de -0.81 MPa e -0.55 MPa, respectivamente. Resultados semelhantes foram encontrados em arroz por Habib e Ashraf (2014).

A suculência foliar (SUC) aumentou em função da salinidade sem aplicação de SPN (Figura 2B), visto que as plantas tendem a viabilizar a osmorregulação, pois de acordo com

Martinez et al. (2004), o aumento da suculência foliar em plantas sob salinidade pode ser apontado como possível ajustamento osmótico e, dessa forma, possibilita que concentração de sais seja regulada (TRINDADE et al., 2006), contudo, verificou-se tendência de queda na SUC nas plantas tratadas com a doses de SPN, sendo observado efeito atenuante do NO.

As figuras 1C e 1D mostram o efeito do SNP (doador de NO) no conteúdo de açúcares redutores (AR) e açúcares solúveis totais (AST) nas folhas de *P. angulata* submetidas ao NaCl (7,2 dS.m⁻¹). A salinidade fez com que o conteúdo de AR e AST aumentasse nas folhas, no entanto, nas plantas pré-aclimatadas com SNP a concentração dos açúcares diminuíram em todos os tratamentos, com maior redução na dose estimada de 68,57 µM para o AR e para o de 72,70 µM para AST, constatando decréscimo de 55 e 43,65%, respectivamente, quando comparado as plantas sem SPN.

Quanto às proteínas solúveis (PS), o conteúdo total aumentou nas plantas tratadas com NaCl e reduziu quando pré-aclimatadas com NO, sendo observado para PS a melhor concentração de 72,08 µM de SNP na e decréscimo de 25,77%, em relação ao controle (Figura 1E).

De acordo com os dados anteriores, as plantas pré-aclimatadas com SPN não foram estimuladas a produzir determinados solutos orgânicos, os quais são utilizados na osmorregulação. Ainda que não avaliado neste trabalho, o efeito protetor mediado pelo SNP pode ter sido em função da capacidade do NO em eliminar espécies reativas de oxigênio (EROS), as quais são produzidas sob salinidade (BELIGNI; LAMATTINA, 2001) e são capazes de reduzir drasticamente o desempenho das plantas. Nasibi e Kalantari (2009) constataram que tratamentos exógenos com NO tendem a aumentar as enzimas antioxidantes em meio salino e demonstraram que houve proteção das células do tomate relacionada aos danos da oxidativos sob estresse. Wu et al. (2011) também verificaram que o NO exógeno minimiza os danos oxidativos do estresse salino em arroz.

