



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

EDUARDO MATHEUS FERREIRA DA SILVA

RESPOSTAS FISIOLÓGICAS DE DOIS HÍBRIDOS DE PALMA DE ÓLEO (*Elaeis guineensis* Jacq.) À SALINIDADE

BELÉM

2025

EDUARDO MATHEUS FERREIRA DA SILVA

RESPOSTAS FISIOLÓGICAS DE DOIS HÍBRIDOS DE PALMA DE ÓLEO (*Elaeis guineensis* Jacq.) À SALINIDADE

Dissertação apresentada à Universidade Federal Rural da Amazônia, como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Agronomia para obtenção do título de Mestre.

Área de Concentração: Agronomia

Orientador: Prof. Dr. Hugo Alves Pinheiro

BELÉM

2025

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

S586r Silva, Eduardo Matheus Ferreira da
RESPOSTAS FISIOLÓGICAS DE DOIS HÍBRIDOS DE PALMA DE ÓLEO (*Elaeis guineensis* Jacq.) À
SALINIDADE / Eduardo Matheus Ferreira da Silva. - 2025.
56 f. : il. color.

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

1. Estresse salino. 2. Osmorregulação. 3. Ajustamento osmótico. 4. compostos nitrogenados. I. Pinheiro,
Hugo Alves, *orient.* II. Título

CDD 633.8551

EDUARDO MATHEUS FERREIRA DA SILVA

RESPOSTAS FISIOLÓGICAS DE DOIS HÍBRIDOS DE PALMA DE ÓLEO (*Elaeis guineensis* Jacq.) À SALINIDADE

Dissertação apresentada à Universidade Federal Rural da Amazônia, como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Agronomia para obtenção do título de Mestre.

Aprovado em: 25 / Agosto / 2025.

Banca examinadora

Documento assinado digitalmente
 HUGO ALVES PINHEIRO
Data: 07/11/2025 10:45:55-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof. Dr. Hugo Alves Pinheiro - Orientador
Universidade Federal Rural da Amazônia – UFRA

Documento assinado digitalmente
 AGNALDO RODRIGUES DE MELO CHAVES
Data: 07/11/2025 12:33:53-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof. Dr. Agnaldo Rodrigues De Melo Chaves
Embrapa Agroenergia

Prof. Dr. Rodolfo Inácio Nunes Santos
Secretaria de Estado de Meio Ambiente e Sustentabilidade – SEMAS

Prof. Dr. Dalton Dias da Silva Júnior
Universidade Federal Rural da Amazônia – UFRA

AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar, a **Deus**, fonte de toda sabedoria e força, pela vida, pela saúde e por me permitir superar cada desafio encontrado nesta jornada para alcançar meus objetivos e pela bênção de ter pessoas tão especiais ao meu lado em todos os momentos.

À minha amada esposa, Vanessa Cardins, meu porto seguro e maior incentivo. Obrigado por ser minha companheira nas horas de angústia e de alegria, por seu amor incondicional, paciência infinita e por acreditar em mim mesmo quando eu duvidava. Cada noite em claro, cada palavra de incentivo e cada sorriso compartilhado foram fundamentais para esta conquista.

À minha família, meu alicerce e razão de tantas conquistas, dedico minha gratidão. Em especial à minha mãe, Andreia Valeria Ferreira, por seu amor incondicional, por seus sacrifícios, ensinamentos e por sempre me guiar com amor e sabedoria. A meus avós, Maria Tereza Ferreira e Jonas Ferreira, agradeço pelo legado de perseverança, pelos valores transmitidos e por todo o apoio que sempre me deram, contribuindo diretamente para a realização deste trabalho.

Ao meu padrinho, Francisco Silva (Tio Bido/Tio Bibi), quero expressar minha profunda admiração. Você não apenas me mostrou o que significa ser uma pessoa íntegra, mas também me ensinou, através do seu exemplo, a enfrentar a vida com resiliência e fé.

À minha irmã, Maria Eduarda Ferreira, aos primos Tereza Helena e Pedro Bento e aos sobrinhos Laura e Leonardo, por sempre me inspirarem a ser uma versão melhor de mim mesmo, lembrando-me diariamente da importância da família, do amor e da busca por uma vida significativa.

Aos amigos da pós-graduação, que se tornaram muito mais que simples companheiros de jornada acadêmica: Marcos, Yan, Flávio, Bruna, Eduarda e Vinicius. À Keila Teixeira, minha gratidão especial pela parceira intelectual compartilhando ideias, revisando textos, oferecendo críticas construtivas e, acima de tudo, mantendo o ânimo nos momentos cruciais do projeto, valeu chefa!!! Vocês provam que a ciência se faz com colaboração, e que os laços formados nos laboratórios e salas de aula permanecem como um dos maiores tesouros desta jornada acadêmica.

Ao meu orientador, Professor Hugo Pinheiro, pela dedicação, paciência e orientação incansável. Sua expertise e comprometimento não apenas enriqueceram este trabalho, mas também me inspiraram a buscar conhecimento além das fronteiras do convencional.

Ao Programa de Pós-Graduação em Agronomia (PGAGRO), por proporcionar uma formação acadêmica de excelência, por fomentar pesquisas que contribuem para o avanço da agricultura sustentável na Amazônia.

À FAPESPA, pelo apoio financeiro que viabilizou esta pesquisa, e à Universidade Federal Rural da Amazônia (UFRA), instituição que moldou minha trajetória acadêmica e me proporcionou as ferramentas necessárias para me tornar o profissional que sou hoje.

Aos queridos Stella Menezes (in memoriam) e Enok Miranda (in memoriam), cujas memórias e ensinamentos permanecem vivos em meu coração.

Por fim, a todos que, direta ou indiretamente, contribuíram para esta conquista. Que este trabalho não seja apenas um fim, mas o início de novas realizações em prol da ciência, da agricultura e da sociedade.

RESUMO

Este estudo avaliou as alterações no metabolismo do nitrogênio em dois híbridos de palma de óleo (BRS Manicoré e Tenera) submetidos ao estresse salino. O experimento foi conduzido em casa de vegetação, com plantas expostas a concentrações crescentes de NaCl (até 400 mmol L⁻¹). Foram analisados o status hídrico das plantas (potencial hídrico foliar na antemanhã e manhã e conteúdo relativo de água), atributos do substrato (pH, condutividade elétrica) e compostos nitrogenados e osmorreguladores (nitrato, amônio, aminoácidos totais, prolina, glicina betaina, proteínas solúveis, carboidratos). Os resultados demonstraram que o estresse salino reduziu significativamente o potencial hídrico foliar na antemanhã e manhã nas plantas salinizadas de ambos os híbridos, mas sem redução no conteúdo relativo de água, cuja média geral foi em torno de 87% considerando todos os tratamentos, indicando ajustamento osmótico. Em relação ao controle, ambos os híbridos acumularam duas vezes mais aminoácidos totais e prolina sob salinidade. O Tenera destacou-se pelo maior acúmulo de nitrato (+20%) e glicina betaina (+22%), enquanto o Manicoré elevou proteínas solúveis totais (+125%) e sacarose (+7%). Conclui-se que os híbridos empregaram estratégias metabólicas distintas: o Tenera prioriza osmólitos orgânicos (prolina, glicina betaina) para ajustamento osmótico rápido, e o Manicoré investe em estabilidade proteica e carboidratos para tolerância ao estresse. Essas diferenças genotípicas oferecem subsídios para seleção de híbridos tolerantes à salinidade na palma de óleo.

Palavras-chave: Estresse salino; Osmorregulação; Ajustamento osmótico; Compostos nitrogenados.

ABSTRACT

This study evaluated the changes in nitrogen metabolism in two oil palm hybrids (BRS Manicoré and Tenera) subjected to saline stress. The experiment was conducted in a greenhouse, with plants exposed to increasing concentrations of NaCl (up to 400 mmol L⁻¹). The plant water status (predawn and morning leaf water potential and relative water content), substrate attributes (pH, electrical conductivity), and nitrogenous and osmoregulatory compounds (nitrate, ammonium, total amino acids, proline, glycine betaine, soluble proteins, carbohydrates) were analyzed. The results demonstrated that saline stress significantly reduced the predawn and morning leaf water potential in the salinized plants of both hybrids, but without a reduction in the relative water content, whose general average was around 87% considering all treatments, indicating osmotic adjustment. In relation to the control, both hybrids accumulated two times more total amino acids and proline under salinity. The Tenera hybrid stood out for its greater accumulation of nitrate (+20%) and glycine betaine (+22%), while the Manicoré hybrid elevated total soluble proteins (+125%) and sucrose (+7%). It is concluded that the hybrids employed distinct metabolic strategies: Tenera prioritizes organic osmolytes (proline, glycine betaine) for rapid osmotic adjustment, and Manicoré invests in protein stability and carbohydrates for stress tolerance. These genotypic differences provide support for the selection of salinity-tolerant hybrids in oil palm.

Keywords: nitrogen metabolism, osmoregulation, osmotic adjustment, salt stress

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Descrição dos tratamentos utilizados no experimento.....	31
Tabela 2 - Teste F para os efeitos isolados dos híbridos (H), das condições de salinidade do substrato (S) e das interações híbridos x substrato (H x S).....	37
Tabela 3 - pH e condutividade elétrica (CE) dos substratos não salinizados (Controle) e salinizados (Sal) no dia da avaliação comparativa dos tratamentos.....	38

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1 - Alterações no potencial hídrico foliar na antemanhã (Ψ_{am}) em A, B - potencial hídrico foliar na manhã (Ψ_m) e em C - conteúdo relativo de água (CRA) em dois híbridos de palma de óleo (Manicoré e Tenera) na ausência (Controle) e presença de cloreto de sódio (NaCl) no substrato	39
Figura 2 - Alterações nos teores foliares de nitrato (NO_3^-), amônio (NH_4^+) e compostos orgânicos em dois híbridos de palma de óleo (Manicoré e Tenera) na ausência (Controle) e presença de NaCl (Sal) no substrato	40
Figura 3 - Alterações nos teores foliares proteínas solúveis totais (PST) em dois híbridos de palma de óleo (Manicoré e Tenera) na ausência (Controle) e presença de NaCl (Sal) no substrato	41
Figura 4 - Alterações nos teores foliares de carboidratos solúveis totais (CST) e sacarose em dois híbridos de palma de óleo (Manicoré e Tenera) na ausência (Controle) e presença de NaCl (Sal) no substrato.....	42

LISTA DE ABREVIASÕES

- AAT: Aminoácidos totais
CE: Condutividade elétrica
CRA: Conteúdo relativo de água
CST: Carboidratos solúveis totais
GB: Glicina betaína
GOGAT: Glutamato sintase
GS: Glutamina sintetase
MF: Massa fresca
MS: Massa seca
MT: Massa turgida
PST: Proteínas solúveis totais
rpm: Rotações por minuto
 Ψ_{am} : Potencial hídrico foliar na antemanhã
 Ψ_m : Potencial hídrico foliar na manhã
 Ψ_{Solo} : Potencial hídrico do solo

SUMÁRIO

1.1. CONTEXTUALIZAÇÃO.....	12
1.2. REVISÃO DE LITERATURA.....	14
1.2.1. Palma de óleo.....	14
1.2.2. Salinidade dos solos.....	15
1.2.3. Importância do metabolismo do nitrogênio em plantas	16
1.2.4. Respostas de plantas ao estresse salino	17
1.2.5. Alterações no metabolismo do nitrogênio em plantas sob estresse salino	19
REFERÊNCIAS	20
2. INFLUÊNCIA DA SALINIDADE NO METABOLISMO DO NITROGÊNIO EM HÍBRIDOS DE PALMA DE ÓLEO (<i>Elaeis guineensis</i>)	28
2.1. INTRODUÇÃO.....	28
2.2. MATERIAL E MÉTODOS	30
2.2.1. Material vegetal e delineamento experimental	30
2.2.2. Indução dos tratamentos	31
2.2.3. Avaliação do status hídrico	32
2.2.4. Condutividade elétrica (CE) e pH dos substratos	33
2.2.5. Análises bioquímicas	33
2.2.5.1. Nitrato	33
2.2.5.2. Amônio (NH_4^+), aminoácidos totais, prolina e carboidratos solúveis totais	34
2.2.5.3. Glicina Betaína	35
2.2.5.4. Proteínas solúveis totais.....	35
2.2.5.5. Sacarose	36
2.2.6. Análises estatísticas	36
3. RESULTADOS.....	36
3.1. Significância Estatística: <i>Teste f</i>.....	36
3.2. Alterações no pH e condutividade elétrica do substrato	38

3.3.	Status hídrico do substrato e das plantas	38
3.4.	Concentrações de solutos nitrogenados, inorgânicos e orgânicos, relacionados ao ajustamento osmótico e teores foliares de proteínas solúveis totais.	39
3.5.	Concentrações de carboidratos, relacionados ao ajustamento osmótico.	42
4.	DISCUSSÃO	42
4.1.	Status hídrico do solo e das plantas.	42
4.2.	Concentrações de solutos nitrogenados, inorgânicos e orgânicos, relacionados ao ajustamento osmótico	44
4.3.	Concentrações de carboidratos, relacionados ao ajustamento osmótico.	46
5.	CONCLUSÃO	47
	REFERÊNCIAS	48

1.1. CONTEXTUALIZAÇÃO

A palma de óleo (*Elaeis guineensis* Jacq.), palmeira perene da família Arecaceae, é originária da África Ocidental tropical, estendendo-se do Golfo da Guiné até Angola. Historicamente, desempenhou um papel crucial nas culturas e economias locais, fornecendo óleo para alimentação, combustível e rituais (BASIRON, 2007; CORLEY & TINKER, 2016). Atualmente, a palma de óleo é uma das oleaginosas mais cultivadas globalmente, liderando a produção e exportação mundial de óleos vegetais devido à sua alta produtividade e à qualidade do óleo (VILLELA et al., 2014).

Essa importância econômica impulsionou uma significativa expansão das plantações, especialmente no Sudeste Asiático, a principal região produtora. Contudo, essa expansão frequentemente está associada ao desmatamento e a conflitos sociais em importantes países produtores (BENEZOLI et al., 2021; BRANDÃO & SCHONEVELD, 2015). No Brasil, o cultivo concentra-se nos estados do Pará e Bahia, onde o Pará, principal produtor nacional, a área cultivada cresceu mais de 180% entre 2014 e 2024 (IBGE, 2024). Essa expansão tem potencial para influenciar o desenvolvimento regional, particularmente através da integração de agricultores familiares na cadeia produtiva (VILLELA et al., 2014; BENAMI et al., 2018; NAHUM et al., 2020).

Para sustentar altas produtividades e a viabilidade econômica, o cultivo da palma de óleo demanda manejo intensivo, especialmente em relação à nutrição, sendo uma cultura exigente em nitrogênio (N), fósforo (P), potássio (K) e magnésio (Mg). O nitrogênio, especificamente, é um macronutriente essencial, absorvido do solo predominantemente como amônio (NH_4^+), forma comum na Amazônia devido as condições ambientais locais, e nitrato (NO_3^-). Ele é assimilado e transportado na planta como aminoácidos e amidas, sendo fundamental para diversas rotas metabólicas, incluindo a síntese de proteínas e ácidos nucleicos (DAVIDSON et al., 2007; DUFRENE & HORWITZ, 2000; JOURDAN & REY, 2012). A deficiência de nitrogênio causa clorose foliar generalizada pela redução na síntese de clorofila, diminuindo a fotossíntese e comprometendo o crescimento, desenvolvimento e, consequentemente, a produção (EPSTEIN & BLOOM, 2005; MARSCHNER, 2011; TAIZ & ZEIGER, 2015). Por isso, a adubação nitrogenada, seja com materiais orgânicos ou fertilizantes químicos, é uma prática essencial, planejada com base nas características do solo, fase da cultura e análises nutricionais (EMBRAPA, 2020).

Entretanto, o próprio manejo intensivo, aliado a certas condições ambientais, pode gerar desafios. Um problema significativo é o estresse salino, que pode ocorrer em solos de regiões

costeiras, áreas com altas precipitações ou sob irrigação, especialmente onde a drenagem é inadequada, levando à concentração de sais na superfície ou no perfil do solo (RICHARDS, 1954; BORGES et al., 2016; FRANCO & ZIMPEL, 2020; SANTOS et al., 2022). Além disso, o uso intensivo de fertilizantes com alta concentração de sais solúveis (cloreto, nitratos, sulfatos) pode aumentar a condutividade elétrica do solo, exacerbando o problema (MARSCHNER, 2011).

O estresse salino afeta adversamente o crescimento, desenvolvimento e produtividade da palma de óleo, interferindo diretamente no metabolismo do nitrogênio. A salinidade prejudica a capacidade das raízes de absorver e transportar nutrientes, causa desequilíbrios iônicos e estresse osmótico (MUNNS & TESTER, 2008). Especificamente, a absorção de nitrato (NO_3^-) e amônio (NH_4^+) é comprometida pela competição com íons como cloreto (Cl^-) e sódio (Na^+), que são tóxicos em altas concentrações (GRATTAN & GRIEVE, 1999).

As respostas das plantas ao estresse salino variam entre espécies e até mesmo entre variedades ou cultivares. Estudos com trigo (*Triticum aestivum*) e tomate (*Solanum lycopersicum*) mostraram que materiais tolerantes à salinidade conseguem manter maior atividade da enzima nitrato redutase e maior eficiência na assimilação de nitrogênio em comparação com as sensíveis (ZHANG & BLUMWALD, 2001; ARFAN et al., 2007). Isso sugere que a seleção de variedades ou híbridos mais tolerantes à salinidade e eficientes no uso de nitrogênio é uma estratégia promissora para mitigar os impactos negativos da salinidade na agricultura (JULKOWSKA & TESTERINK, 2015; MUNNS & GILLIHAM, 2015).