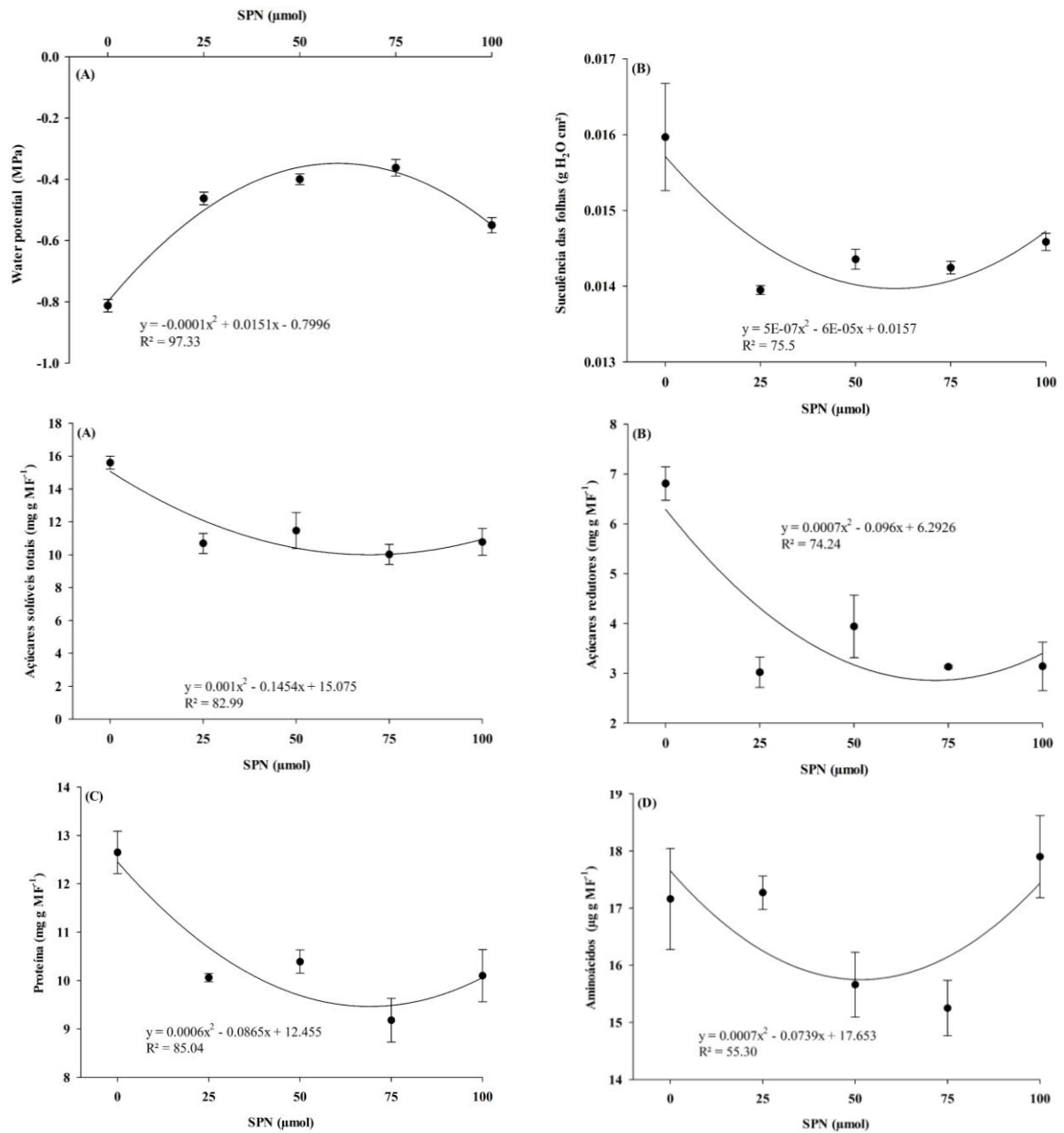


Figura 1. Relações hídricas e solutos orgânicos em plantas de *Physalis angulata* sob estresse salino e submetidas a diferentes concentrações de SPN: potencial hídrico foliar (A), suculência das folhas (B), açúcares redutores (C), açúcares solúveis totais (D), proteína (E) e aminoácidos (F). Os dados apresentados são as médias \pm erro padrão.

O conteúdo de aminoácidos (AA) não se adequou ao modelo matemático de regressão para os tratamentos avaliados, contudo, o fornecimento de NO promoveu aumento nas concentrações de AA em 25 e 100 μM de SPN (Figura 1F). Dessa forma, mesmo produzindo baixos conteúdos de solutos orgânicos, o NO pode ter induzido o aumento na concentração de AA visando uma possível osmorregulação da planta sob estresse.