Nesse contexto, a comparação entre diferentes híbridos de palma de óleo torna-se crucial para identificar aqueles mais adaptados a ambientes salinos. Portanto, este trabalho objetiva comparar as respostas fisiológicas e bioquímicas associadas ao metabolismo do nitrogênio em dois híbridos de palma de óleo submetidos ao estresse salino, avaliando parâmetros como potencial hídrico, acúmulo de metabólitos nitrogenados e inferir a atividade de enzimas chave desse metabolismo, visando contribuir para a seleção de materiais mais resilientes e sustentáveis para áreas com problemas de salinidade.

1.2. REVISÃO DE LITERATURA

1.2.1. Palma de óleo

A palma de óleo (*Elaeis guineensis* Jacq.), também conhecida como dendezeiro, é uma das culturas mais importantes para a produção de óleo vegetal no mundo. Originária da África Ocidental, a palma de óleo se adaptou a diversas regiões tropicais, incluindo o Brasil, onde é amplamente cultivada no estado do Pará (IBGE, 2023).

A palma de óleo é uma cultura perene, com um ciclo de exploração de aproximadamente 25 anos, com a primeira colheita ocorrendo cerca de três a quatro anos após o plantio. A produção de óleo atinge o pico entre sete e 18 anos de idade da planta. Durante esse período, a planta proporciona boa cobertura do solo, ajudando a prevenir a erosão, especialmente em climas tropicais com chuvas torrenciais. A produtividade da cultura depende de vários fatores, incluindo o tipo de solo, as condições climáticas, o material vegetal e as práticas de manejo, a alta produtividade e versatilidade de uso. Os híbridos Tenera e Manicoré têm ganhado destaque devido às suas características agronômicas superiores e potencial de sustentabilidade em relação aos cultivares utilizados anteriormente (SILVA et al., 2016; CAMPELO et al., 2017; SERGIEIEVA, 2022; GRUPO BBF, 2024).

No cultivo da palma de óleo, os híbridos contribuem significativamente para a sustentabilidade da cultura, uma vez que combinam alta produtividade à resistência a doenças e adaptação a diferentes condições edafoclimáticas. O híbrido Tenera é o resultado do cruzamento intraespecífico entre as variedades dura e pisífera, é amplamente cultivado devido à sua alta produtividade de óleo, a qual é atribuída à espessa camada de mesocarpo (CORLEY & TINKER, 2016). Isso corresponde a um rendimento de óleo superior em até 30% em comparação à outras variedades de palma de óleo (SINGH et al., 2013). Além dessa maior produtividade, os híbridos apresentam, em geral, uma maior resistência às doenças comuns à cultura da palma de óleo (KUSHAIRI et al., 2017).

O híbrido BRS Manicoré, por sua vez, é um cruzamento interespecífico entre *Elaeis oleifera*, também denominado caiaué, e *Elaeis guineensis*. Apresenta menor porte, o que facilita o manejo e a colheita dos cachos, e uma alta taxa de rendimento de óleo, embora sua produtividade dependa de técnicas de polinização assistida (COSME et al., 2015; BORGES et al., 2016).

1.2.2. Salinidade dos solos

A salinização do solo é um problema crescente em diversas regiões do mundo, resultante da acumulação de sais solúveis na camada superficial do solo que afeta a produtividade agrícola e a saúde dos ecossistemas (SHRIVASTAVA & KUMAR, 2015). As causas desse fenômeno estão associadas a processos naturais e às atividades humanas, como práticas inadequadas de irrigação, o desmatamento, uso excessivo de fertilizantes e resíduos industriais os quais contribuem para a salinização do solo (QADIR et al., 2007; MUNNS & TESTER, 2008; RENGASAMY, 2010; SHAHID et al., 2018).

A salinidade dos solos é um desafio para a sustentabilidade agrícola e ambiental e, por esse motivo, entender esse processo é fundamental para desenvolver estratégias eficazes de mitigação e manejo dos sais no solo, principalmente nas lavouras permanentes (JESUS & BORGES, 2020; VERDE, 2021; CHERLINKA, 2023; MELO, 2024).

Os efeitos da salinidade no solo e nas plantas são variados. As altas concentrações de sais no solo podem alterar a composição microbiana do solo, prejudicar a absorção de água e nutrientes pelas plantas, resultando em crescimento atrofiado e redução da produtividade (CORDEIRO, 2001). Em casos graves, a salinização pode tornar o solo impróprio para uso, levando à degradação da terra e perda de áreas agrícolas (PEDROTTI et al., 2015).

A classificação dos solos salinos baseia-se em parâmetros como a condutividade elétrica do extrato do solo saturado (CE), que mede a concentração de sais e percentagem de sódio trocável (PST) (RICHARDS, 1954). Um solo é considerado salino quando apresenta $CE > 4,0 \text{ mS cm}^{-1}$ e $PST < 15\%$. (CARVALHO et al., 2022).

No Brasil, cerca de 2% do território brasileiro apresenta problemas de salinidade (AMARAL et al., 1999), algumas regiões apresentam esta característica de salinidade tais como em regiões costeiras de influência marinha (praia e dunas) e de influência fluviomarinha (manguezais), bem como algumas regiões do semiárido (caatinga) no nordeste do país e no Pantanal (YOSHIOKA & LIMA, 2018).

Dessa forma, diversas estratégias têm sido desenvolvidas para mitigar os efeitos da salinidade no solo, tais como planejamento correto da irrigação, o que pode ajudar a reduzir o acúmulo de sais no solo; melhorias na drenagem do solo para evitar o encharcamento e o acúmulo de sais na zona radicular, e o uso adequado de corretivos para ajudar a deslocar os sais do perfil do solo, melhorando sua estrutura e fertilidade (WILLADINO & CAMARA, 2010). Além disso, a rotação de culturas e o uso de plantas tolerantes ao sal são práticas recomendadas para manter a produtividade agrícola em solos salinos (OLIVEIRA et al., 2010).

1.2.3. Importância do metabolismo do nitrogênio em plantas

O metabolismo do nitrogênio é um processo central no ciclo de vida das plantas, influenciando diretamente seu crescimento, desenvolvimento e produtividade (TAIZ & ZEIGER, 2015). O nitrogênio é um componente crucial de aminoácidos, proteínas, ácidos nucleicos e clorofila, sendo vital para a fotossíntese e outros processos metabólicos (MARSCHNER, 2011). Entretanto, o nitrogênio necessita ser assimilado pelas plantas em formas reativas, como amônio (NH_4^+) e nitrato (NO_3^-), o que implica em uma série de complexas reações bioquímicas. A eficiência com que diferentes espécies vegetais realizam esse metabolismo tem implicações diretas na agricultura, especialmente em culturas de alto rendimento como a palma de óleo (EPSTEIN & BLOOM, 2005).

O metabolismo do nitrogênio nas palmeiras, especialmente na palma de óleo, é notável por seu sistema eficiente de absorção e assimilação, crucial em ambientes tropicais onde os nutrientes podem ser escassos. A palma de óleo se destaca por sua capacidade de reciclar internamente o nitrogênio, permitindo manter altos níveis de produtividade mesmo em condições de baixa disponibilidade de nutrientes (HIREL et al., 2007; MASCLAUX-DAUBRESSE et al., 2010; FOSTER et al., 2014; BACHIEGA et al., 2020).

Essa eficiência é vital não apenas para a produtividade, mas também para a sustentabilidade das plantações. Estudos indicam que a otimização da assimilação de nitrogênio é fundamental para a produção enquanto se minimizam os impactos ambientais associados ao uso de fertilizantes (XU, 2024). Assim, compreender os mecanismos moleculares e fisiológicos envolvidos nesse processo é fundamental para melhorar práticas agrícolas e promover a sustentabilidade no cultivo da palma de óleo (MURPHY, 2014; CORLEY & TINKER, 2016; GOH et al., 2016; HENSON & CHANG, 2019).

A cultura da palma de óleo requer adubação nitrogenada para suprir sua demanda nutricional, além apresentar resposta ao aumento de produtividade a partir da quantidade de adubação aplicada (VIÉGAS, 2000).

A utilização frequente de adubos no cultivo de dendê (*Elaeis guineensis*) estabelece uma relação complexa com a sustentabilidade ambiental devido aos impactos associados ao uso excessivo de fertilizantes. Pois o uso excessivo ou inadequado desse insumo pode, por exemplo, levar à contaminação de corpos hídricos, levando a eutrofização e perda de biodiversidade (SAVCI, 2012). Por outro lado, a prática de adubação precisa, baseada em análises de solo, pode otimizar a absorção de nutrientes, reduzir perdas por lixiviação e volatilização, e aumentar

a produtividade em áreas já cultivadas, diminuindo a pressão por expansão em novas áreas (GOH & HÄRDTER, 2003; SCHRÖDER et al., 2004; LUSKIN & POTTS, 2011).

1.2.4. Respostas de plantas ao estresse salino

Plantas submetidas à alta salinidade frequentemente exibem mudanças na estrutura celular e alterações morfológicas, incluindo a redução do crescimento radicular e da parte aérea. As raízes tendem a se tornarem mais curtas e espessas, enquanto as folhas podem apresentar cloroses e necroses (ACOSTA-MOTOS et al., 2017). Estudos mostram que essas mudanças são uma resposta adaptativa para minimizar a absorção de íons tóxicos e conservar água nos tecidos (ZHU, 2001). Além disso, a salinidade pode induzir a formação de estruturas especializadas, como tricomas e glândulas de sal que ajudam na excreção de sais (RITTER et al., 2020; VENÂNCIO et al., 2021).

A salinidade pode levar a uma redução do diâmetro dos vasos nas raízes, o que seria uma adaptação morfológica para minimizar a perda de água. Em espécies halófitas, como *Suaeda maritima*, a presença de osmólitos nas células foliares ajudam a manter a turgidez celular e a funcionalidade fotossintética mesmo em condições de alta salinidade (FLOWERS et al., 2010). Em contraste, plantas glicófitas, que são menos tolerantes ao sal, apresentam uma redução na área foliar e no crescimento radicular como uma estratégia para reduzir a absorção de íons tóxicos (WILLADINO & CAMARA, 2010). Em plantas de sabiá (*Mimosa caesalpiniifolia*), a salinidade elevada resultou em uma diminuição significativa na altura das plantas, evidenciando o impacto negativo do estresse salino no crescimento vegetativo (SILVA et al., 2009).

Especialmente nas membranas celulares e nos cloroplastos, estudos demonstraram que a salinidade pode causar danos significativos às membranas dos tilacóides nos cloroplastos, resultando em uma redução na eficiência fotossintética, além do comprimento e a densidade das raízes tendem a diminuir em plantas expostas ao sal, devido à menor disponibilidade de água e ao acúmulo de íons tóxicos. Esse acúmulo de íons nas células pode levar à desorganização estrutural, afetando a integridade das membranas celulares (ESTEVES & SUZUKI, 2008; MARCONDES & GARCIA, 2009;).

O estresse salino também pode afetar a germinação e o crescimento inicial das plantas, onde a exposição às altas concentrações de íons no substrato resultam em uma germinação reduzida e em um crescimento inicial comprometido (HASEGAWA et al, 2000). Em relação ao aspecto reprodutivo, o estresse salino também impacta diretamente a morfologia das flores, frutos e sementes. Estudos demonstram que em muitas plantas, a produção de flores e frutos é

significativamente reduzida sob condições salinas, devido à redução da energia disponível para processos reprodutivos, já que a planta precisa alocar mais recursos para mecanismos de defesa e manutenção, onde a salinidade prejudica a fertilidade das flores e a qualidade das sementes em várias culturas (MUNNS et al., 2016).

Em relação aos frutos de muitas espécies formados em condições salinas, tem-se observado que eles têm menores tamanhos e apresentam sementes menos viáveis em relação aos frutos produzidos pelas plantas não salinizadas (ZHU, 2001). Algumas plantas, desenvolvem mecanismos naturais para tolerar altos níveis de salinidade no solo, como a compartimentação de íons tóxicos nos vacúolos e a síntese de osmólitos. Além de, possibilitar modificações genéticas para o desenvolvimento de plantas com genes que conferem maior resistência ao estresse salino, abrindo novas perspectivas (FLOWERS & COLMER, 2008; ROY et al., 2014; HAMAMOTO et al., 2015).

As plantas submetidas ao estresse salino passam por uma série de alterações fisiológicas e adaptativas para sobreviver e se desenvolver nessas condições adversas. O excesso de sais no solo, afeta diretamente o potencial hídrico do solo, dificultando a absorção de água pelas raízes. Essa redução no potencial hídrico pode levar ao estresse hídrico, mesmo que haja água disponível no solo, comprometendo o crescimento e o metabolismo da planta (MUNNS & TESTER, 2008). Além disso, a acumulação de íons tóxicos, como sódio (Na^+) e cloro (Cl^-), no interior das células vegetais pode interferir no funcionamento de enzimas e na integridade das membranas celulares, causando desequilíbrios iônicos e prejudicando processos metabólicos essenciais (HASEGAWA et al., 2000).

Para lidar com a toxicidade iônica, as plantas desenvolvem mecanismos de adaptação, como a compartimentalização de íons tóxicos no vacúolo, reduzindo sua concentração no citoplasma e minimizando os danos celulares. Esse processo é mediado por transportadores de membrana, como as bombas de prótons e os transportadores de Na^+/H^+ , que ajudam a manter o equilíbrio iônico (BLUMWALD, 2000). Além disso, as plantas podem acumular solutos compatíveis, como prolina, glicina betaina e açúcares, que atuam como osmoprotetores, estabilizando proteínas e membranas celulares sob condições de estresse (ASHRAF & FOOLAD, 2007).

Podem também apresentar alterações morfológicas e anatômicas em resposta ao estresse salino. Por exemplo, o crescimento radicular pode ser inibido, enquanto a alocação de recursos para o desenvolvimento de raízes laterais pode aumentar, permitindo uma maior exploração do solo em busca de água e nutrientes (DEINLEIN et al., 2014). Em nível foliar, a redução na área

foliar e o espessamento da cutícula são comuns, visando minimizar a perda de água por transpiração (PARIDA & DAS, 2005).

Plantas submetidas a estresse salino, frequentemente, ajustam seu potencial osmótico para manter a absorção de água. Este ajuste é alcançado através da acumulação de solutos compatíveis, como prolina e glicina-betaína, que ajudam a manter a turgidez celular sem interferir nas funções metabólicas. (GOMES, 2011; RODRIGUES, 2018).

Nesse contexto, as plantas respondem ao estresse salino por meio de uma combinação de mecanismos fisiológicos, bioquímicos e morfológicos, que visam manter a homeostase celular e garantir a sobrevivência em condições adversas. Essas adaptações incluem a regulação do balanço iônico, a síntese de metabolitos e modificações estruturais que ajudam a reduzir os efeitos negativos do excesso de sais.

1.2.5. Alterações no metabolismo do nitrogênio em plantas sob estresse salino

O estresse salino pode afetar a produtividade das plantas, impactando diretamente processos fisiológicos e bioquímicos cruciais, em especial o metabolismo do nitrogênio. Em ambientes salinos, a disponibilidade de nitrogênio e a eficiência de sua assimilação podem ser significativamente comprometidos, levando a uma redução na síntese de compostos essenciais como aminoácidos e proteínas (FLOWERS, 2004; PARIDA & DAS, 2005; MUNNS & TESTER, 2008). As plantas, ao enfrentarem condições salinas, precisam ajustar seu metabolismo para manter o equilíbrio osmótico e a homeostase iônica, o que frequentemente resulta em alterações na assimilação e utilização do nitrogênio (HASEGAWA et al., 2000; ASHRAF, 2004).

Em palmeiras, o impacto do estresse salino no metabolismo do nitrogênio é uma área de crescente interesse devido à expansão das plantações para regiões costeiras, onde a salinidade do solo pode ser um desafio significativo. Estudos indicam que a palma de óleo apresenta mecanismos adaptativos que permitem certa resiliência ao estresse salino, como a modulação da atividade de enzimas-chave no metabolismo do nitrogênio, como a redutase do nitrato e a glutamina sintetase. Esses ajustes enzimáticos são críticos para a manutenção da eficiência do uso de nitrogênio, mesmo sob condições adversas de salinidade (LEA & AZEVEDO, 2006; KRONZUCKER et al., 2013; CORLEY & TINKER, 2016).

A tolerância ao estresse salino em palmeiras está frequentemente associada à sua capacidade de acumular solutos compatíveis, como prolina e betaína, que ajudam a estabilizar proteínas e membranas celulares, além de contribuir para a osmorregulação. Na palma de óleo, essas respostas são complementadas por modificações na absorção e transporte de nitrogênio,

que são frequentemente regulados por sinais hormonais e de estresse oxidativo. Esses mecanismos são essenciais para mitigar os efeitos negativos da salinidade e garantir a sustentabilidade da produção de óleo em áreas afetadas pelo sal. (HASEGAWA ET AL., 2000; ZHU, 2002; ASHRAF & FOOLAD, 2007; SHABALA & MUNNS, 2012).

Pesquisas têm focado em estratégias de manejo e melhoramento genético para aumentar a tolerância ao estresse salino na palma de óleo, buscando cultivares com maior resiliência e eficiência no uso de nitrogênio em condições salinas. A aplicação de técnicas biotecnológicas, tem potencial para desenvolver plantas que possam prosperar em solos salinos, garantindo a produtividade e a expansão sustentável das plantações. Essas inovações são críticas para enfrentar os desafios da salinização do solo e manter a viabilidade econômica da palma de óleo em um cenário de mudanças climáticas globais (TESTER & DAVENPORT, 2003; FLOWERS et al., 2010; MURPHY, 2014; GOH ET AL., 2016).

REFERÊNCIAS

- ABRAPALMA. Marco legal | ABRAPALMA – Associação Brasileira de Produtores de Óleo de Palma. **Abrapalma.org**, 2015. Disponível em: <https://www.abrapalma.org/pt/marco-legal/>.
- ACOSTA-MOTOS, J. R., ORTUÑO, M. F., BERNAL-VICENTE, A., DIAZ-VIVANCOS, P., SANCHEZ-BLANCO, M. J., & HERNANDEZ, J. A. Plant responses to salt stress: adaptive mechanisms. **Agronomy**, 7(1), 18. 2017.
- ALMEIDA, A.; VIEIRA, I.; FERRAZ, S. (2020). Long-term assessment of oil palm expansion and landscape change in the eastern Brazilian Amazon. **Land Use Policy**, 2020, 90, 104321.
- AMARAL, F.C.S. do; PEREIRA, N. R., et al.. Principais limitações dos solos do Brasil. **EMBRAPA**. <http://www.cnps.embrapa.br/search/pesqs/tema3/tema3.html>.
- ARFAN, M; ATHAR, H. R.; ASHRAF, M. Does exogenous application of salicylic acid through the rooting medium modulate growth and photosynthetic capacity in two differently adapted spring wheat cultivars under salt stress?. **Journal of plant physiology**, 2007, 164.6: 685-694.
- ASHRAF, M. F. M. R., & FOOLAD, M. R. Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. **Environmental and experimental botany**, (2007). 59(2), 206-216.
- ASHRAF, M. P. J. C.; HARRIS, Phil JC. Potential biochemical indicators of salinity tolerance in plants. **Plant science**, 2004, 166.1: 3-16.

- ASHRAF, M. Some Important Physiological Selection Criteria for Salt Tolerance in Plants. **Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**. 2004. 199. 361-376. 10.1078/0367-2530-00165.
- BACHIEGA, Z. et al. Nitrogen use efficiency and its relationship with yield in oil palm crops. **Journal of Agricultural Science**, 2020.
- BASIRON, Y. (2007). Palm oil production through sustainable plantations. **Journal of Oil Palm Research**, 19(1), 1-10.
- BENAMI, E.; CURRAN, L.; COCHRANE, M.; VENTURIERI, A.; FRANCO, R.; KNEIPP, J.; SWARTOS, A. (2018). Oil palm land conversion in Pará, Brazil, from 2006–2014: evaluating the 2010 Brazilian sustainable palm oil production program. **Environmental Research Letters**, 13(3), 034037.
- BENEZOLI, V.; IMBUZEIRO, H.; CUADRA, S.; COLMANETTI, M.; ARAÚJO, A.; STIEGLER, C.; MOTOIKE, S. (2021). Modeling oil palm crop for Brazilian climate conditions. **Agricultural Systems**, 190, 103130.
- BITTENCOURT, C.; SILVA, T.; NETO, J.; VIEIRA, L.; LEÃO, A.; RIBEIRO, J.; ABDELNUR, P.; SOUSA, C.; SOUZA, M. (2022). Insights from a Multi-Omics Integration (MOI) Study in Oil Palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) Response to Abiotic Stresses: Part One—Salinity. **Plants**, 11(13), 1755.
- BLUMWALD, E., AHARON, G. S., & APSE, M. P. (2000). Sodium transport in plant cells. **Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Biomembranes**, 1465(1-2), 140-151.
- BORGES, A. J.; COLLICCHIO, E.; CAMPOS, G. A. A cultura da palma de óleo (*Elaeis guineensis* Jacq.) no Brasil e no mundo: aspectos agronômicos e tecnológicos — uma revisão. **Revista Liberato**, v. 17, n. 27, p. 65-78, 2016.
- BRANDÃO, F.; SCHONEVELD, G. The state of oil palm development in the Brazilian Amazon: Trends, value chain dynamics, and business models (Vol. 198). **CIFOR**. 2015.
- CAMPELO, R. D.; CARDOSO, P. N.; SANTOS, R. R. S.; LOPES, R.; CUNHA, R. N. V.; JUNIOR, R. A. G. Sustentabilidade da cultura. **Coordenação do Simpósio**, 2017.
- CARVALHO, A. K. N., de SOUZA, R. F., & de Oliveira, S. D. S. (2022). Qualidade de águas superficiais e subterrâneas para irrigação em um município do semiárido do estado do Rio Grande do Norte. **Pesquisas em Geociências**, 49(2), e119720-e119720.
- CHERLINKA, V. Salinização do solo: causas, consequências e prevenção. **EOS Data Analytics**, 26 abr. 2023. Disponível em: <https://eos.com/pt/blog/salinizacao-do-solo/>.
- CORDEIRO, G. G. Salinidade em agricultura irrigada (conceitos básicos e práticos). Petrolina: **Embrapa Semi-Árido**, 2001. 38 p. (Embrapa Semi-Árido. Documentos, 180).
- CÓRDOBA, D.; JUEN, L.; SELFA, T.; PEREDO, A.; MONTAG, L.; SOMBRA, D.; SANTOS, M. Understanding local perceptions of the impacts of large-scale oil palm plantations on ecosystem services in the Brazilian Amazon. **Forest policy and economics**, 2019. 109, 102007.

- CORLEY, R. H. V.; TINKER, P. B. *The Oil Palm*. 5th Edition. **Oxford: Wiley-Blackwell**, 2016.
- COSME, V. D. S.; SILVA, P. A.; RODRIGUES, K.; BASTOS, A.; CUNHA, R.; PINHEIRO, H. Respostas fisiológicas de dois híbridos de palma de óleo ao déficit hídrico prolongado e subsequente recuperação. 2015. **Seminário Anual de Iniciação Científica**.
- DAVIDSON, E. A. et al. Recuperation of nitrogen cycling in Amazonian forests following agricultural abandonment. **Nature**, v. 447, n. 7147, p. 995–998, 1 jun. 2007.
- DEINLEIN, U. et al. Plant salt-tolerance mechanisms. **Trends in Plant Science**, v. 19, n. 6, p. 371–379, 18 mar. 2014.
- DUFRENE, E.; HORWITZ, W. Nitrogen nutrition of oil palm. **Better Crops International**, v. 14, n. 2, p. 6-9, 2000.
- EMBRAPA. Recomendações de calagem e adubação para o estado do Pará. Brasília, DF: **Embrapa**, 2020. Available at: <https://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/handle/doc/1125022>.
- EPSTEIN, E.; BLOOM, A. J. *Mineral Nutrition of Plants: Principles and Perspectives*. Sunderland: **Sinauer Associates**, 2005.
- ESTEVES, B. S.; SUZUKI, M. S. Efeito da salinidade sobre as plantas. **Oecologia Brasiliensis**, v. 12, n. 4, p. 6, 2008.
- FLOWERS, T. J., Improving crop salt tolerance, **Journal of Experimental Botany**, Volume 55, Issue 396, 1 February 2004, Pages 307–319, <https://doi.org/10.1093/jxb/erh003>.
- FLOWERS, T. J.; COLMER, T. D. Plant salt tolerance: adaptations in halophytes. **Annals of Botany**, v. 115, n. 3, p. 327-331, 2018.
- FLOWERS, T. J.; GALAL, H. K.; BROMHAM, L. Evolution of halophytes: multiple origins of salt tolerance in land plants. **Functional Plant Biology**, v. 42, n. 5, p. 391-412, 2010.
- FOSTER, H. L. et al. Nitrogen dynamics in tropical oil palm plantations. **Agronomy for Sustainable Development**, 2014.
- FRANCO, V. S. F.; ZIMPEL, J. Projeto Macaúba – Introdução de sistema silvipastoril inovador no cerrado brasileiro para a produção de óleos vegetais sustentáveis. **CEPAL-Big Push para a Sustentabilidade**, 2020.
- GOH, K. J. et al. Managing nutrient for efficient oil palm production. In: **International Planters Conference**, 2016.
- GOH, K. J.; HÄRDTER, R. *General Oil Palm Nutrition*. In: Fairhurst & Hardter (Eds.), *Oil Palm: Management for Large and Sustainable Yields*. **Potash & Phosphate Institute**, 2003.
- GOMES, Krishna R. et al. Respostas de crescimento e fisiologia do milho submetido a estresse salino com diferentes espaçamentos de cultivo. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 15, p. 365-370, 2011.

GRUPO BBF. Da semente ao megawatt: o ciclo sustentável da palma de óleo - Grupo BBF. **Grupo BBF**, 15 abr. 2024. Disponível em: <https://www.grupobbf.com.br/blog/da-semente-ao-megawatt-o-ciclo-sustentavel-da-palma-de-oleo/>.

HAMAMOTO, S.; HORIE, T.; HAUSER, F.; DEINLEIN, U.; SCHROEDER, J. I.; UOZUMI, N. HKT transporters mediate salt stress resistance in plants: from structure and function to the field. **Current Opinion in Biotechnology**, v. 32, p. 113-120, 2015.

HARMON, X., BOYER, C. N., GWATHMEY, C. O., LARSON, J. A., & ROBERTS, R. K. Selecting cotton yield response function to estimate profit-maximizing potassium fertilization rates for cotton production in Tennessee. **Journal of Plant Nutrition**, 40(11), 1547–1556. (2017). <https://doi.org/10.1080/01904167.2016.1263321>

HASEGAWA, P. M.; BRESSAN, R. A.; ZHU, J. K.; BOHNERT, H. J. Plant cellular and molecular responses to high salinity. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 51, p. 463-499, 2000. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.51.1.463>.

HENSON, I. E.; CHANG, K. C. Photosynthesis, and nitrogen relations in oil palm. **Plantations, Recherche, Développement**, 2019.

HIREL, B. et al. The contribution of molecular biology to understanding and improving nitrogen use efficiency in crops. **Journal of Experimental Botany**, v. 58, n. 9, p. 2369-2387, 2007.

IBGE. Produção de Dendê. Produção Agropecuária | Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística - **IBGE**. 2025 Disponível em: <<https://www.ibge.gov.br/explica/producao-agropecuaria/dende/br>>.

IBGE. Sistema IBGE de Recuperação Automática - **SIDRA**. Disponível em: <<https://sidra.ibge.gov.br/pesquisa/pam/tabelas>>.

JESUS, J.; BORGES, M. T. Salinização de solos em Portugal. **Revista de Ciência Elementar**, v. 8, n. 3, 2020.

JOURDAN, C.; REY, H. Diagnosis of oil palm nutritional status: A review of approaches. **Journal of Oil Palm Research**, v. 24, n. 1, p. 10-26, 2012.

JULKOWSKA, M. M., & TESTERINK, C. (2015). Tuning plant signaling and growth to survive salt. *Trends in plant science*, 20(9), 586-594.

KRONZUCKER, H. J., Coskun, D., Schulze, L. M., Wong, J. R., & Britto, D. T. (2013). Sodium as nutrient and toxicant. **Plant and soil**, 369, 1-23.

KUSHAIRI, A., SINGH, R., ONG-ABDULLAH, M., & NOH, A. (2018). Oil palm economic performance in Malaysia and R&D progress in 2017. **Journal of Oil Palm Research**, 30(2), 163-195.

LEA, P. J., & AZEVEDO, R. A. D. (2006). Nitrogen use efficiency. 1. Uptake of nitrogen from the soil. **Annals of applied biology**, 149(3), 243-247.

- LUSKIN, M. S.; POTTS, M. D. Microclimate and habitat heterogeneity through the oil palm lifecycle. *Basic and Applied Ecology*, v. 12, n. 6, p. 540-551, 2011.
- MANSOUR, M. Nitrogen Containing Compounds and Adaptation of Plants to Salinity Stress. *Biologia Plantarum* 43, 491–500 (2000). <https://doi.org/10.1023/A:1002873531707>
- MARCONDES, J.; GARCIA, A. B. Aspectos citomorfológicos do estresse salino em plântulas de arroz (*Oryza sativa* L.). *Arquivos do Instituto Biológico*, v. 76, n. 2, p. 187-194, 2009.
- MARSCHNER, H. Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants. 3. ed. **London: Academic Press**, 2011.
- MASCLAUX-DAUBRESSE, C. et al. Nitrogen uptake, assimilation and remobilization in plants: challenges for sustainable and productive agriculture. *Annals of Botany*, v. 105, n. 7, p. 1141-1157, 2010.
- MELO, G. M. D.; CUNHA, P. C. D.; PEREIRA, J. A. F.; WILLADINO, L.; ULISSES, C. Alterações anatômicas em folhas e raízes de *Jatropha curcas* L. cultivadas sob estresse salino. *Revista Ciência Agronômica*, v. 42, p. 670-674, 2011.
- MELO, M. C. D. Potencial do biocarvão na mitigação dos efeitos deletérios da salinização dos solos. 2024. Tese de Graduação – **Universidade Federal do Rio Grande do Norte**.
- MUNNS, R., & GILLIHAM, M. (2015). Salinity tolerance of crops—what is the cost?. *New Phytologist*, 208(3), 668-673.
- MUNNS, R.; JAMES, R. A.; GILLIHAM, M.; FLOWERS, T. J.; COLMER, T. D. Tissue tolerance: an essential but elusive trait for salt-tolerant crops. *Functional Plant Biology*, v. 43, n. 12, p. 1103-1113, 2016.
- MUNNS, R.; TESTER, M. Mechanisms of salinity tolerance. *Annual Review of Plant Biology*, v. 59, p. 651-681, 2008.
- MURPHY, D. J. The future of oil palm as a major global crop: opportunities and challenges. *Journal of Oil Palm Research*, 2014.
- NAHUM, J.; SANTOS, L.; SANTOS, C. FORMATION OF PALM OIL CULTIVATION IN PARA'S AMAZON. *Mercator-Revista de Geografia da UFC*, 19(1). Formação do cultivo de palma na Amazônia do Pará. 2020. DOI: <https://doi.org/10.4215/rm2020.e19007>.
- NEVES, J. S. Embriogênese somática em híbrido interespecífico de palma de óleo (*Elaeis oleifera* x *E. guineensis*) a partir de cultivos embriogênicos em suspensão. **Ribeia.unb.br**. 2024.
- OLIVEIRA JÚNIOR, M. C. M.; OLIVEIRA, R. R. S.; IGAWA, T. K.; COELHO, A.; PINTO, N. S.; HOMMA, A. K. O. Expressão do cultivo da palma de óleo no Pará (1985–2021). **Embrapa**. <https://ainfo.cnptia.embrapa.br/digital/bitstream/doc/1154122/1/ComTec358.pdf>.
- OLIVEIRA, A.; GOMES-FILHO, E.; ENÉAS-FILHO, J. O problema da salinidade na agricultura e as adaptações das plantas ao estresse salino. *Encyclopédia Biosfera*, v. 6, n. 11, 2010.

- PARIDA, A. K.; DAS, A. B. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, v. 60, n. 3, p. 324-349, 2005.
- PEDROTTI, A.; CHAGAS, R. M.; RAMOS, V. C.; PRATA, A. D. N.; LUCAS, A. A. T.; SANTOS, P. D. Causas e consequências do processo de salinização dos solos. **Revista Eletrônica em Gestão, Educação e Tecnologia Ambiental**, v. 19, n. 2, p. 1308-1324, 2015.
- QADIR, M., OSTER, J. D., SCHUBERT, S., NOBLE, A. D., & SAHRAWAT, K. L. Phytoremediation of sodic and saline-sodic soils. **Advances in agronomy**, 96, 197-247. (2007).
- RENGASAMY, P. Soil processes affecting crop production in salt-affected soils. **Functional Plant Biology**, 2010, 37.7: 613-620.
- RICHARDS, L. A. Diagnosis and Improvement of. Saline and Alkali Soils. **Handbook**. 1954. 60, 129-134.
- RITTER, C., VARNES, L. S., ROSSATTO, T., AULER, P. A., AMARAL, M. N. D., & BRAGA, E. J. B. Mecanismos fisiológicos envolvidos na tolerância à salinidade em plantas de Alternanthera marítima. **Universidade Federal de Pelota**. (2020).
- ROCHA, M. G. da; CASTRO, A. M. G. de. Fatores limitantes à expansão dos sistemas produtivos de palma na Amazônia. Brasília, DF: **Embrapa**, 2012. 185 p. (Embrapa. Departamento de Transferência e Tecnologia. Texto para discussão, 43).
- RODRIGUES, Angélica Lino. Respostas fisiológicas e estruturais em plantas submetidas a estresse hídrico recorrente em diferentes condições de luz. **Universidade Estadual Paulista “Júlio De Mesquita Filho”**. 2018.
- ROY, S. J.; NEGRÃO, S.; TESTER, M. Salt resistant crop plants. **Current Opinion in Biotechnology**, v. 26, p. 115-124, 2014.
- SALGADO, F.; SILVA, T.; VIEIRA, L.; SILVA, V.; LEÃO, A.; COSTA, M.; TOGAWA, R.; SOUSA, C.; GRYNBERG, P.; SOUZA, M. The early response of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) plants to water deprivation: Expression analysis of miRNAs and their putative target genes, and similarities with the response to salinity stress. **Frontiers in Plant Science**, v. 13, 2022. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.970113>.
- SANTOS, A. C.; ANJOS, S. S. N.; BRAGA, M.; VIANA, N. M.; SOARES, I. P. Aplicação industrial de óleos vegetais em biocombustível: um estudo prospectivo e análise de sinais para apontar tendências de mercado. **Cadernos de Ciência & Tecnologia**, v. 39, n. 2, p. 26995–26995, 2022. DOI: <https://doi.org/10.35977/0104-1096.cct2022.v39.26995>.
- SAVCI, S. Investigation of Effect of Chemical Fertilizers on Environment. **APCBEE Procedia**, v. 1, p. 287-292, 2012.
- SCHRÖDER, J. J. et al. The effect of nutrient losses from agriculture on ground and surface water quality. **Environmental Pollution**, v. 129, n. 1, p. 1-7, 2004.
- SERGIEIEVA, K. Cultivo de palma de óleo: produção e gestão. **EOS Data Analytics**, 14 jan. 2022. Disponível em: <https://eos.com/pt/blog/cultivo-de-palma-de-oleo/>.