Plantas de *P. angulata* apresentaram redução significativa na taxa fotossintética (*A*) quando submetidas à salinidade, no entanto, a exposição ao agente estressor juntamente com o NO resultou em melhorias na *A* quando comparados ao tratamento com apenas NaCl (Figura 2A). Sendo tais melhorias verificadas pelo incremento de aproximadamente 25,59% na fotossíntese, na dose estimada de 137,5 μM , quando comparadas ao controle. A salinidade pode causar desequilíbrio nutricional das plantas e provocar redução no crescimento (YADAV et al., 2011; PARIHAR et al., 2015), contudo, o NO pode ter aumentado o desempenho fotossintético em plantas de *P. angulata* ao potencializar a absorção de nutrientes essenciais, como o potássio (K), o qual é de suma importância na ativação da rubisco, além disso, pode atuar evitando a degradação da clorofila e propiciar a ampliação das atividades de enzimas antioxidantes (PROCHÁZKOVÁ et al., 2013; FATMA et al., 2016; MISRA et al., 2017). De acordo com Wang et al. (2015), o NO pode atuar mediando a sinalização do ácido absísico e promover uma espécie de regulação negativa, o que é fundamental no fechamento estomático, pois essa resposta pode ser uma importante estratégia de tolerância a salinidade, sendo capaz de permitir o suprimento de CO_2 para que a atividade fotossintética seja mantida sob condições de estresse salino. Wu et al. (2010) verificaram que a aplicação de SPN na concentração de 100 μM também promoveu aumento da taxa fotossintética em plantas de tomate, sob estresse salino.

A Figura 2B mostra que a atividade da enzima redutase do nitrato (aRN) foi significativamente inibida nas folhas de plantas de *P. angulata* submetidas ao estresse salino (7,2 dS m^{-1}). Ao aplicar SNP em plantas com estresse de NaCl, foi observada uma clara recuperação da atividade da aRN nas folhas em todas as concentrações do doador de NO. Foi verificado aumento de 84,23% na atividade da aRN, quando comparada a dose estimada de 64,28 μM com o controle.

A redutase do nitrato é uma enzima chave no metabolismo do nitrogênio nas plantas, por ela que se inicia a rota de assimilação do nitrogênio, em que ocorre a redução do nitrato para nitrito (TAIZ; ZEIGER, 2017), após isso, o nitrito é reduzido a amônio e posteriormente agregado aos aminoácidos e compostos derivados de nitrogênio (MANAI et al., 2014). De acordo com Yamasaki e Sakihama (2000), a redutase do nitrato executa papel de grande importância na síntese do NO em plantas e, dessa forma, diversos autores descrevem a produção de NO via redutase do nitrato, sendo impulsionada por diferentes fatores abióticos, como o estresse salino (WU et al., 2011) e osmótico (NASIBI; KALANTARI, 2009). Em nosso sistema experimental, observou-se que a pré-aclimação com NO exógeno via sistema radicular estimulou a atividade do aRN nas folhas, aliviando o efeito prejudicial da salinidade.

Esses dados indicam uma clara inter-relação entre o NO e a nitrato redutase, que tende a permitir a assimilação do nitrogênio durante o estresse salino.

A salinidade interferiu negativamente no número de folhas (NF) e na área foliar (AF) das plantas de *P. angulata*, podendo ocorrer a redução da expansão e/ou abscisão foliar, além de morte celular (TAIZ; ZEIGER, 2017), pois a redução dessas variáveis implica em menor área fotossinteticamente ativa, sendo verificado nesse estudo a menor taxa fotossintética nas plantas controle (Figura 2A). Quando o SPN foi adicionado, observou-se uma nítida recuperação nas variáveis, sugerindo os efeitos benéficos deste doador de NO (Figura 2C e 2D). O fornecimento de SPN, de acordo com a dose estimada de 57 e 64,37 μM , promoveram aumento de 55,45 e 60,57% na NF e AF, respectivamente, em comparação com plantas nas mesmas condições de estresse salino sem fornecimento de SNP, contudo, a pré-aclimação acima das doses recomendadas promoveu a redução das médias para estas variáveis.

A massa seca da parte aérea das plantas sob estresse salino foi incrementada em todas as concentrações de SNP avaliadas, contudo, o maior valor médio foi observado na dose estimada com 62,02 μM (Figura 2E), apresentando aumento de 60,36% em relação as plantas controle. A massa seca total apresentou comportamento similar, com dose estimada de 60,9 μM , sendo observado aumento de 57,96% em relação as plantas cultivadas sob salinidade sem SPN (Figura 2F).