- SHABALA, S., & MUNNS, R. Salinity stress: physiological constraints and adaptive mechanisms. In *Plant stress physiology* (pp. 24-63). Wallingford UK: Cabi. (2017).
- SHAHID, S. A., ZAMAN, M., & HENG, L. Soil salinity: Historical perspectives and a world overview of the problem. **Guideline for salinity assessment, mitigation and adaptation using nuclear and related techniques**, 43-53. 2018.
- SHRIVASTAVA, P., & KUMAR, R. (2015). "Soil salinity: A serious environmental issue and plant growth promoting bacteria as one of the tools for its alleviation." **Saudi Journal of Biological Sciences**, 22(2), 123-131. DOI: 10.1016/j.sjbs.2014.12.001.
- SILVA, M. D. S.; RODRIGUES, M.; da ROCHA, R. N. C.; CRAVO, M. D. S.; CORDEIRO, A.; BOARI, A. D. J.; GOMES JUNIOR, R. A. Cultivo intercalar de culturas alimentares com palma de óleo na fase pré-produtiva. 2016. **Embrapa Amazônia Oriental**. Documentos, 422
- SILVA, M. D.; VIÉGAS, R. A.; DANTAS NETO, J.; FARIA, S. A. R. Estresse salino em plantas da espécie florestal sabiá. **Caminhos de Geografia**, v. 10, n. 30, p. 120-127, 2009.
- SINGH, R., ONG-ABDULLAH, M., LOW, E. T. L., MANAF, M. A. A., ROSLI, R., NOOKIAH, R., & SAMBANTHAMURTHI, R. (2013). Oil palm genome sequence reveals divergence of interfertile species in old and new worlds. **Nature**, 500(7462), 335-339.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E. *Plant Physiology and Development*. Sunderland: **Sinauer Associates**, 2015.
- TEIXEIRA, W. F.; FAGAN, E. B.; SOARES, L. A. A. REICHARDT, K. Nitrogen and potassium fertilization on oil palm growth and nutrition in saline soil. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 52, n. 12, p. 1082-1090, 2017.
- TESTER, M., & DAVENPORT, R. (2003). "Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in higher plants." **Annals of Botany**, Volume 91, Issue 5, April 2003, Pages 503–527, DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcg058>
- VENÂNCIO, J. B. - Produção, Morfofisiologia E Qualidade De Cebola Sob Salinidade E Aplicação De Silício Mossoró. **Universidade Federal Rural Do Semi-Árido**. (2021).
- VERDE, S. C. Áreas afetadas e propensas a salinização dos solos e monitoramento da intrusão salina na costa leste da ilha de Santiago – Cabo Verde. **CONTACTO**, v. 7, 2021.
- VIÉGAS, I. de J. M.; BOTELHO, S. M. Nutrição e adubação do dendezeiro. In: VIÉGAS, I. de J.M.; MÜLLER, A.A. (Ed.). *A cultura do dendezeiro na Amazônia brasileira*. Belém, PA: **Embrapa Amazônia Oriental**, 2000. p. 229-273.
- VIEIRA, L.; SILVA, V.; CASARI, R.; CARMONA, P.; SOUSA, C.; JÚNIOR, M. Morphophysiological responses of young oil palm plants to salinity stress. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 55, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1590/s1678-3921.pab2020.v55.01835>.
- VILLELA, A.; JACCOUD, D.; ROSA, L.; FREITAS, M. (2014). Status and prospects of oil palm in the Brazilian Amazon. **Biomass and bioenergy**, 67, 270-278.

- WILLADINO, L.; CAMARA, T. Tolerância das plantas à salinidade: aspectos fisiológicos e bioquímicos. **Enciclopédia Biosfera**, v. 6, n. 11, 2010.
- XU, A., CHEN, Y., WEI, X., EFFAH, Z., LI, L., XIE, J., & ANWAR, S. Does Nitrogen Fertilization Improve Nitrogen-Use Efficiency in Spring Wheat?. **Agronomy**, 2024. 14(9) 2049.
- YOSHIOKA, M. H., & DE LIMA, M. R. (2018). EXPERIMENTOTECA DE SOLOS SALINIDADE DO SOLO. **Departamento de Solos e Engenharia Agrícola da UFPR**. http://portaldoprofessor.mec.gov.br/storage/recursos/10155/salinidade_solo.
- ZHANG, H. X., & BLUMWALD, E. Transgenic salt-tolerant tomato plants accumulate salt in foliage but not in fruit. **Nature biotechnology**, 19(8), 765-768. (2001).
- ZHANG, J. L., & SHI, H. (2013). Physiological and molecular mechanisms of plant salt tolerance. **Photosynthesis research**, 115, 1-22.
- ZHU, J. K. Plant salt tolerance. Trends in **Plant Science**, v. 6, n. 2, p. 66-71, 2001.
- ZHU, J. K. Salt and drought stress signal transduction in plants. **Annual review of plant biology**, 53(1), 247-273. (2002).

2. INFLUÊNCIA DA SALINIDADE NO METABOLISMO DO NITROGÊNIO EM HÍBRIDOS DE PALMA DE ÓLEO (*Elaeis guineensis*)

2.1. INTRODUÇÃO

A palma de óleo (*Elaeis guineensis* Jacq.) é uma das culturas oleaginosas mais importantes do mundo, destacando-se pela alta produtividade de óleo por hectare em comparação com outras culturas oleaginosas (CORLEY & TINKER, 2016). Sua importância econômica está relacionada à qualidade do óleo extraído de seus frutos, que é amplamente utilizado para fins alimentares, industriais e na produção de biocombustíveis (BASIRON, 2007).

A crescente demanda mundial por óleo de palma tem impulsionado a expansão das lavouras para diferentes regiões, principalmente tropicais e subtropicais, onde a salinização dos solos, agravada pelas mudanças climáticas e práticas agrícolas inadequadas, impõe sérias restrições ao crescimento e produtividade da espécie (NEGRÃO, 2017; CHE RADZIAH, 2020; FAO, 2022). Dessa forma, a dendicultura vem enfrentando desafios relacionados a condições ambientais adversas, como o estresse salino, que pode comprometer significativamente o crescimento, desenvolvimento e produtividade das plantas (MUNNS & TESTER, 2008).

O estresse salino é um dos principais fatores abióticos que afetam a agricultura em regiões tropicais e subtropicais, onde a palma de óleo é geralmente cultivada. A salinidade interfere nos processos fisiológicos essenciais, como a fotossíntese, o balanço hídrico e a absorção de nutrientes, além de causar danos às estruturas celulares por meio do acúmulo de íons nas folhas (PARIDA & DAS, 2005; FLOWERS et al., 2010). Tais alterações resultam em desequilíbrio iônico e estresse osmótico, causando danos às células vegetais. Essas respostas ao estresse salino comprometem processos como o metabolismo geral da planta, impactando diretamente sua produtividade (FLOWERS & COLMER, 2008; VIEIRA, 2020; FERREIRA, 2021).

A eficiência do metabolismo do nitrogênio pode alterar significativamente o desenvolvimento das plantas, uma vez que este nutriente é um componente crucial para aminoácidos, ácidos nucleicos, hormônios vegetais e clorofila, influenciando diretamente a fotossíntese, o crescimento vegetativo e a produção de biomassa (MARSCHNER, 2011). Sob condições de estresse salino, a absorção e assimilação do nitrogênio podem ser afetadas, comprometendo a síntese de compostos nitrogenados e, por consequência, o desenvolvimento da planta (ASHRAF & HARRIS, 2004).

A compreensão da resposta do metabolismo do nitrogênio ao estresse salino é crucial para o desenvolvimento de estratégias que visem mitigar os efeitos negativos da salinidade na cultura da palma de óleo. A investigação da regulação de enzimas como redutase do nitrato, redutase nitrito, glutamina sintetase (GS) e glutamato sintase (GOGAT) em híbridos de palma de óleo submetidos à salinidade pode fornecer informações valiosas sobre mecanismos regulatórios e adaptações metabólicas (TAIZ & ZEIGER, 2015).

A cultura da palma de óleo depende de um manejo equilibrado de fertilizantes e água para evitar a salinização do solo, que pode ser agravada pelo uso excessivo de fertilizantes combinado com práticas inadequadas de irrigação ou dependência de precipitação irregular. O acúmulo de sais no solo, decorrente da má lixiviação durante períodos secos ou da irrigação mal dimensionada, pode comprometer a absorção de nutrientes e o desenvolvimento das plantas, afetando diretamente a fotossíntese e a produção de biomassa (FAIRHURST & HÄRDTER, 2003). Além disso, a salinidade interfere no metabolismo do nitrogênio, reduzindo a atividade de enzimas como nitrato redutase e glutamina sintetase, essenciais para a síntese de compostos nitrogenados, como aminoácidos e clorofila, impactando o crescimento e a produtividade da cultura (XU et al., 2012; TAIZ & ZEIGER, 2015). Portanto, práticas de manejo equilibradas e adequadas de aplicação de fertilizantes e irrigação são fundamentais para evitar a degradação do solo e garantir a sustentabilidade da palma de óleo (RHEBERGEN et al., 2018).

Em condições de salinidade, o metabolismo do nitrogênio (N) sofre diversas alterações. A salinidade reduz a disponibilidade de água, o que afeta diretamente a absorção de nutrientes, incluindo nitrogênio (MARQUES, 2009). Além disso, a concentração de íons de sódio (Na^+) e cloreto (Cl^-) nos tecidos aumenta, atingindo níveis tóxicos que prejudicam a função celular. Em resposta ao estresse salino, as plantas acumulam solutos orgânicos de baixo peso molecular, como prolina e aminoácidos solúveis, para ajustar a osmolaridade celular e manter a turgescência. Essas mudanças refletem um forte desequilíbrio iônico que impacta o metabolismo geral de nitrogênio (MORAIS et al., 2007).

Com o agravamento dos problemas de salinidade em áreas produtoras, a busca por cultivares mais tolerantes a condições salinas tem se intensificado, visando garantir a sustentabilidade da produção agrícola. Estudos em outras espécies vegetais demonstram que diferentes cultivares ou variedades de uma mesma espécie podem apresentar respostas distintas à salinidade (BARCELOS, 2015; ZHU, 2016). A hibridação, por exemplo, tem se mostrado uma estratégia eficaz no melhoramento genético para o desenvolvimento de cultivares resistentes a estresses abióticos, como a salinidade, com híbridos de *E. guineensis* apresentando

variabilidade genética que pode ser explorada para seleção de genótipos mais tolerantes (PERRIN, 2008; SOLEIMANI, 2020).

No entanto, os mecanismos morfofisiológicos que conferem essa tolerância, como alterações no crescimento e acúmulo de solutos osmóticos, ainda não são completamente compreendidos, especialmente em relação à interação entre fatores genéticos e ambientais (JANTASURIYARAT, 2005; SAMBANTHAMURTHI, 2009; SHABALA & MUNNS, 2017). Estudos têm se concentrado na identificação de mecanismos morfofisiológicos que permitem às plantas tolerarem condições salinas, incluindo alterações no crescimento e acúmulo de solutos osmóticos. A compreensão desses mecanismos é essencial para o desenvolvimento de estratégias de manejo que minimizem os impactos negativos do estresse salino, além de possibilitar a seleção de genótipos mais adaptados a essas condições (ZHU, 2016; DARLAN, 2018).

Neste contexto, o presente estudo tem como objetivo analisar a intensidade das alterações no metabolismo do nitrogênio em dois híbridos de palma de óleo submetidos ao estresse salino. Parte-se da hipótese de que os híbridos apresentam diferenças expressivas em seus mecanismos de adaptação, refletidas em ajustes fisiológicos e bioquímicos relacionados ao ajustamento osmótico e à variação nos teores de nitrogênio e compostos nitrogenados nas folhas. Com base nos resultados, busca-se identificar os mecanismos de tolerância à salinidade presentes nos híbridos avaliados, fornecendo informações relevantes para programas de melhoramento genético e para estratégias de manejo da cultura em áreas afetadas pela salinidade.

2.2. MATERIAL E MÉTODOS

2.2.1. Material vegetal e delineamento experimental

O trabalho foi desenvolvido em casa de vegetação, na Universidade Federal Rural da Amazônia, Belém-PA (01°27'11.1" S e 48°26'34.4" W). Mudas de palma de óleo (*Elaeis guineensis* Jacq.), dos híbridos Tenera (variedade Deli x Gana, oriundas da Costa Rica, fornecidas pela empresa ASD) e BRS Manicoré (fornecidas pela EMBRAPA), ambas com 12 meses de idade, foram aclimatadas por 60 dias na casa de vegetação e posteriormente transplantadas para vasos de 30 L (35 cm de altura x 25 cm de diâmetro da base x 35 cm de diâmetro do topo), preenchidos com mistura de solo e composto orgânico formado a partir da mistura de material vegetal triturado na proporção de 2:1 (v/v). A fertilização das mudas foi realizada pela aplicação de 10 g de Forth Coqueiro (12% N, 5% P, 18% K, 4% Mg; 8% S, 2% Ca; 0,08% B, 0,05% Cu, 0,22% Fe, 0,10% Mn, 0,005% Mo, 0,20% Zn; Forth Jardim LTDA.,

São Paulo, Brasil) por vaso a cada 20 dias. Fertilizações foliares semanais foram realizadas pela aplicação de uma solução de Forth Jardim 5mL L⁻¹ (8% N, 3% P₂O₅, 8% K₂O, 0,2% B, 1% Ca, 0,08% Cu, 0,1% Fe, 1% Mg, 0,2% Mn, 0,05% Mo, 0,4% Zn, 6% CO; Forth Jardim LTDA., São Paulo, Brasil). A irrigação das plantas foi realizada diariamente para retornar o solo à capacidade de campo (KLAR et al., 1966).

Após 120 dias do transplantio das mudas aos vasos, oito plantas de cada híbrido mais uniformes em morfologia de parte aérea foram selecionados para a instalação do experimento. Essas plantas apresentaram, em média aproximadamente, 7 folhas expandidas; 158 folíolos; 2 folhas flechas; 29 cm de altura e 64 mm de diâmetro de coleto.

O experimento foi instalado em delineamento inteiramente casualizado, combinando-se os dois híbridos de palma de óleo a duas condições de salinidade do solo (ausência, controle; e presença de NaCl). Assim, um total de quatro tratamentos foram instalados conforme a Tabela 1.

Tabela 1 – Descrição dos tratamentos utilizados no experimento.

Tratamento	Descrição
MC	Híbrido BRS Manicoré sem aplicação de solução salina (controle)
MS	Híbrido BRS Manicoré + solução salina (estresse salino)
TC	Híbrido Tenera sem aplicação de solução salina (controle)
TS	Híbrido Tenera + solução salina (estresse salino)

2.2.2. Indução dos tratamentos

As plantas do tratamento controle, dos dois híbridos, foram irrigadas diariamente pela manhã e ao final da tarde com água deionizada, inicialmente com 2000 mL e posteriormente com o volume aproximado de 500 mL para repor a evapotranspiração das plantas segundo o método gravimétrico (KLAR et al. 1966). As plantas referentes ao tratamento de salinidade também foram irrigadas duas vezes ao dia, pelo mesmo método de reposição hídrica para retornar o solo à capacidade de campo. Porém, no tratamento de salinidade, a primeira irrigação do dia, entre 8 e 9 h, era realizada com solução salina preparada com NaCl em água deionizada. A concentração da solução salina foi gradativamente aumentada para evitar choques osmóticos nas plantas. Assim, o esquema de aplicação da solução salina ocorreu da seguinte forma:

- 2 dias com NaCl 25 mmol L⁻¹ (CE = 2.32 mS cm⁻¹)
- 2 dias com NaCl 50 mmol L⁻¹ (CE = 4.78 mS cm⁻¹)
- 2 dias com NaCl 75 mmol L⁻¹ (CE = 7.15 mS cm⁻¹)
- 3 dias com NaCl 100 mmol L⁻¹ (CE = 10.31 mS cm⁻¹)
- 10 dias com NaCl 200 mmol L⁻¹ (CE = 14.64 mS cm⁻¹)
- 18 dias com NaCl 400 mmol L⁻¹ (CE = 28.98 mS cm⁻¹)

As concentrações utilizadas foram estabelecidas com base na literatura científica, o que possibilita a comparação dos resultados obtidos com um amplo conjunto de estudos prévios. O NaCl foi escolhido para induzir o estresse salino neste estudo devido à sua predominância em solos salinizados e à sua capacidade de simular os efeitos tóxicos dos íons Na⁺ e Cl⁻, principais responsáveis pela toxicidade iônica em plantas. Além disso, o uso de NaCl permite um controle preciso das condições experimentais, por se tratar de um sal simples, amplamente disponível, de baixo custo e fácil manipulação. Essas características tornam sua utilização acessível à maioria dos laboratórios e instituições de pesquisa, além de facilitar a comparação com os dados de um vasto corpo de literatura científica. No entanto, reconhece-se que solos naturais podem conter uma variedade de outros sais, e estudos futuros poderão investigar a interação entre diferentes íons, visando uma compreensão mais abrangente dos efeitos do estresse salino.

2.2.3. Avaliação do status hídrico

A avaliação dos tratamentos foi realizada após 18 dias da irrigação das plantas com NaCl 400 mmol L⁻¹, quando a condutividade elétrica do solo nos tratamentos de estresse salino foi significativamente maior que nos solos não salinizados (tratamento controle). Nesse dia de avaliação, folíolos do terço médio da terceira folha contada a partir do ápice foram amostrados para as determinações de potencial hídrico foliar na antemanhã (Ψ_{am}), a qual foi realizada entre 4 e 5 h. Em seguida, entre 8 e 10 h, amostras de folíolos adjacentes da mesma folha foram coletados para a determinação do potencial hídrico durante a manhã (Ψ_m) e seu conteúdo relativo de água (CRA_m) correspondente. As determinações de potencial hídrico foram realizadas utilizando-se uma câmara de pressão do tipo Scholander (m670, Pms Instrument Co., Albany, EUA) com adaptações da metodologia original conforme descritas em Pinheiro et al. (2008). Para a determinação do CRA_m, 20 discos de 6 mm² por folíolo foram coletados e

imediatamente pesados para determinação da massa fresca (MF), os discos foram incubados em água destilada por 24 h para posterior determinação de sua massa de turgida (MT). Posteriormente, as amostras foram secas em estufa de ventilação forçada de ar a 72 °C até massa constante, registrando-se a sua massa seca (MS), o CRA_m foi calculado segundo (SMART & BINGHAM, 1974), utilizando-se a fórmula abaixo, em que os resultados foram expressos em porcentagem (%).

$$CRA = \left(\frac{MF - MS}{MT - MS} \right) * 100$$

Amostras de folíolos da mesma folha foram coletados, imediatamente congelados em nitrogênio líquido e mantidos a -20 °C até as análises. No mesmo dia de avaliação, amostras dos substratos foram coletadas e acondicionadas em potes de polietileno e mantidos em ambiente de laboratório (26 °C) para posterior análise dos teores de sais (Na⁺, Cl⁻ e K⁺) e demais atributos físico-químicos.

2.2.4. Condutividade elétrica (CE) e pH dos substratos

Para determinar a condutividade elétrica (CE) do substrato e o pH, foi preparado a solução de solo em água deionizada na proporção de 1:1 (v/v). Assim, amostras de 20 g do substrato foram combinadas a 20 g de água deionizada e misturadas vigorosamente. Em seguida, as amostras foram deixadas em repouso por 60 min à temperatura ambiente (26 °C). Após a precipitação do substrato, o pH e a CE da solução foram determinados através da utilização do analisador portátil GroLine - HI99301 (Hanna Instruments, São Paulo, Brasil) (SILVA et al., 2020).

2.2.5. Análises bioquímicas

2.2.5.1. Nitrato

Amostras foliares de 100 mg (MF) foram maceradas em 5,0 mL H₂O deionizada, extraídas em banho-maria a 100 °C por 30 min, e centrifugados a 3000 rpm por 10 min. O processo foi repetido no precipitado e os extratos coletados foram combinados em tubo

graduado para o volume final 10 mL. Na etapa analítica, 100 μ L do extrato foram misturados a 200 μ L de ácido salicílico 5%, com posterior agitação e adição de 4700 μ L de NaOH 2N. As absorbâncias foram obtidas a 410 nm em espectrofotômetro, utilizando como branco uma mistura de água deionizada e reagentes. A concentração de NO_3^- foi determinada a partir de curva padrão de NO_3^- e resultados foram expressos em $\mu\text{mol kg}^{-1}$ MS (CATALDO et al, 1975).

2.2.5.2. Amônio (NH_4^+), aminoácidos totais, prolina e carboidratos solúveis totais

Esses compostos foram analisados a partir do mesmo extrato foliar. Para isso, amostras foliares de 200 mg MF foram maceradas em 5 mL de água destilada sob gelo e depois incubadas por 30 min a 100 °C. Após resfriamento em gelo até temperatura ambiente, as amostras foram centrifugadas por 10 min a 10.000 rpm. O sobrenadante foi coletado e o amônio determinado imediatamente, enquanto frações do mesmo sobrenadante foram congeladas a -20 °C para posteriores análises de aminoácidos totais, prolina e carboidratos solúveis totais (CST).

Para a determinação de amônio, alíquotas de 400 mL foram misturadas a 2,5 mL da solução A (5 g de fenol + 0,025 g de nitroprussiato de sódio em 500 mL de água deionizada). Após agitação vigorosa em vórtex, foram acrescentados 2,5 mL da solução B (2,5 g de NaOH + 12,6 mL de hipoclorito de sódio em 500 mL de água deionizada). Após nova agitação em vórtex, a mistura foi incubada por 20 min a 37 °C. A absorbância das amostras foi obtida a 625 nm utilizando-se um espectrofotômetro UV-Visível (K37-UVVIS, Kasvi, Paraná, Brasil). As concentrações de amônio nas amostras foram determinadas com base em uma curva padrão de amônio ($\text{NH}_4\text{}_2\text{SO}_4$) e os resultados foram expressos em mg g^{-1} MS (WEATHERBURN, 1967).

A determinação dos aminoácidos totais (AAT) foi realizada em alíquotas de 100 μ L do extrato, misturadas a 400 μ L de água destilada, 250 μ L de tampão citrato 200 mmol L^{-1} (pH 5,0) e 250 μ L de ninhidrina ácida. As amostras foram misturadas em vórtex e incubadas a 100 °C por 15 min. A reação foi interrompida em banho de gelo. Então, 1,5 mL de etanol 50% (v/v) foi adicionado por amostra e após agitação e repouso por 20 min à temperatura ambiente as absorbâncias foram obtidas a 570 nm. Os teores de aminoácidos totais, expressos em expressos em $\mu\text{mol g}^{-1}$ MS, foram determinados a partir de curva padrão de glutamina (PEOPLES, 1989).

Para a determinação de prolina, alíquotas de 1 mL do sobrenadante foram misturadas vigorosamente a 1,0 mL de ninhidrina ácida e 1,0 mL de ácido acético glacial e posteriormente incubadas por 60 min a 100 °C. A reação foi paralisada em banho de gelo e a cada uma delas foram adicionados 2,0 mL de tolueno. As amostras foram agitadas em vórtex por 20 s e após atingirem a temperatura ambiente, foi realizada a determinação de suas absorbâncias a 520 nm.

As concentrações de prolina foram determinadas a partir da curva-padrão com L-prolina e os resultados foram expressos em $\mu\text{mol g}^{-1}$ MS (BATES et al., 1973).

Para as análises de CST, 50 μL de extrato foram misturados a 450 μL de água deionizada e 500 μL de fenol 5% utilizando-se um vórtex. Em seguida, foram adicionados 2 mL de ácido sulfúrico concentrado de maneira uniforme, com posterior agitação em vórtex. Após 20 min, as absorbâncias das amostras foram obtidas a 490 nm. A concentração de CST foi calculada a partir de curva padrão de glicose e os resultados expressos em mg g^{-1} MS (DUBOIS, 1956).

2.2.5.3. Glicina Betaína

A extração da glicina betaína (GB) foi realizada a partir da adição de 25 mg MF de folhas em 2 mL de água destilada sob agitação por 4 horas a 25 °C. Em seguida, as amostras foram centrifugadas a 10.000 rpm por 10 min a 25 °C. Em seguida, 250 μL do extrato aquoso foi misturado a 250 μL de H_2SO_4 2N (diluição da amostra 1:2) e, após 1 h sob banho de gelo (na geladeira), foram adicionados 200 μL de KI-I₂ gelado. Após incubação por 16 h em banho de gelo (na geladeira), as amostras foram centrifugadas por 15 min a 10.000 rpm por 0 °C. O sobrenadante foi descartado e o precipitado foi lavado 2 vezes com 2 mL de H_2SO_4 1N gelado. Uma nova centrifugação foi realizada (10.000 rpm por 5 min a 0 °C) para eliminar todo resíduo de H_2SO_4 1N. O precipitado obtido foi dissolvido em 3 mL de 1,2-dicloroetano por meio de vórtex. Após 2,5 h de reação à temperatura ambiente (26 °C), as absorbâncias das amostras foram obtidas a 365 nm. Para os cálculos, uma curva padrão de glicina betaína foi preparada e os resultados foram expressos em μmol de glicina betaína g^{-1} MS (GRIEVE & GRATTAN, 1983).

2.2.5.4. Proteínas solúveis totais

Amostras foliares de 100 mg MF foram maceradas em 2,0 mL de tampão fosfato de potássio 200 mmol L⁻¹ (pH 6,7) e centrifugadas a 10.000 rpm por 10 min. O sobrenadante foi coletado e as proteínas solúveis totais (PST) foram determinadas pelo método de Bradford (BRADFORD, 1976) utilizando-se curva padrão de caseína.

2.2.5.5. Sacarose

Amostras de 50 mg MF foram homogeneizadas em 1,5 mL de solução de MCW (metanol:clorofórmio:água, 12:5:3 v/v/v), incubadas sob agitação constante por 30 min a 30 °C e centrifugadas a 10.000 rpm por 10 min. O sobrenadante foi coletado e o resíduo submetido a uma segunda extração com igual volume de MCW. O novo sobrenadante foi juntado ao primeiro e, para cada 2,0 mL do extrato combinado, foram adicionados 0,5 mL de clorofórmio e 750 µL de água deionizada. A mistura foi agitada e centrifugada a 2.000 rpm por 10 min para separação de fases, sendo a fração aquosa metanólica (fase superior) coletada com pipeta de Pasteur e transferida para tubos de ensaio. Para eliminação de clorofórmio residual, as amostras foram mantidas em banho maria a 35 °C por 30 min. Para quantificação de sacarose, alíquotas de 100 µL da fase aquosa metanólica foram misturadas a 100 µL de KOH 30% e hidrolisadas a 100 °C por 10 min. Após resfriamento, foram adicionados 3,0 mL de solução de antrona 0,2% em H₂SO₄, seguindo-se de incubação a 40 °C por 20 min. As amostras foram resfriadas em banho de gelo, agitadas vigorosamente por 10 s e a absorbância determinada a 620 nm. Os cálculos foram realizados conforme curva padrão de sacarose (VAN HANDEL, 1968).

2.2.6. Análises estatísticas

Os dados referentes as análises já realizadas foram submetidas aos testes de normalidade e homogeneidade das variâncias pelos testes de Shapiro-Wilk e Barlett, respectivamente. Posteriormente, foi realizada análise de variância considerando-se o delineamento inteiramente casualizado formado pela combinação dos dois híbridos e duas condições de salinidade no substrato. Quando pertinente, as médias dos tratamentos foram comparadas pelo teste de Duncan ($p<0,05$). Os procedimentos estatísticos foram realizados utilizando o software R (RStudio - v. 2025.05.1+513, R Core Team, 2025).

3. RESULTADOS

3.1. Significância Estatística: *Teste f*

Os coeficientes do teste F e respectivas significâncias são apresentados na Tabela 2. Foi observado efeito significativo da salinidade (S) no Ψ_{am} e no Ψ_m , sem diferenças entre híbridos (H) e interação entre híbridos e salinidade (H × S). Em contraste, o CRA não diferiu significativamente entre H, S e H × S.

Para o nitrato, o teste F foi significativo para os efeitos de H, S e H × S; enquanto os teores de amônio foram influenciados significativamente apenas para a H × S. Os AAT e prolina foram influenciados significativamente apenas para o efeito da S, o que pode indicar uma ativação de rotas associadas à síntese de aminoácidos em resposta ao estresse.

Um comportamento similar foi observado entre GB, sacarose e PST. Nesse caso, todas essas variáveis foram significativamente influenciadas pelos efeitos isolados de H, S e da interação H × S. Contudo, os teores de CST não variaram em função dos H, S e interações.

Os dados revelam que a salinidade do substrato exerce um efeito preponderante sobre variáveis hídricas e bioquímicas da palma de óleo, com destaque para alterações nos potenciais hídricos, acúmulo de aminoácidos e solutos compatíveis. Além disso, certas respostas são dependentes do genótipo, evidenciando a existência de variabilidade genética quanto à tolerância ao estresse salino, o que é fundamental para o melhoramento voltado à seleção de híbridos mais adaptados a ambientes salinos.

Tabela 2 - Teste F para os efeitos isolados dos híbridos (H), das condições de salinidade do substrato (S) e das interações híbridos x substrato (H x S).

Variável	H	S	H x S
Ψ_{am}	4.651 ns	7.933 ***	2.35 ns
Ψ_m	2.232 ns	1.910 ***	8.427 ns
CRA	0.303 ns	0.903 ns	0.205 ns
Nitrato	9.717 *	14.022 *	12.344 *
Amônio	0.036 ns	0.399 ns	5.909 *
AAT	0.566 ns	70.412 ***	0.0092 ns
Prolina	2.943 ns	2.417 ***	8.681 ns
GB	5.178 *	26.187 ***	7.784 *
Sacarose	61.809 ***	10.901 *	8.101 *
CST	0.094 ns	0.303 ns	0.430 ns
PST	46.054 ***	50.253 ***	5.305 *

ns = não significante, * $p<0.05$, ** $p<0.01$, *** $p<0.001$

3.2. Alterações no pH e condutividade elétrica do substrato

O pH do substrato variou entre 6,17 (controle) e 6,23 (estresse salino) para o híbrido Manicoré e entre 6,46 (controle) e 6,16 (estresse salino) para o Tenera (Tabela 3). A CE nos substratos dos tratamentos controle foram similares para os dois híbridos, com valores entre 0,53 e 0,62 mS cm⁻¹ (Tabela 3). Nos tratamentos de salinidade, a CE dos substratos aumentou significativamente em relação aos tratamentos controle, com valores entre 15,96 mS cm⁻¹ (Manicoré) e 16,80 mS cm⁻¹ (Tenera) (Tabela 3).

Tabela 3 - pH e condutividade elétrica (CE) dos substratos não salinizados (Controle) e salinizados (Sal) no dia da avaliação comparativa dos tratamentos.

Híbrido	Tratamento do substrato	pH	CE (mS cm ⁻¹)
Manicoré	Controle	6,17 ± 0,02 Ab*	0,53 ± 0,04 Ab
	Sal	6,23 ± 0,02 Aa	15,96 ± 0,48 Aa
Tenera	Controle	6,46 ± 0,03 Aa	0,62 ± 0,06 Ab
	Sal	6,16 ± 0,01 Bb	16,80 ± 0,38 Aa

*Os dados são a média ± EP ($n=4$). Letras maiúsculas diferentes denotam diferenças entre médias dos diferentes híbridos comparados sob mesma concentração de sal (controle ou sal). Letras minúsculas diferentes denotam diferenças entre plantas não salinizadas (controle) e salinizadas (sal) para cada híbrido separadamente. As comparações de médias foram realizadas pelo teste de Duncan ($p<0,05$)

3.3. Status hídrico do substrato e das plantas

Foi observado que o Ψ_{am} para as plantas controles foram de -0,1 MPa para ambos os híbridos, enquanto para as plantas submetidas a solução salina apresentaram valores médios de -1,57 MPa nos dois híbridos (Figura 1). O Ψ_m foi similar entre plantas controle dos dois híbridos, com valores médios em torno de -1,38 MPa. Nas plantas salinizadas, o Ψ_m também foi similar entre os híbridos, entretanto, as médias foram significativamente menores em relação às plantas controle, com média de -2,30 MPa. As plantas controles e salinizadas apresentaram dos dois híbridos apresentaram valores similares de CRA na manhã, com valores médios em torno de 87%.

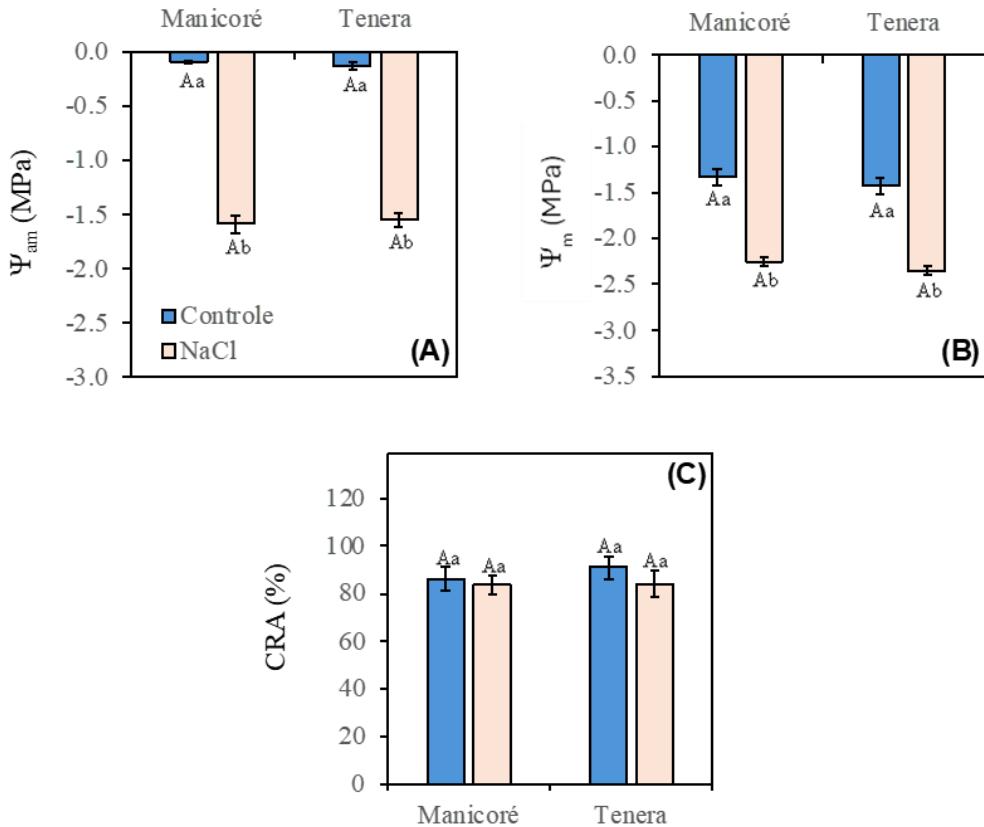


Figura 1 - Alterações no potencial hídrico foliar na antemanhã (Ψ_{am}) em A, B - potencial hídrico foliar na manhã (Ψ_m) e em C - conteúdo relativo de água (CRA) em dois híbridos de palma de óleo (Manicoré e Tenera) na ausência (Controle) e presença de cloreto de sódio (NaCl) no substrato. Os dados são a média \pm EP (n=4). Letras maiúsculas diferentes denotam diferenças entre médias dos diferentes híbridos comparados sob os diferentes tratamentos. Letras minúsculas diferentes denotam diferenças entre plantas controles e induzidas a presença do cloreto de sódio (NaCl) para cada híbrido separadamente. As comparações de médias foram realizadas pelo teste de Duncan ($p<0.05$).