O crescimento das plantas sob exposição ao sal passa a ser prejudicado pela toxicidade de íons tóxicos, a qual pode provocar a inibição de enzimas fundamentais em processos vitais, como é o caso da fotossíntese, como verificado presente estudo (MUNNS, 2005; HASANUZZAMAN et al., 2013; ROY et al., 2014). No entanto, diversos estudos afirmam que o NO tende a aumentar o desempenho das plantas, eliminando as espécies reativas de oxigênio ou estimulando enzimas antioxidantes, além disso, o óxido nítrico pode atuar na homeostase iônica e osmótica da célula (KHAN et al., 2012; MOSTOFA et al., 2015).

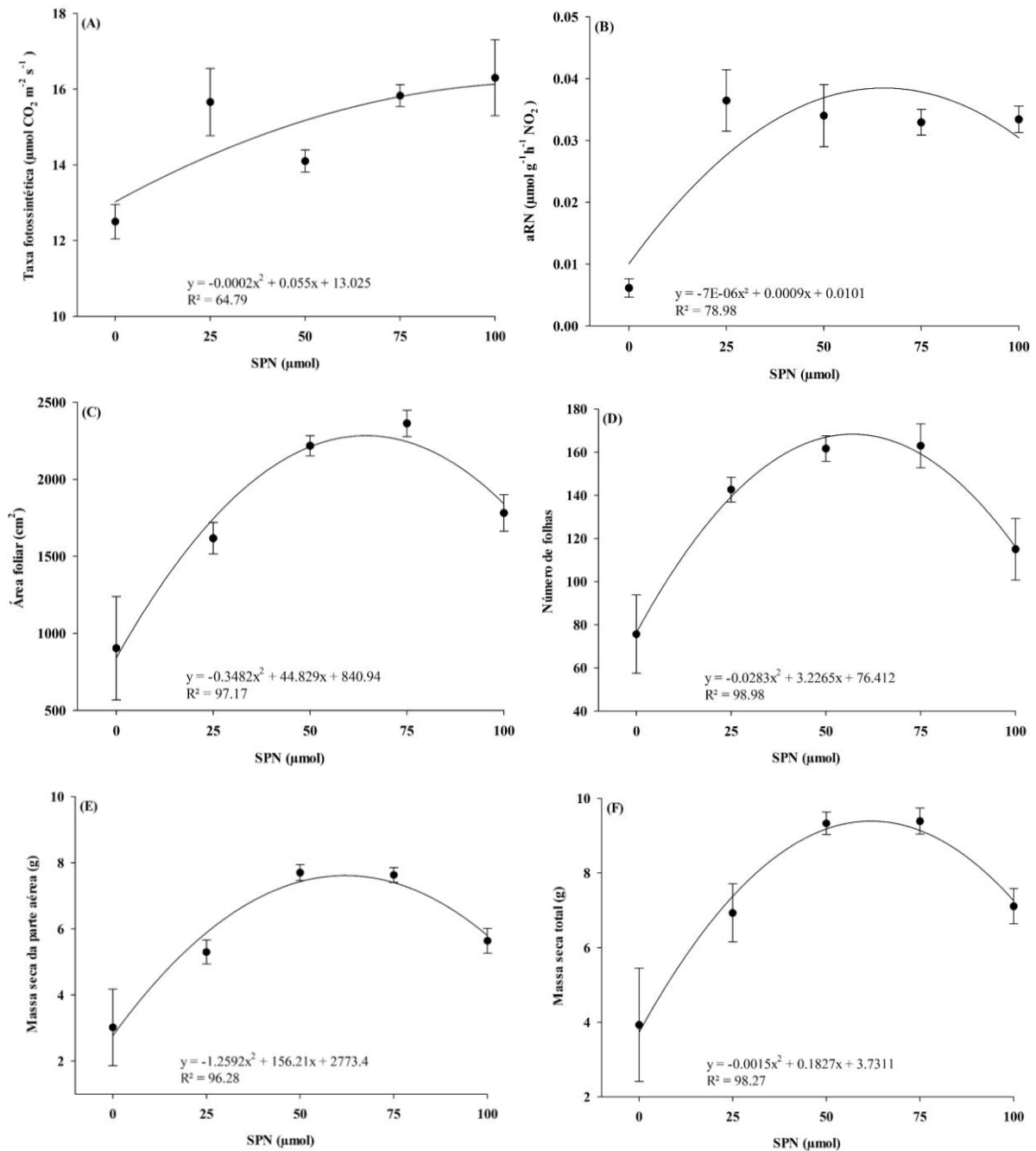


Figura 2. Taxa fotossintética, atividade da redutase do nitrato e crescimento em plantas de *Physalis angulata* sob estresse salino e submetidas a diferentes concentrações de SPN: taxa fotossintética (A), redutase do nitrato (B), área foliar (C), número de folhas (D), massa seca da parte aérea (E) e massa seca total (F). Os dados apresentados são as médias \pm erro padrão.

A figura 3 demonstra visualmente o que aconteceu nos resultados apresentados anteriormente, sendo observado nas plantas de *P. angulata* menor crescimento (T1) quando comparado aos demais tratamentos. Entretanto, a exposição ao NaCl junto ao doador de NO, permitiu um melhor crescimento das plantas, apresentando parâmetros de crescimento

superiores ao tratamento 1 (Figura 3). Sinais de clorose e necrose no limbo foliar, sintomas clássicos do estresse salino, não foram observados no presente estudo.



Figura 3. Sintomatologia visual de plantas de *Physalis angulata* sob estresse salino e submetidas a diferentes concentrações de SPN.

4 CONCLUSÃO

Este trabalho mostra que os efeitos negativos do estresse salino em plantas de *Physalis angulata* são amenizados em função da concentração exógena de óxido nítrico. Em conjunto, os resultados revelam que a adição de SPN por meio da pré-aclimatação tem efeitos benéficos significativos contra a toxicidade do NaCl em plantas *P. angulata*, o que se refletiu no crescimento e na taxa fotossintética em plantas expostas ao NaCl. O SNP também promoveu melhoria nas relações hídricas e na redutase do nitrato. A dose média encontrada de aproximadamente 65 μM de SPN induz o aumento da atividade da enzima redutase do nitrato e da maioria dos parâmetros, sendo recomendada para o cultivo da espécie em meio salino. Em resumo, os dados sugerem que a aplicação exógena de NO contribui para melhorar o desempenho da espécie sob estresse induzido pela salinidade.

AGRADECIMENTOS

O estudo foi financiado pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Finance Code 001.

Os autores agradecem ao Programa de Pós-graduação em Recursos Genéticos Vegetais e a CAPES pela concessão de bolsas de mestrado e doutorado, assim como a estrutura disponibilizada pelo Departamento de Biologia da Universidade Estadual de Feira de Santana.

REFERÊNCIAS

AGRA, M. F. et al. Medicinal and poisonous diversity of the flora of “Cariri Paraibano”, Brazil.

Journal of Ethnopharmacology, v. 111, p. 383–395, 2007.

AHMAD, P. et al. Exogenous application of nitric oxide modulates osmolyte metabolism, antioxidants, enzymes of ascorbate-glutathione cycle and promotes growth under cadmium stress in tomato. **Protoplasma**, v. 255, p. 79-93, 2018.

AHMAD, P. et al. Responses of proline, lipid peroxidation and antioxidative enzymes in two varieties of *Pisum sativum* L. under salt stress. **International Journal of Plant Production**, v. 2, p. 353-366, 2012.

ALVES, L. S. et al. Salinidade na água de irrigação e aplicação de biofertilizante bovino no crescimento e qualidade de mudas de tamarindo. **Irriga**, v. 24, p. 254-273, 2019.

ARASIMOWICZ, M.; FLORYSZAK-WIECZOREK, J. Nitric oxide as a bioactive signaling molecule in plant stress responses. **Plant Science**, v. 172, p. 876-887, 2007.