3.4. Concentrações de solutos nitrogenados, inorgânicos e orgânicos, relacionados ao ajustamento osmótico e teores foliares de proteínas solúveis totais.

O híbrido Tenera apresentou alteração significativa para todos os compostos avaliados quando comparado ao híbrido Manicoré, que apresentou estabilidade em algumas variáveis (Figura 2). Verificou-se que para os teores de nitrato (Figura 2A), os valores dos diferentes tratamentos se mantiveram estáveis para o híbrido Manicoré, já para Tenera houve um aumento de mais de 20% para o tratamento induzido de salinidade.

As médias de amônio livre foram similares entre híbridos e condições de salinidade, indicando que esta forma de nitrogênio foliar, estatisticamente, não é influenciada pela salinidade (Figura 2B). Comparando os dois híbridos, foi observado que os teores foliares de aminoácidos totais (AAT) foram similares entre as plantas controle e entre as plantas salinizadas

(Figura 2C), sendo praticamente duas vezes maiores nas plantas salinizadas que nas plantas controle (Figura 2C).

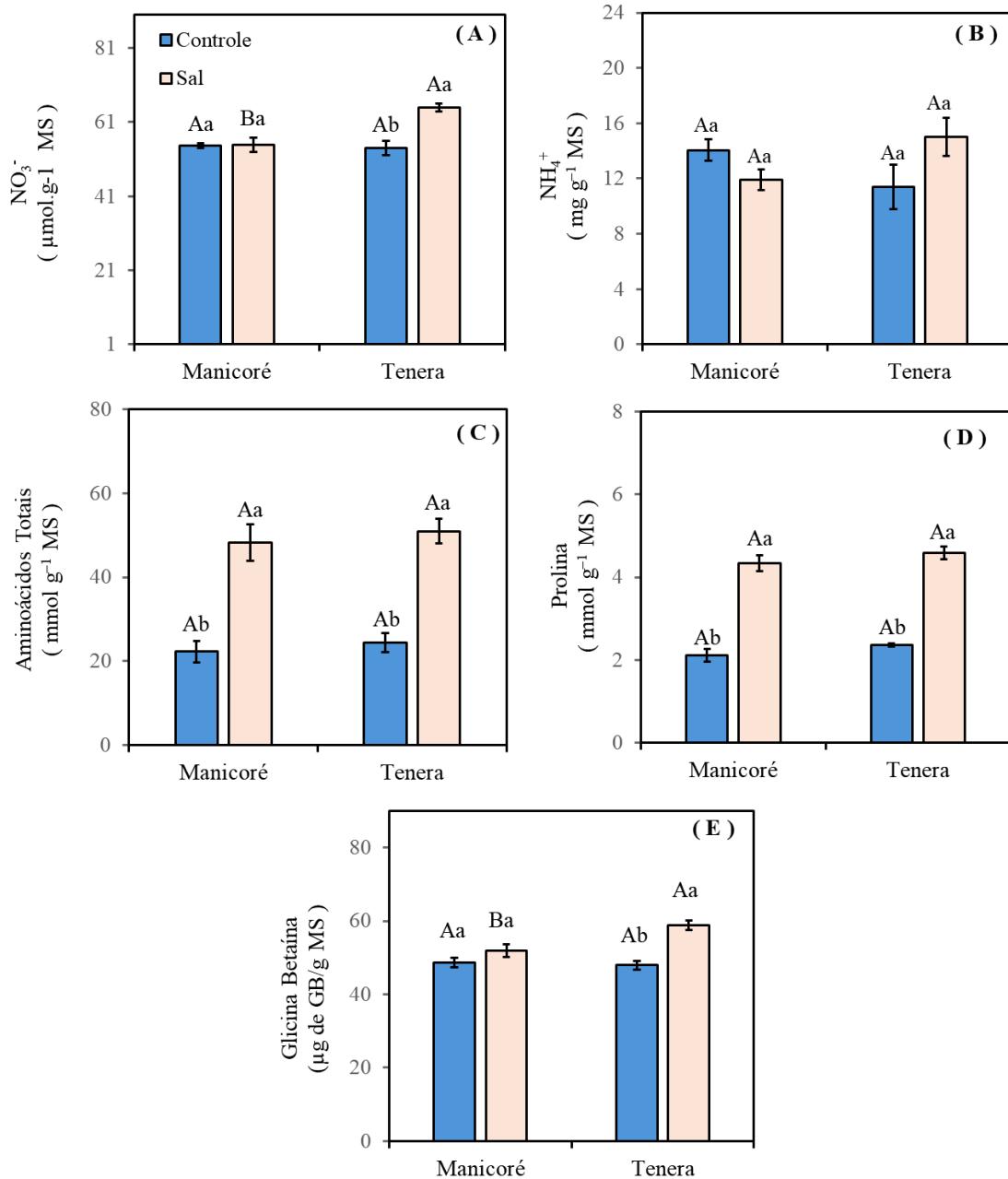


Figura 2 - Alterações nos teores foliares de nitrato (NO_3^-), amônio (NH_4^+) e compostos orgânicos em dois híbridos de palma de óleo (Manicoré e Tenera) na ausência (Controle) e presença de NaCl (Sal) no substrato. Os dados são a média \pm EP ($n=4$). Letras maiúsculas diferentes denotam diferenças entre médias dos diferentes híbridos comparados sob mesma concentração de sal (controle ou sal). Letras minúsculas diferentes denotam diferenças entre plantas não salinizadas (controle) e salinizadas (sal) para cada híbrido separadamente. As comparações de médias foram realizadas pelo teste de Duncan ($p<0.05$).

Segundo o padrão dos teores de AAT, o conteúdo de prolina foi similar entre os tratamentos aplicados para os dois híbridos (Figura 2D). Onde o teor foliar de prolina nas plantas salinizadas dos dois híbridos foi praticamente duas vezes maior que nas respectivas plantas controle, o que indica que esse aminoácido é significativamente sintetizado e acumulado nas folhas (Figura 2D). Na variável Glicina Betaína (GB) (Figura 2E), para o híbrido Tenera, houve um acréscimo de 22% para as plantas induzidas às condições salinas e de 6,6% para o híbrido Manicoré.

O teor de Proteínas Solúveis Totais (PST) nas plantas controle e salinizadas do híbrido Tenera foram respectivamente 121,83% e 26,54%, sendo significativamente maiores que no híbrido Manicoré (Figura 3A). Avaliando-se o efeito da salinidade em cada híbrido independentemente, foi observado que o teor de PST nas plantas salinizadas do Manicoré foi 125,34% maior em relação às plantas controle, enquanto no Tenera este aumento foi da ordem de apenas 28,66% (Figura 3A). Isso sugere que a exposição ao sal resultou em um aumento dos valores de PST em ambas as variedades, sendo o impacto mais expressivo em Manicoré.

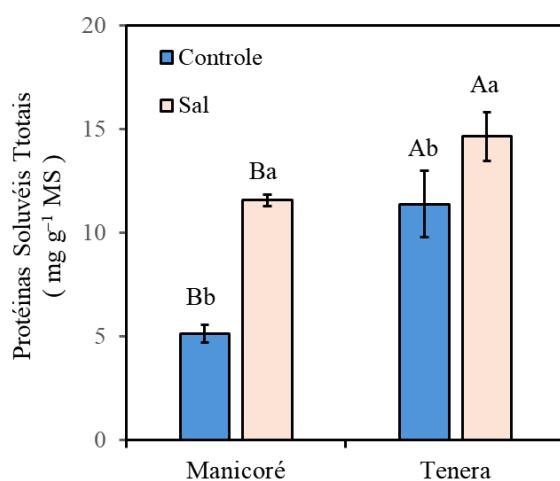


Figura 3 - Alterações nos teores foliares proteínas solúveis totais (PST) em dois híbridos de palma de óleo (Manicoré e Tenera) na ausência (Controle) e presença de NaCl (Sal) no substrato. Os dados são a média \pm EP (n=4). Letras maiúsculas diferentes denotam diferenças entre médias dos diferentes híbridos comparados sob mesma concentração de sal (controle ou sal). Letras minúsculas diferentes denotam diferenças entre plantas não salinizadas (controle) e salinizadas (sal) para cada híbrido separadamente. As comparações de médias foram realizadas pelo teste de Duncan ($p<0.05$).

3.5. Concentrações de carboidratos, relacionados ao ajustamento osmótico.

Os teores foliares de CST foram similares entre híbridos nas duas condições de salinidade avaliadas (Figura 4A). Nesse caso, a média global de CST para as plantas avaliadas foi de $91,33 \text{ mg g}^{-1} \text{ MS}$.

Já os teores de sacarose (Figura 4B), o híbrido Manicoré apresenta um aumento de 7% para a condição de salinidade em relação ao controle, já o híbrido Tenera não apresentou variação com valores médios de $1,16 \mu\text{mol g}^{-1} \text{ MS}$ em ambos os tratamentos.

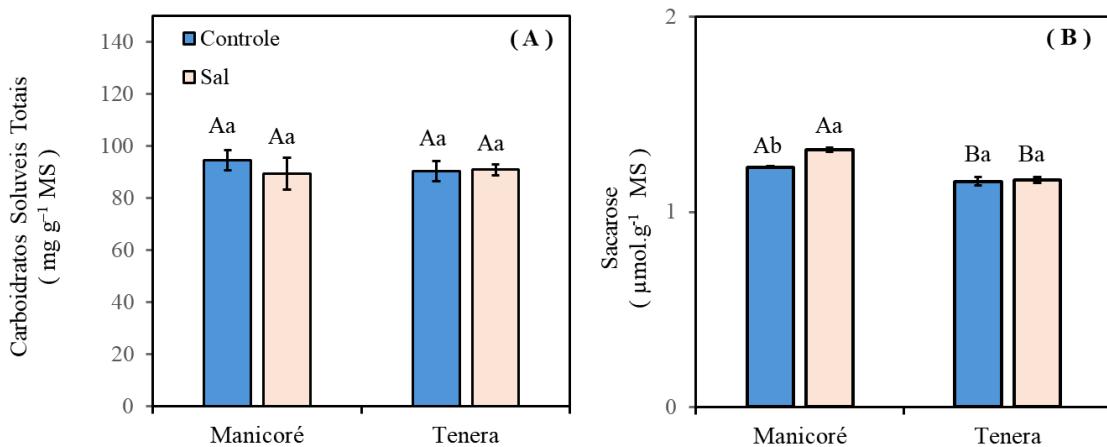


Figura 4 - Alterações nos teores foliares de carboidratos solúveis totais (CST) e sacarose em dois híbridos de palma de óleo (Manicoré e Tenera) na ausência (Controle) e presença de NaCl (Sal) no substrato. Os dados são a média \pm EP ($n=4$). Letras maiúsculas diferentes denotam diferenças entre médias dos diferentes híbridos comparados sob mesma concentração de sal (controle ou sal). Letras minúsculas diferentes denotam diferenças entre plantas não salinizadas (controle) e salinizadas (sal) para cada híbrido separadamente. As comparações de médias foram realizadas pelo teste de Duncan ($p<0.05$).

4. DISCUSSÃO

4.1. Salinidade do substrato, status hídrico do solo e das plantas

Os resultados obtidos confirmam a eficácia da metodologia para induzir o estresse salino do solo, o que pode ser evidenciado pelo aumento da CE do substrato dos tratamentos salinizados em relação ao controle. Nesse caso, os solos do tratamento salinizado apresentaram valores de CE superiores a 4 mS cm^{-1} , o que caracteriza solos salinos e restritivos para algumas culturas (STAVI et al., 2021), limitando significativamente o desenvolvimento e crescimento vegetal (SHRIVASTAVA & KUMAR, 2014). A manutenção do pH do substrato entre plantas salinizadas e não salinizadas indica que as respostas fisiológicas e bioquímicas observadas neste

trabalho são devidas ao estresse salino e não devem ter tido influência de alterações na dinâmica de absorção de nutrientes pela planta a qual é influenciada pelo pH do substrato (ATTA et al., 2023).

O acúmulo de sais no solo diminui o seu potencial osmótico e consequentemente diminui o seu potencial hídrico. Portanto, solos salinizados devem ter potencial hídrico menor que solos não salinizados e isto pode levar as plantas a desidratação. Em experimentos com clones de *Eucalyptus spp.* e feijão-caipi (*Vigna unguiculata*), reduções no Ψ_{am} foram utilizadas como validador da indução do estresse salino (SOUZA et al., 2011, LACERDA, 2016), visto que o potencial hídrico medido na planta na antemanhã é uma medida do potencial hídrico do solo, dado o equilíbrio hídrico entre planta e solo e a desprezível taxa de transpiração foliar nesse horário (VIEIRA et al., 2013, KOBAYASHI et al., 2008). Então, para comprovar a efetividade dos tratamentos salinos neste trabalho, o Ψ_{am} foi avaliado e os resultados indicaram que reduções significativas nessa variável nas plantas salinizadas de ambos os híbridos.

A redução nos valores de Ψ_{am} e Ψ_m é uma resposta esperada ao estresse osmótico causado pela salinidade (SCHOSSLER et al., 2012, SANTOS et al., 2022). Com o aumento da CE do substrato e a redução de seu Ψ_{solo} , a planta tende a diminuir seu potencial hídrico foliar para manter um gradiente de absorção de água, pois o movimento da água na planta ocorre do maior para o menor potencial hídrico (CORREIA & MITTAL, 2014, DIAS, 2016). Em *Bursera fagaroides*, *Parkinsonia aculeata*, *Prosopis laevigata* e *Atriplex canescens*, o potencial hídrico varia significativamente entre os diferentes órgãos vegetais, estabelecendo um gradiente osmótico essencial para o transporte de água e solutos (GONZÁLES et al., 2021). Gradiente osmótico, induzido pelo acúmulo de solutos orgânicos e inorgânicos nas células vegetais em resposta à alta salinidade do substrato, redireciona o metabolismo vegetal para síntese de compostos osmorreguladores (AHMED, 2022).

As reduções Ψ_{am} e Ψ_m observadas nas plantas estressadas dos dois híbridos de palma de óleo neste trabalho seguem o padrão reportado na literatura. Entretanto, o CRA das plantas estressadas não diferiu das plantas controle em ambos os híbridos e este resultado indica que um possível ajustamento osmótico foi induzido nas plantas salinizadas, similarmente ao que foi observado em plantas salinizadas de outras espécies (HNILICKOVÁ et al., 2017, WILLADINO & CAMARA, 2010). Em *Canavalia obtusifolia*, *Guapira pernambucensis*, *Jacquinia brasiliensis* e *Eucalyptus spp.*, houve um incremento de solutos osmorreguladores e este aumento foi relacionado à atenuação dos efeitos do estresse salino no CRA (KUKI, 1997, LACERDA, 2016). Solutos como amino ácidos e açúcares servem como osmólitos para aliviar os efeitos adversos do estresse salino nas plantas (SINGH et al., 2022, LIU et al., 2024).

Tomando-se os dados de Ψ_{am} , Ψ_m e CRA, pode se inferir sobre a ocorrência de ajustamento osmótico em ambos os híbridos e que esse ajustamento osmótico ocorreu em magnitude similar.

4.2. Concentrações de solutos nitrogenados, inorgânicos e orgânicos, relacionados ao ajustamento osmótico.

O comportamento diferencial nos teores de NO_3^- pode estar relacionado a diversos mecanismos fisiológicos em resposta ao estresse salino, em que o acúmulo de nitrato em condições salinas pode resultar da redução da atividade da enzima nitrato redutase, que é frequentemente inibida pela salinidade, como ocorre em *Oryza sativa* (FERNANDES et al., 2022) e *Vigna unguiculata* (ARAGÃO et al., 2011). O nitrato pode atuar tanto como nutriente quanto como osmótico compatível durante períodos de estresse salino (VIEIRA et al., 2020). As diferentes respostas entre os híbridos sugerem variações genotípicas na capacidade de regular a homeostase de nitrato sob estresse salino.

Os níveis similares de NH_4^+ entre os híbridos e condições de salinidade representa um aspecto crucial do metabolismo nitrogenado sob estresse, sugerindo que o ciclo GS/GOGAT está operando normalmente nas plantas salinizadas. A GS é responsável pela incorporação do amônio em glutamina, enquanto a GOGAT converte glutamina e α -cetoglutarato em glutamato, mantendo assim o amônio em formas orgânicas não tóxicas. (FORTUNATO et al., 2023). A metabolização do amônio é importante devido a sua toxidez, a qual pode resultar em prejuízos a capacidade fotossintética e crescimento da planta (SONG et al., 2022). Portanto, a possível manutenção do ciclo GS/GOGAT nas plantas salinizadas de palma de óleo neste experimento teria a função de evitar os efeitos tóxicos associados ao excesso de amônio livre nas células, como ocorre em *Salicornia europaea*, cultura reconhecida por sua tolerância a salinidade (MA et al., 2020). Similar manutenção das atividades de enzimas do ciclo GS/GOGAT foi observada em plantas de *Glycine max* tolerantes ao estresse salino (ZILLI et al., 2008).

O aumento expressivo nos teores AAT observados nas plantas salinizadas neste trabalho podem ter sido decorrentes tanto do aumento da degradação proteica quanto da síntese *de novo* de AAT pelas rotas de síntese de amino ácidos (BATISTA-SILVA et al., 2019). Frequentemente, o estresse salino promove a proteólise, levando ao acúmulo de amino ácidos livres como prolina e glicina betaína (SINGH et al., 2022; SHEN et al., 2025). Similar comportamento foi observado em plantas de *Medicago sativa* e *M. truncatula*, cujos teores de AAT aumentaram sob salinidade e paralelamente à modulação de genes relacionados aos aminoácidos,

culminando em uma melhor resposta à salinidade (FOUGERE et al., 1991, PEÑA CALZADA et al., 2022). Aumentos nos teores de AAT foram também observados em plantas salinizadas de *Jatropha curcas* (SILVA et al., 2009).