BELLIN, D. et al. O óxido nítrico como mediador para respostas de defesa. **Mol. Plant Microbe Interact**, v. 26, p. 271-277, 2013.

BELIGNI, M. V.; LAMATTINA, L. Óxido nítrico em plantas: a história está apenas começando. **Planta, célula e Environment**, v. 24, p. 267-278, 2001.

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

CHEN, W. W. et al. Nitric oxide acts downstream of auxin to trigger root ferric-chelate reductase activity in response to iron deficiency in *Arabidopsis*. **Plant Physiology**, v. 154, p. 810-819, 2010.

CHENG, T.S. et al. Calcium-induced proline accumulation contributes to amelioration of NaCl injury and expression of glutamine synthetase in greater duckweed (*Spirodela polyrhiza* L.). **Aquatic Toxicology**, v. 144-145, p. 265-274, 2013.

- COBALEDA-VELASCO, M. et al. Phenolic profiles and antioxidant properties of *Physalis angulata* L. as quality indicators. **Journal of Pharmacy & Pharmacognosy Research**, v. 5, p.114–128, 2017.
- CURI, P. A. et al. Characterization of different native american physalis species and evaluation of their processing potential as jelly in combination with brie-type cheese. **Journal of Food Science and Technology**, v. 38, p.112-119, 2018.
- CRUZ, R. M. S. et al. Crescimento inicial e resposta estomática de milho pipoca sob estresse salino. **Colloquium Agrariae**, v. 15, p. 15-26, 2019.
- DA SILVA, B. J. et al. *Physalis angulata* induces death of promastigotes and amastigotes of *Leishmania (Leishmania) amazonensis* via the generation of reactive oxygen species. **Micron**, v. 82, p. 25–32, 2015.
- ESIM, N.; ATICI, O. Nitric oxide improves chilling tolerance of maize by affecting apoplastic antioxidative enzymes in leaves. **Plant Growth Regul**, v. 72, p. 29–38, 2014.
- FATMA M, et al. Nitric oxide alleviates salt stress inhibited photosynthetic performance by interacting with sulfur assimilation in mustard. **Frontiers in Plant Science**, v. 7, p. 1-16, 2016.
- HABIB, N.; ASHRAF, M.; SHAHBAZ, M. Effect of exogenously applied nitric oxide on some key physiological attributes of rice (*Oryza sativa* L.) plants under salt stress. **Pakistan Journal of Botany**, v. 45, p. 1563-1569, 2014.
- HASEGAWA, P. M. et al. Plant cellular and molecular responses to high salinity. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 51, p. 463-499, 2000.
- HASANUZZAMAN M.; NAHAR K.; FUJITA M. Plant Response to Salt Stress and Role of Exogenous Protectants to Mitigate Salt-Induced Damages. In: Ahmad P., Azooz M., Prasad M. (eds) **Ecophysiology and Responses of Plants under Salt Stress**. Springer. New York, 2013, p 25–87.
- JAWORSKI, E. G. Nitrate reductase assay in intact plant tissues. **Biochemical and Biophysical Research Communications**, v. 43, p. 1274-1279, 1971.
- Jl, L. et al. Physalins with anti-inflammatory activity are present in *Physalis alkekengi* var. *franchetii* and can function as Michael reaction acceptors. **Steroids**, v. 77, p. 441–447, 2012.
- KAISER, I. S. et al. Efeito de liberadores de óxido nítrico na qualidade fisiológica de sementes de repolho sob salinidade. **Revista Ceres**, v. 63, p. 039-045, 2016.
- KHAN M. N. et al. Interactive role of nitric oxide and calcium chloride in enhancing tolerance to salt stress. **Nitric Oxide**, v. 27, p. 210-218, 2012.
- LEITE, R. S. et al. Alleviation of water deficit in *Physalis angulata* plants by nitric oxide exogenous donor. **AGRICULTURAL WATER MANAGEMENT**, v. 216, p. 98-104, 2019.