As plantas salinizadas dos dois híbridos apresentaram aumentos significativos nos teores foliares de prolina, indicando que esse amino ácido é um osmólito compatível que deve contribuir para uma melhor resposta à salinidade nesta espécie em face de sua capacidade de estabilizar e proteger as células, além de atuar como osmorregulador (WANG et al., 2015; HMIDI et al., 2018). Similar resultado foi observado em *Glycine max* (YAN et al., 2025) e em cultivares de *Oryza sativa*, em que variações nos teores de prolina foram observadas à medida que a concentração de sal foi aumentada (LIMA et al., 2004). A eficiência na síntese de prolina tem sido relacionada a uma maior capacidade de tolerância das plantas ao estresse salino e o aumento na concentração desse amino ácido tem sido considerado um indicador bioquímico relevante de tolerância a estresses abióticos, inclusive a salinidade (HAYAT et al., 2012, EL MOUKHTARI et al., 2020).

A variação nos teores foliares de GB entre os híbridos evidencia mecanismos distintos na capacidade de síntese e acúmulo desta importante molécula protetora. A GB atua mantendo o equilíbrio osmótico, estabilizando proteínas e membranas, e protegendo o aparelho fotossintético sob condições de estresse (HU et al., 2012). A capacidade de acumular GB entre os híbridos pode estar relacionada a diferenças genéticas na expressão de enzimas envolvidas em sua biossíntese (GIRI, 2011). Plantas de *Zea mays* que acumularam GB conferiram vantagem adaptativa em ambientes salinos, melhorando a homeostase iônica e a estabilidade das estruturas celulares (ZHU et al., 2022). Esta diferença pode explicar parcialmente as variações na tolerância ao estresse salino entre os genótipos estudados.

Os teores foliares de PST nas plantas sob estresse salino foram maiores em relação às plantas controle e esta resposta pode estar relacionada à necessidade de indução de proteínas relacionadas à tolerância ao estresse (ATHAR et al., 2022). As PST que se acumulam durante o estresse salino exercem diferentes funções essenciais, tais como na osmorregulação, proteção de membranas e enzimas e na manutenção da homeostase celular (HE et al., 2021, MANSOUR & HASSAN, 2022). Similarmente, incrementos nos teores de PST com o aumento da salinidade foram observados em *Lactuca sativa* e *Eruca sativa*, (COSTA, 2024), *Capsicum annuum* (TAFFOUO et al., 2017) e *Saccharum officinarum* (PASSAMANI, 2015).

4.3. Concentrações de carboidratos, relacionados ao ajustamento osmótico

Os teores foliares de CST mantiveram-se inalterados entre plantas salinizadas e controle de ambos os híbridos. Os CST destacam-se como um dos principais grupos de solutos envolvidos no ajustamento osmótico durante situações de estresse, atuando como reserva energética e, alguns deles, como osmorreguladores celulares (SANEOKA et al., 1995, SIMÕES et al., 2020, CHAVES-FILHO & STACCIARINI-SERAPHIN, 2001). Diferentemente do que foi observado neste trabalho, algumas espécies, quando submetidas à salinidade, apresentam um maior acúmulo de CST, como em *Sorghum bicolor* (OLIVEIRA et al., 2006, LOBO et al., 2011) e em trigo (HUSSAIN et al., 2022). Embora os valores de CST não tenham diferido entre os tratamentos, vale lembrar que os CST englobam diferentes açúcares (mono, di e oligossacarídeos) cujas concentrações podem estar sendo alteradas de forma compensatória, ou seja, a redução na concentração de um açúcar pode ser compensada pelo aumento na concentração de outro (ŽIVANOVIĆ et al., 2020). Nesse contexto, diferenças entre os híbridos de palma de óleo sob salinidade foram observadas quanto aos teores foliares de sacarose, a qual aumentou nas plantas salinizadas apenas do híbrido Manicoré, revelando uma diferença genotípica que pode contribuir para uma tolerância diferencial à salinidade nesses híbridos. Isto porque a sacarose desempenha múltiplas funções durante o estresse salino, atuando na osmorregulação celular, na regulação da fotossíntese e no suprimento de substrato respiratório para os órgãos drenos, tendo o aumento de sacarose em plantas salinizadas sido considerado um marcador de tolerância a esse estresse (CHICONATO, 2016). Aumentos nos teores de sacarose sob condições de salinidade foram também observados em *Solanum lycopersicum* (YIN et al., 2010, GUO et al., 2022) enquanto em *Saccharum officinarum* houve diminuição dos teores de sacarose (DHANSU et al., 2022). Deste modo, diferença na resposta da sacarose entre os híbridos pode ser um indicador da capacidade de adaptação que cada genótipo adota ao estresse salino e, dessa forma, o híbrido Manicoré parece adotar uma estratégia de acumulação de sacarose como mecanismo de resposta ao estresse, o que não foi observado no híbrido Tenera.

5. CONCLUSÃO

A salinidade induziu redução do potencial hídrico foliar sem alterações no CRA em ambos os híbridos, o que indica a ocorrência de um eficiente ajustamento osmótico mediado pela salinidade. Esse possível ajustamento osmótico deve ter sido induzido pelos acúmulos foliares de prolina em ambos os híbridos e dos aumentos nas concentrações de GB (Tenera) e sacarose (Manicoré).

Os maiores teores de nitrato e amônio livres nas folhas das plantas estressadas do híbrido Tenera indicam uma menor capacidade deste híbrido em converter essas formas de nitrogênio em compostos orgânicos nitrogenados, tais como amino ácidos, através do ciclo GS/GOGAT, o que deve ter contribuído para a menor síntese de PST nas plantas salinizadas desse híbrido se comparado ao comportamento evidenciado pelo híbrido Manicoré.

As diferenças observadas para os dados de status hídrico, compostos nitrogenados e carboidratos entre híbridos sob condições de salinidade não permitem inferir sobre uma diferença na tolerância ao estresse salino entre esses materiais vegetais. Contudo, a maior capacidade de síntese de PST nas plantas salinizadas do híbrido Manicoré pode ser um indício de que este material vegetal possa apresentar outros mecanismos de defesa celular sob condições de estresse, o que deverá ser explorado em futuros experimentos que investiguem as alterações no perfil proteico de plantas salinizadas e não salinizadas.

REFERÊNCIAS

- AHMED, M. A. (2022). Physiological effects of salt stress on plant growth. *Tikrit journal for agricultural sciences*, 22(3), 93-97.
- ARAGÃO, R. M., DA SILVA, J. S., DE LIMA, C. S., & SILVEIRA, J. A. G. (2011). Salinidade modula negativamente a absorção e assimilação de NO₃-em plantas de feijão de corda. *Revista Ciência Agronômica*, 42(2), 382-389.
- ARNON, D. I. Coper enzimes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidases in *Beta vulgaris*. *Plant Physiology* 24: p. 1-15, 1949.
- ATHAR, H. U. R., ZULFIQAR, F., MOOSA, A., ASHRAF, M., ZAFAR, Z. U., ZHANG, L., ... & SIDDIQUE, K. H. (2022). Salt stress proteins in plants: An overview. *Frontiers in Plant Science*, 13, 999058.
- ATTA, K., MONDAL, S., GORAI, S., SINGH, A. P., KUMARI, A., GHOSH, T., ET AL. (2023). Impacts of salinity stress on crop plants: improving salt tolerance through genetic and molecular dissection. *Front. Plant Sci.* 14.
- BAETHGEN, W. E., & ALLEY, M. M. (1989). A manual colorimetric procedure for measuring ammonium nitrogen in soil and plant Kjeldahl digests. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 20(9-10), 961-969. <https://doi.org/10.1080/00103628909368129>
- BARCELOS, E.; RIOS, S. A.; CUNHA, R. N.; LOPES, R.; MOTOIKE, S. Y.; BABIYCHUK, E.; KUSHNIR, S. Oil palm natural diversity and the potential for yield improvement. *Frontiers in Plant Science*, v. 6, p. 190, 2015.
- BASIRON, Y. Palm oil production through sustainable plantations. *European Journal of Lipid Science and Technology*, v. 109, n. 4, p. 289-295, 2007.
- BATES, L.S., WALDREN, R.P. & TEARE, I.D. Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant Soil* 39, 205–207 (1973). <https://doi.org/10.1007/BF00018060>
- BATISTA-SILVA, W., HEINEMANN, B., RUGEN, N., NUNES-NESI, A., ARAÚJO, W. L., & BRAUN, H. P. The role of amino acid metabolism during abiotic stress release., 2019, 42. *Plant Cell Environ.* DOI: <https://doi.org/10.1111/pce.13518>, 1630-1644.
- BRADFORD, M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*, v. 72, p. 248-254, 1976.
- CALVO-POLANCO, M., SANCHEZ-ROMERA, B., & AROCA, R. (2014). Mild salt stress conditions induce different responses in root hydraulic conductivity of *Phaseolus vulgaris* over-time. *PloS one*, 9(3), e90631.
- CATALDO, D. A.; HAROON, M.; SCHRADER, L. E.; YOUNGS, V. L. Rapid colorimetric determination of nitrate in plant tissue by nitration of salicylic acid. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, v. 6, n. 1, p. 71-80, 1989.

- CHAVES FILHO, J. T., & STACCIARINI-SERAPHIN, E. L. I. A. N. E. (2001). Alteração no potencial osmótico e teor de carboidratos solúveis em plantas jovens de lobeira (*Solanum lycocarpum* St.-Hil.) em resposta ao estresse hídrico. **Brazilian Journal of Botany**, 24, 199-204.
- CHE RADZIAH, C. M. Z.; NUR SYUHADA, A. Z.; AHMAD PARVEEZ, G. K. Current status and future prospects of oil palm (*Elaeis guineensis*) tissue culture. **Frontiers in Plant Science**, v. 11, p. 723, 2020.
- CHICONATO, D. A. (2016). Estresse salino em plantas jovens de cana-de-açúcar: respostas bioquímicas e fisiológicas. **UNESP/FCAV**. 2016.
- CORLEY, R. H. V.; TINKER, P. B. *The oil palm*. John Wiley & Sons, 2016.
- CORREIA, M., & MITTAL, N. (2014). Cloud Computing Dependability: Report and Extended Papers of the Second International Workshop on Dependability Issues in Cloud Computing. **ACM SIGOPS Operating Systems Review**, 48(2), 1-2.
- COSTA, L. F. da. (2024). Tolerância ao estresse salino da alface e da rúcula em diferentes sistemas hidropônicos. **Universidade Federal do Recôncavo da Bahia**. UFRB Repositório Institucional. https://www.ufrb.edu.br/pgea/images/Teses/Leandro_TESE.pdf
- DARLAN, N. H.; RISMADI, Y.; MAAROUF, R.; YUDISTIRA, H. The response of *Elaeis guineensis* (oil palm) seedling towards salinity stress. In: **IOP CONFERENCE SERIES: EARTH AND ENVIRONMENTAL SCIENCE**. v. 183, n. 1, p. 012021, 2018.
- DARLAN, Y. et al. Physiological and molecular responses of oil palm (*Elaeis guineensis*) seedlings to salinity stress. **Journal of Plant Physiology**, v. 231, p. 272-282, 2018.
- DHANSU, P., KUMAR, R., KUMAR, A., VENGAVASI, K., RAJA, A. K., VASANTHA, S., ... & PANDEY, S. K. (2022). Differential physiological traits, ion homeostasis and cane yield of sub-tropical sugarcane varieties in response to long-term salinity stress. **Sustainability**, 14(20), 13246.
- DIAS, N. DA S., BLANCO, F. F., SOUZA, E. R., FERREIRA, J. F. DA S., SOUSA NETO, O. N., & QUEIROZ, I. S. R. (2016). *Efeitos dos sais na planta e tolerância das culturas à salinidade*. **INCTSal**. https://www.ars.usda.gov/arsuserfiles/20361500/pdf_pubs/P2542.pdf
- DOURADO, P. R. M., DE SOUZA, E. R., SANTOS, M. A. D., LINS, C. M. T., MONTEIRO, D. R., PAULINO, M. K. S. S., & SCHAFFER, B. (2022). Stomatal regulation and osmotic adjustment in sorghum in response to salinity. **Agriculture**, 12(5), 658.
- DUBOIS, M., GILLES, K.A., HAMILTON, J.K., REBERS, P.A. and SMITH, F. (1956) Colorimetric Method for Determination of Sugars and Related Substances. **Analytical Chemistry**, 28, 350-356. <http://dx.doi.org/10.1021/ac60111a017>
- EL MOUKHTARI, A., CABASSA-HOURTON, C., FARSSI, M., & SAVOURÉ, A. (2020). How does proline treatment promote salt stress tolerance during crop plant development?. **Frontiers in plant science**, 11, 1127.

FAIRHURST, T. AND HÄRDTER, R. Oil palm: management for large and sustainable yields, (iv + 382 pp.), **Potash & Phosphate Institute**, Oil palm: management for large and sustainable yields., (2003)

FAO. *The State of the World's Land and Water Resources for Food and Agriculture (SOLAW) – Systems at breaking point*. Roma: FAO, 2022.

FERNANDES, M. S., ZONTA, E., BUCHER, C. A., BUCHER, C. P. C., MOURA, O. V. T. DE, SANTOS, O. A. Q. DOS, FERREIRA, N. DOS S., ALMEIDA, L. C. H., GOMES, L. B. E., SILVA, C. S. R. DE A., DIAS, A. C., & PEREIRA, E. G. (2022). Estresse salino no crescimento inicial e metabolismo de nitrogênio em plantas de arroz (*Oryza sativa* L.). **Anais do Congresso Técnico-Científico da Engenharia e da Agronomia (CONTECC)**. <https://doi.org/10.22533/at.ed.0071925111>

FERREIRA, D. R. C.; MUNIZ, A. W.; SOFIATTI, V. Ion homeostasis and oxidative metabolism in cotton genotypes under salinity stress. *Acta Physiologiae Plantarum*, v. 43, n. 4, p. 1-14, 2021.

FLOWERS, T. J.; COLMER, T. D. Plant salt tolerance: physiological mechanisms and adaptation strategies. In: *Plant Abiotic Stress*. Springer, 2015. p. 1-24.

FLOWERS, T. J.; GALAL, H. K.; BROMHAM, L. Evolution of halophytes: multiple origins of salt tolerance in land plants. *Functional Plant Biology*, v. 42, n. 5, p. 391-412, 2015.

FORTUNATO, S., NIGRO, D., LASORELLA, C., MARCOTULI, I., GADAETA, A., & DE PINTO, M. C. (2023). The role of glutamine synthetase (GS) and glutamate synthase (GOGAT) in the improvement of nitrogen use efficiency in cereals. *Biomolecules*, 13(12), 1771.

FOUGERE, F., LE RUDULIER, D., & STREETER, J. G. (1991). Effects of salt stress on amino acid, organic acid, and carbohydrate composition of roots, bacteroids, and cytosol of alfalfa (*Medicago sativa* L.). *Plant physiology*, 96(4), 1228-1236.

GIRI, J. (2011). Glycinebetaine and abiotic stress tolerance in plants. *Plant signaling & behavior*, 6(11), 1746-1751.

GONZÁLES, H. H. S., PEÑUELAS-RUBIO, O., ARGENTEL-MARTÍNEZ, L., PONCE, A. L., ANDRADE, M. H. H., HASANUZZAMAN, M., ... & TEODORO, P. E. (2021). Salinity effects on water potential and the normalized difference vegetation index in four species of a saline semi-arid ecosystem. *PeerJ*, 9, e12297.

GONZÁLEZ L, GONZÁLEZ-VILAR M. Determination of relative water content. In: Roger MJR (ed) Handbook of plant ecophysiology techniques. **Kluwer Academic Publishers**, Dordrecht, pp 207–212. 2001.

GRIEVE, C.M. and GRATTAN, S.R. (1983) Rapid Assay for Determination of Water Soluble Quaternary Ammonium Compounds. *Plant and Soil*, 70, 303-307. <https://doi.org/10.1007/BF02374789>

- GUO, Q., HAN, J., LI, C., HOU, X., ZHAO, C., WANG, Q., ... & MUR, L. A. (2022). Defining key metabolic roles in osmotic adjustment and ROS homeostasis in the halophyte *Karelinia caspia* under salt stress. *Physiologia Plantarum*, 174(2), e13663.
- HAGEMAN, R. H., & Hucklesby, D. P. [45] Nitrate reductase from higher plants. In *Methods in enzymology* (Vol. 23, pp. 491-503). Academic Press. (1971).
- HAYAT, S., HAYAT, Q., ALYEMENI, M. N., WANI, A. S., PICHTEL, J., & AHMAD, A. (2012). Role of proline under changing environments: a review. **Plant signaling & behavior**, 7(11), 1456-1466.
- HE, J., ZHUANG, Y., LI, C., SUN, X., ZHAO, S., MA, C., ... & ZHOU, H. (2021). SIMP1 modulates salt tolerance by elevating ERAD efficiency through UMP1A-mediated proteasome maturation in plants. **New Phytologist**, 232(2), 625-641.
- HELDT, H-W. Plant Biochemistry. 3. ed. Amsterdam: Elsevier Academic Press, 2005.
- HMIDI, D., ABDELLY, C., ATHAR, H. U. R., ASHRAF, M., & MESSEDI, D. (2018). Effect of salinity on osmotic adjustment, proline accumulation and possible role of ornithine- δ -aminotransferase in proline biosynthesis in *Cakile maritima*. **Physiology and molecular biology of plants**, 24(6), 1017-1033.
- HNILIČKOVÁ, H., HNILIČKA, F., MARTINKOVÁ, J., & KRAUS, K. (2017). Effects of salt stress on water status, photosynthesis and chlorophyll fluorescence of rocket. **Plant, Soil and Environment**, 362–367. <https://doi.org/10.17221/398/2017-pse>
- HU, L., HU, T., ZHANG, X., PANG, H., & FU, J. (2012). Exogenous glycine betaine ameliorates the adverse effect of salt stress on perennial ryegrass. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, 137(1), 38-46.
- HUSSAIN, N., SOHAIL, Y., SHAKEEL, N., JAVED, M., BANO, H., GUL, H. S., ... & AJAJ, R. (2022). Role of mineral nutrients, antioxidants, osmotic adjustment and PSII stability in salt tolerance of contrasting wheat genotypes. **Scientific Reports**, 12(1), 12677.
- JANTASURIYARAT, C.; WAHID, P.; LI, W. Q.; VICHUKIT, S. Physiological responses of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) seedlings to salinity stress. **Asian Journal of Plant Sciences**, v. 4, n. 4, p. 374-381, 2005.
- JUNGHANS, T.G. & MOSQUIM, P.R. 1995. Atividade da sintetase da glutamina e sintase do glutamato em explantes de frutos de soja sob diferentes fontes de nitrogênio. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal** 71:67-74.
- KLAR, A. E., VILLA NOVA, N. A., MARCOS, Z. Z., & CERVELLINI, A. (1966). Determinação da umidade do solo pelo método das pesagens. **Anais da Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz**, 23, 15-30.
- KOBAYASHI, E. S., SAKAI, E., SILVA, E. A. D., ARRUDA, F. B., SILVEIRA, J. M. D. C., SOUZA, P. S. D., & PIRES, R. C. D. M. (2008). Variação sazonal do potencial da água nas folhas de cafeiro em Mococa, SP. **Bragantia**, 67, 421-428.