LEITE, R. S. et al. Physiological Responses of *Physalis angulata* Plants to Water Deficit. **Journal of Agricultural Science**, v. 10, p. 287-297, 2018.

LICODIEDOFF, S.; KOSLOWSKI, L. A. D.; RIBANI, R. H. Flavonols and antioxidant activity of *Physalis peruviana* L. fruit at two maturity stages. **Acta Scientiarum** v. 35, p. 393–399, 2013.

LIU, W. Z.; et al. Cytokinins can act as suppressors of nitric oxide in *Arabidopsis*. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 110, p. 1548-1553, 2013.

MANAI, J. et al. Exogenous nitric oxide (NO) ameliorates salinity-induced oxidative stress in tomato (*Solanum lycopersicum*) plants. **Journal of Soil Science and Plant Nutrition**, v. 14, p. 433-446 2014.

MARTÍNEZ, J. P. et al. Is osmotic adjustment required for water stress resistance in the Mediterranean shrub *Atriplex halimus* L. **Journal of Plant Physiology**, v. 161, p. 1041-1051, 2004.

MEIRA, C. S. et al. In vitro and in vivo antiparasitic activity of *Physalis angulata* L. concentrated ethanolic extract against *Trypanosoma cruzi*. **Phytomedicine**, v. 22, p. 969–974, 2015.

MELO FILHO, J. S. et al. Organic fertilizers as mitigating effects of water salinity on *Passiflora cincinnata* seedlings. **Acta Agronómica**, v. 67, p. 501-511, 2018.

MISRA A. N. et al. (2017) Nitric Oxide Mediated Effects on Chloroplasts. In *Photosynthesis: Structures, Mechanisms, and Applications*. **Springer International Publishing**, v. 1, p. 305-320, 2017.

MOSTOFA M. G.; HOSSAIN M A.; FUJITA M. Trehalose pretreatment induces salt tolerance in rice (*Oryza sativa* L.) seedlings: oxidative damage and co-induction of antioxidant defense and glyoxalase systems. **Protoplasma**, v. 252, p. 461-475, 2014.

MILLER, G. L. Use of dinitrosalicylic acid reagent for determination of reducing sugar. **Analytical Biochemistry**, v. 31, p. 426-428, 1959.

MUNNS, R. Genes and salt tolerance: bringing them together. **New Phytologist**, v. 167, p. 645-663, 2005.

NASIBI, F.; KALANTARI, K M. Influence of nitric oxide in protection of tomato seedling against oxidative stress induced by osmotic stress. **Acta Physiol Plant**, v. 31, p. 1037-1044, 2009.

OSHO, A. et al. Antimicrobial activity of essential oils of *Physalis angulata* L. African journal of traditional, complementary, and alternative medicines : AJTCAM / **African Networks on Ethnomedicines**, v. 7, p. 303–306, 2010.

PARIHAR P. et al. Effect of salinity stress on plants and its tolerance strategies: a review. **Environmental Science and Pollution Research**, v. 22, p. 4056-4075, 2015.