- Kuki, K. N. (1997). Efeito de estresses hídrico e salino sobre algumas espécies nativas da restinga. **Universidade Federal de Viçosa**, 2017.
- LACERDA, J. J. (2016). Estresse salino e seus efeitos no crescimento inicial de clones de *Eucalyptus spp.* (Doctoral dissertation, **Dissertação—Mestrado em Agronomia**, Área de Concentração em Fitotecnia). Vitória da Conquista—BA: UESB. 122p).
- LIMA, M. D. G. D. S., LOPES, N. F., BACARIN, M. A., & MENDES, C. R. (2004). Efeito do estresse salino sobre a concentração de pigmentos e prolina em folhas de arroz. **Bragantia**, 63, 335-340.
- LIU, C., JIANG, X., & YUAN, Z. (2024). Plant Responses and Adaptations to Salt Stress: A Review. **Horticulturae**, 10 (11), 1221. <https://doi.org/10.3390/horticulturae10111221>
- LOBO, A. K. M., MARTINS, M. D. O., LIMA NETO, M. C., BONIFÁCIO, A., & SILVEIRA, J. A. G. D. (2011). Compostos nitrogenados e carboidratos em sorgo submetido à salinidade e combinações de nitrato e amônio. **Revista Ciência Agronômica**, 42, 390-397.
- MA, J., CIRILLO, V., ZHANG, D., MAGGIO, A., WANG, L., XIAO, X., & YAO, Y. (2020). Regulation of ammonium cellular levels is an important adaptive trait for the euhalophytic behavior of *Salicornia europaea*. **Plants**, 9(2), 257.
- MANSOUR, M. M. F., & HASSAN, F. A. (2022). How salt stress-responsive proteins regulate plant adaptation to saline conditions. **Plant Molecular Biology**, 108(3), 175-224.
- MARQUES, D. *Estresse mineral induzido por fertilizantes potássicos em plantas de berinjela (*Solanum melogena l.*) e seu efeito sobre parâmetros agronômicos e metabólicos.* 2009. 168f (Doctoral dissertation, Dissertação (Mestrado em Agronomia/Horticultura)-**Faculdade de Ciências Agronômicas da UNESP**. Botucatu).
- MARSCHNER, H. **Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants**. 3. ed. London: Academic Press, 2011.
- MATOH, T.; TAKAHASHI, E.; USAMI, A. Demonstration of glutamate synthase activity in rice roots. **Plant Physiology**, v. 65, n. 1, p. 118-121, 1980.
- MEHTA, D., & VYAS, S. (2023). Comparative bioaccumulation of osmoprotectants in saline stress tolerating plants: A review. **Plant Stress**, 9, 100177.
- MORAIS, D. L. D., VIÉGAS, R. A., SILVA, L. M., LIMA JR, A. R., DA COSTA, R. C., ROCHA, I., & SILVEIRA, J. A. Acumulação de íons e metabolismo de N em cajueiro anão em meio salino. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, 11, 125-133. (2007).
- MUNNS, R.; TESTER, M. Mechanisms of salinity tolerance. **Annual Review of Plant Biology**, v. 59, p. 651-681, 2008.
- NANDY, D. P., & GHOSE, M. O. N. O. R. A. N. J. A. N. (2003). Estimation of osmotic potential and free amino acids in some mangroves of the Sundarbans, India. **Acta Botanica Croatica**, 62(1), 37-45.

- NEGRÃO, S.; SCHMÖCKEL, S. M.; TESTER, M. Evaluating physiological responses of plants to salinity stress. *Annals of Botany*, v. 119, n. 1, p. 1-11, 2017.
- OLIVEIRA, L. A. A., BARRETO, L. P., BEZERRA NETO, E., SANTOS, M. V. F. D., & COSTA, J. D. C. A. (2006). Solutos orgânicos em genótipos de sorgo forrageiro sob estresse salino. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 41, 31-35.
- PARIDA, A. K.; DAS, A. B. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, v. 60, n. 3, p. 324-349, 2005.
- PASSAMANI, Lucas Zanchetta. Estresse salino in vitro de cana-de-açúcar: crescimento, proteômica e análise de carboidratos e poliaminas. 2015. Dissertação (Mestrado em Biociências e Biotecnologia) – Centro de Biociências e Biotecnologia, **Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro**, Campos dos Goytacazes, 2015. p. 21.14.
- PEÑA CALZADA, K., OLIVERA VICIEDO, D., HABERMANN, E., CALERO HURTADO, A., LUPINO GRATÃO, P., DE MELLO PRADO, R., & RODRÍGUEZ, J. C. (2022). Exogenous application of amino acids mitigates the deleterious effects of salt stress on soybean plants. *Agronomy*, 12(9), 2014.
- PEOPLES, M. B., FAIZAH, A. W., REAKASEM, B. e HERRIDGE, D. F. 1989. Methods for evaluating nitrogen fixation by nodulated legumes in the field. **Australian Centre for International Agricultural Research Canberra**. p. 76.
- PERRIN, R. M.; VAN DE VIJVER, C. A.; DEVOS, K. M.; MOORE, G.; TANKSLEY, S. D. Linkage mapping of Rphq2, a gene conferring partial resistance to the Hessian fly (*Mayetiola destructor*) in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, v. 116, n. 8, p. 1065-1074, 2008.
- PINHEIRO, H. A., SILVA, J. V., ENDRES, L., FERREIRA, V. M., DE ALBUQUERQUE CÂMARA, C., CABRAL, F. F., & DOS SANTOS FILHO, B. G. (2008). Leaf gas exchange, chloroplastic pigments and dry matter accumulation in castor bean (*Ricinus communis* L) seedlings subjected to salt stress conditions. *Industrial crops and products*, 27(3), 385-392.
- RHEBERGEN, T., FAIRHURST, T., WHITBREAD, A., GILLER, K. E., & ZINGORE, S. (2018). Yield gap analysis and entry points for improving productivity on large oil palm plantations and smallholder farms in Ghana. *Agricultural Systems*, 165, 14-25.
- RHODES, D., RENDON, G.A., STEWART, G.R. 1975. The control of glutamine synthetase level in *Lemna minor* L. *Planta* 125:201-211.
- ROBBINS, N. S.; PHARR, D. M. Regulation of invertase in sink and source tissues of sugarcane. *Plant Physiology*, v. 87, n. 3, p. 709-713, 1988.
- ROBINSON, S. P.; STITT, M.; MILLHOUSE, J. Regulation of Sucrose Synthesis in Spinach in the Light. *Plant Physiology*, v. 88, n. 3, p. 891-896, 1988.
- SAMBANTHAMURTHI, R. et al. Genetic improvement of oil palm: achievements and challenges. *Plant Biotechnology Journal*, v. 7, n. 5, p. 527-536, 2009.

SANEOKA H., NAGASAKA C., HAHN D. T., YANG W. J., PREMACHANDRA G. S., JOLY R. J., RHODES D. Salt Tolerance of Glycinebetaine-Deficient and -Containing Maize Lines, **Plant Physiology**, Volume 107, Issue 2, February 1995, Pages 631–638, <https://doi.org/10.1104/pp.107.2.631>

SANTOS, T. B., RIBAS, A. F., DE SOUZA, S. G. H., BUDZINSKI, I. G. F., & DOMINGUES, D. S. (2022). Physiological responses to drought, salinity, and heat stress in plants: a review. **Stresses**, 2(1), 113-135.

SCHOSSLER, T. R., MACHADO, D. M., ZUFFO, A. M., ANDRADE, F. D., & PIAUILINO, A. C. (2012). Salinidade: efeitos na fisiologia e na nutrição mineral de plantas. **Enciclopédia biosfera**, 8(15), 1563-1578.

SHABALA, S.; MUNNS, R. Salinity stress: physiological constraints and adaptive mechanisms. **Plant Stress Physiology**, v. 2, p. 24-63, 2017.

SHEN, S., PAN, L., LI, J., WANG, J., AHMAD, I., LIU, H., BAI, Y., KANG, B., YIN, J., GAO, Y., LU, Y., & WANG, X. (2025). O envolvimento do metabolismo de aminoácidos nos mecanismos de adaptação à tolerância ao sal em *Medicago sativa* e *Medicago truncatula*. **Plants**, 14 (6), 929. <https://doi.org/10.3390/plants14060929>

SHRIVASTAVA, P., & KUMAR, R. (2014). "Soil salinity: A serious environmental issue and plant growth promoting bacteria as one of the tools for its alleviation." **Saudi Journal of Biological Sciences**, 22(2), 123-131. DOI: 10.1016/j.sjbs.2014.12.001.

SILVA, E. N. D., SILVEIRA, J. A. G., RODRIGUES, C. R. F., LIMA, C. S. D., & VIÉGAS, R. A. (2009). Contribuição de solutos orgânicos e inorgânicos no ajustamento osmótico de pinhão-manso submetido à salinidade. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, 44, 437-445.

SILVA, P. A. et al. Leaf gas exchange and multiple enzymatic and non-enzymatic antioxidant strategies related to drought tolerance in two oil palm hybrids. **Trees - Structure and Function**, v. 30, n. 1, p. 203–214, 1 fev. 2016.

SILVA, T. J. A., SANTOS, M. N. F., PACHECO, A. B., BONFIM-SILVA, E. M., & DUARTE, T. F. (2020). Evaluation of alternative method and conductivimeters in determining the soil electrical conductivity. **Revista Brasileira de Agricultura Irrigada**, (3987–3996), **INOVAGRI**, 2020. doi:10.7127/rbai.v14n101154

SIMÕES, W. L., COELHO, D. S., MESQUITA, A. C., CALGARO, M., & SILVA, J. S. D. (2020). Physiological and biochemical responses of sugarcane varieties to salt stress. **Revista Caatinga**, 32, 1069-1076.

SINGH, P., CHOUDHARY, K. K., CHAUDHARY, N., GUPTA, S., SAHU, M., TEJASWINI, B., & SARKAR, S. (2022). Salt stress resilience in plants mediated through osmolyte accumulation and its crosstalk mechanism with phytohormones. **Frontiers in Plant Science**, 13, 1006617.

SINGH, P., CHOUDHARY, K. K., CHAUDHARY, N., GUPTA, S., SAHU, M., TEJASWINI, B., & SARKAR, S. (2022). Salt stress resilience in plants mediated through osmolyte

- accumulation and its crosstalk mechanism with phytohormones. **Frontiers in Plant Science**, 13, 1006617.
- SMART, R. E., & BINGHAM, G. E. Rapid estimates of relative water content. **Plant physiology**, 1974, 53(2), 258-260.
- SOLEIMANI, A. et al. Salt tolerance in plants: molecular mechanisms and applications. **Physiology and Molecular Biology of Plants**, v. 26, n. 4, p. 695-713, 2020.
- SONG, J., YANG, J., & JEONG, B. R. (2022). Alleviation of ammonium toxicity in salvia splendens 'Vista Red' with silicon supplementation. **Toxics**, 10(8), 446.
- SOUZA, R. P., MACHADO, E. C., SILVEIRA, J. A. G., & RIBEIRO, R. V. (2011). Fotossíntese e acúmulo de solutos em feijoeiro caupi submetido à salinidade. **Pesquisa agropecuária brasileira**, 46, 586-592.
- STAVI, I., THEVS, N., & PRIORI, S. (2021). Soil salinity and sodicity in drylands: A review of causes, effects, monitoring, and restoration measures. **Frontiers in Environmental Science**, 9, 712831.
- STITT, M.; GIBON, Y.; LARHER, F.; PRADET, A. Enzymatic Measurement of Metabolites in Extracts of Plant Tissues. In: Methods in Enzymology. v. 174. **Academic Press**, 1989. p. 518-552.
- TAFFOUO, V. D., NOUCK, A. E., NYEMENE, K. P., TONFACK, B., MEGUEKAM, T. L., & YOUMBI, E. (2017). Effects of salt stress on plant growth, nutrient partitioning, chlorophyll content, leaf relative water content, accumulation of osmolytes and antioxidant compounds in pepper (*Capsicum annuum* L.) cultivars. **Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca**, 45(2), 481-490.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E.; MØLLER, I. M.; MURPHY, A. Plant Physiology and Development. 6. ed. **Sunderland: Sinauer Associates**, 2017.
- TONIN, G.S. Influência da fonte de nitrogênio na atividade de enzimas envolvidas no processo de assimilação de amidas e ureídeos em cotilédones imaturos de soja mantidos em cultura. Tese (Doutorado em Fisiologia Vegetal). Campinas, SP: **Universidade Estadual de Campinas**, 1988, 149 p.
- TRETHWEY, R. N.; AP REES, T. Starch metabolism in developing wheat grains. **The Plant Journal**, v. 15, n. 1, p. 109-118, 1998.
- VAN HANDEL, E. Direct microdetermination of sucrose. **Analytical Biochemistry**, v. 22, n. 2, p. 280-283, 1968
- VIEIRA, G., MANTOVANI, E., SEDIYAMA, G., CECON, P., DELAZARI, F. (2013). Época de interrupção da irrigação na cultura da cana-de-açúcar. **IRRIGA**, 18(3), 426-441. <https://doi.org/10.15809/irriga.2013v18n3p426>

- VIEIRA, J. R.; SOFIATTI, V.; MILANI, M.; CARVALHO, L. P.; SILVA, J. V. Physiological and biochemical responses of cotton genotypes to salinity stress. *Genetics and Molecular Research*, v. 19, n. 1, 2020.
- VIEIRA, L. R., SILVA, V. N. B., CASARI, R. A. D. C. N., CARMONA, P. A. O., SOUSA, C. A. F. D., & SOUZA JUNIOR, M. T. (2020). Morphophysiological responses of young oil palm plants to salinity stress. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 55, e01835.
- WANG, H., TANG, X., WANG, H., & SHAO, H. B. (2015). Proline accumulation and metabolism-related genes expression profiles in *Kosteletzky virginica* seedlings under salt stress. *Frontiers in Plant Science*, 6, 792.
- WEATHERBURN, M. (1967). Phenol-hypochlorite reaction for determination of ammonia. *Analytical chemistry*, 39(8), 971-974.
- WILLADINO, L.; CAMARA, T. Tolerância das plantas à salinidade: aspectos fisiológicos e bioquímicos. *Encyclopédia Biosfera*, v. 6, n. 11, 2010.
- XU, G., FAN, X., & MILLER, A. J. Plant nitrogen assimilation and use efficiency. *Annual review of plant biology*, 63(1), 153-182. (2012).
- YAN, L., LU, M., RIAZ, M., TONG, K., YU, H., GAO, G., & NIU, Y. (2025). Exogenous proline enhances salt acclimation in soybean seedlings: Modifying physicochemical properties and controlling proline metabolism through the ornithine-glutamate dual pathway. *Ecotoxicology and environmental safety*, 294, 118012.
- YIN, Y. G., KOBAYASHI, Y., SANUKI, A., KONDO, S., FUKUDA, N., EZURA, H., ... & MATSUKURA, C. (2010). Salinity induces carbohydrate accumulation and sugar-regulated starch biosynthetic genes in tomato (*Solanum lycopersicum* L. cv. 'Micro-Tom') fruits in an ABA-and osmotic stress-independent manner. *Journal of experimental botany*, 61(2).
- ZHU, J. K. Abiotic stress signaling and responses in plants. *Cell*, v. 167, n. 2, p. 313-324, 2016.
- ZHU, M., LI, Q., ZHANG, Y., ZHANG, M., & LI, Z. (2022). Glycine betaine increases salt tolerance in maize (*Zea mays* L.) by regulating Na⁺ homeostasis. *Frontiers in Plant Science*, 13, 978304.
- ZHU, Y. J., KOMOR, E., & MOORE, P. H. (1997). Sucrose accumulation in the sugarcane stem is regulated by the difference between the activities of soluble acid invertase and sucrose phosphate synthase. *Plant Physiology*, 115(2), 609-616.
- ZILLI, C. G., BALESTRASSE, K. B., YANNARELLI, G. G., POLIZIO, A. H., SANTA-CRUZ, D. M., & TOMARO, M. L. (2008). Heme oxygenase up-regulation under salt stress protects nitrogen metabolism in nodules of soybean plants. *Environmental and experimental botany*, 64(1), 83-89.
- ŽIVANOVIĆ, B., MILIĆ KOMIĆ, S., TOSTI, T., VIDOVIĆ, M., PROKIĆ, L., & VELJOVIĆ JOVANOVIĆ, S. (2020). Leaf soluble sugars and free amino acids as important components of abscisic acid—Mediated drought response in tomato. *Plants*, 9(9), 1147.