- PROCHÁZKOVÁ, D. et al. Effects of exogenous nitric oxide on photosynthesis. **Photosynthetica**, v. 51, p. 483-489, 2013.
- R Development Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing, R Foundation for Statistical Computing. 2019. <https://www.R-project.org/> <Acesso em 20 março de 2020>
- ROY S. J.; NEGRÃO S.; TESTER M. Salt resistant crop plants. **Current Opinion in Biotechnology**, v. 26, p. 115-124, 2014.
- RUIZ, L. et al. Plants used by native Amazonian groups from the Nanay River (Peru) for the treatment of malaria. **Journal of Ethnopharmacology**, v. 133, p. 917–921, 2010.
- SARRUGE, J. R. Soluções nutritivas. **Summa Phytopathologica**, v. 1, p. 231- 233, 1975.
- SILVA, A. L. et al. Effect of cyanide by sodium nitroprusside (SNP) application on germination, antioxidative system and lipid peroxidation of *Senna macranthera* seeds under saline stress. **Journal of Seed Science**, v. 41, p. 086-096, 2019.
- SILVA, A. L. et al. Effect of sodium nitroprusside (SNP) on the germination of *Senna macranthera* seeds (DC. ex Collad.) H. S. Irwin & Baneby under salt stress. **Journal of Seed Science**, v.37, p.236-243, 2015.
- SISLEY, G. M. et al. Actividad inmunoestimulante del extracto acuoso liofilizado de la planta entera de *Physalis angulata* L. en ratas albinas cepa Holtzman. **Revista Peruana de Medicina Integrativa**. v. 2, p. 38-46, 2017.
- SOUZA, N.K., ALCÂNTARA-JÚNIOR, J.P., AMORIM, S.M.C. Efeito do estresse salino sobre a produção de fitomassa em *Physalis angulata* L. (Solanaceae). **Revista Acadêmica Curitiba**, v. 5, p. 379-384, 2007.
- SUN, C. P. et al. Antiproliferative and Anti-inflammatory Withanolides from *Physalis angulata*. **Journal of Natural Products**, v. 79, p. 1586–1597, 2016.
- TANAN, T. T. et al. Characterization of nitrate reductase activity (NR) in foliar and radicular tissues of *Physalis angulata* L.: diurnal variations and protocol optimization. **Australian Journal of Crops Science**, v.13, p. 1120-1125, 2019.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 6. ed. Piracicaba, Artmed, 2017, 888p.
- TOMASSINI, T. C. B. et al. Gênero *Physalis*: uma revisão sobre vitaesteróides. **Química Nova**. v. 23, p. 47-57, 2000.
- TRINDADE, A. R. et al. Influência do acúmulo e distribuição de íons sobre a aclimação de plantas de sorgo e feijão-de-corda, ao estresse salino. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 10, p. 804-810, 2006.
- VARGAS-PONCE, O. et al. Traditional management of a small-scale crop of *Physalis angulata* in Western Mexico. **Genetic Resources and Crop Evolution**, v. 63, p. 1383-1395, 2016.

WANG P. et al. Nitric oxide negatively regulates abscisic acid signaling in guard cells by S-nitrosylation of OST1. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, p. 613-618, 2015.

WANG, W. W. et al. Effects of application of exogenous NO on the physiological characteristics of perennial ryegrass grown in Cd-contaminated soil. **Journal of Soil Science and Plant Nutrition**, v. 16, p. 731-744, 2016.

WU, X. et al. O óxido nítrico exógeno protege contra o estresse oxidativo induzido por sal nas folhas de dois genótipos de tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.). **Acta Physiol Plant**, v. 23, p. 304-307, 2011.

WU, X. X. et al. Attenuation of salt-induced changes in photosynthesis by exogenous nitric oxide in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill. L.) seedlings. **African Journal of Biotechnology**, v. 9, p. 7837-7846, 2010.

YADAV S. et al. Causes of salinity and plant manifestations to salt stress: a review. **Journal of Environmental Biology**, v. 32, p. 667, 2011.

YAMASAKI, H.; SAKIHAMA, Y. Simultaneous production of nitric oxide and peroxyxynitrite by plant nitrate reductase: in vitro evidence for the NR-dependent formation of active nitrogen species. **FEBS Letters**, v. 468, p. 89-92, 2000.

YEMM, E. W.; COCCKING, E. C. The determination of amino acid with ninhydrin. **Analyst**, v. 80, p. 209-213, 1955.

YEMM, E. W.; WILLIS, A. J. The estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrone. **The Biochemical Journal**, v. 57, p. 508-514, 1954.

ZHANG, W. N.; TONG, W. Y. Chemical Constituents and Biological Activities of Plants from the Genus *Physalis*. **Chemistry Biodiversity**, v. 13, p. 4-6, 2016.