

EFEITO DA SALINIDADE SOBRE AS PLANTAS

Bruno dos Santos Esteves^{1,3} & Marina Satika Suzuki^{2,3}

Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. Av. Alberto Lamego, 2000, Pq. Califórnia. 28013-602. Campos dos Goytacazes, RJ, Brasil. Tel: 55 22 27261472

Laboratório de Ciências Ambientais – Centro de Biociências e Biotecnologia – Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. Av. Alberto Lamego, 2000, Pq. Califórnia. 28013-602. Campos dos Goytacazes, RJ, Brasil. Tel: 55 22 27261469

E-mails: ¹brunosnts@yahoo.com.br; ²marina@uenf.br

RESUMO

As plantas sujeitas a estresse salino por vezes toleram mudanças nestas condições em seu ambiente. A capacidade destes organismos em tolerar sais é determinada pelas múltiplas vias bioquímicas que promovem a retenção e/ou a aquisição de água, resguardando as funções fotossintéticas e conservando a homeostase iônica. É necessário compreender essas vias que levam à síntese de metabólitos ativos osmoticamente, aminoácidos específicos a esse estresse e algumas espécies reativas de oxigênio que podem controlar o fluxo de íons e água. A aptidão das plantas em se desintoxicar destes radicais livres em condições de estresse salino representa, provavelmente, um custo energético muito elevado. Muitas espécies tolerantes a salinidade acumulam metabólitos que realizam funções cruciais como osmoprotetores. A síntese destes compostos pode ser relacionada ao estresse induzido pela condição de salinidade. Nesta revisão, o enfoque foi mostrar a resposta das plantas ao estresse salino, salientando os aspectos fisiológicos e bioquímicos deste estresse. Embora haja uma série de informações para demonstrar a complexa tolerância ao estresse salino, ainda é difícil usar um critério específico para a identificação deste problema para uma variedade de espécies. Deste modo, o trabalho vem a auxiliar em estudos posteriores a avaliar a importância ecológica do estresse salino.

Palavras-chave: Estresse salino, NaCl, osmólitos, tolerância a salinidade, *Typha*.

ABSTRACT

PLANTS UNDER EFFECT OF SALINITY. Plants under salt stress can occasionally tolerate alterations in the environmental conditions. Salt tolerance in these organisms is determined by multiple biological traits that will determine their water retention and/or acquisition capacity in safeguarding photosynthetic functions and ionic homeostasis. Understanding the pathways of synthesis of osmotically active metabolites is needed, as well as those of relevant amino acids and free radicals that control the flow of ions and water. The ability of plants of eliminating osmotically active free radicals under salinity stress must cost them much energy. Many species of plants that are tolerant to high salinity conditions accumulate certain metabolites that work as osmoprotectants. The synthesis of these compounds may be directly related with the stress generated by high salinity conditions. The main goal of the present review was to illustrate the response of plants to salt stress, while focusing on physiological and biochemical aspects of this stress. Although there is much available information on the complexity of salt stress tolerance, the choice of a specific parameter to measuring this stress in many species is still difficult. In this context, the present review can aid future studies in evaluating the ecological importance of salt stress.

Keywords: Salt stress, NaCl, osmolytes, salinity tolerance, *Typha*.

SALINIDADE EM PLANTAS

A salinização é um fator limitante para o desenvolvimento e produtividade de plantas (Allakhverdiev *et al.* 2000) e vem afetando os recursos hídricos de zonas áridas, semi-áridas e mediterrâneas. Dois tipos de salinização têm

sido identificados (Williams 1987): primária e secundária. A salinização primária é um processo natural onde ocorrem poucas chuvas, elevada evaporação e acumulação gradual de íons oriundos do intemperismo. Em contrapartida, a salinização secundária resulta de um evento antrópico ligado ao ambiente marinho. A irrigação com água salobra

(Pasternak & De Malach 1995) e a abertura de barras de areia de lagoas costeiras são exemplos de salinização secundária. Atualmente, a salinização não é somente um problema para áreas continentais agrárias, mas também para áreas alagáveis costeiras, devido à entrada de água salgada e excessiva extração da água de rios para irrigação e usos urbanos (SEAC 1996). Estas alterações provocadas pelo aumento na concentração de sais podem desencadear processos de competição e extinção das espécies ali viventes.

Ao longo dos últimos anos de estudo, os efeitos da salinização sobre o crescimento e distribuição de recursos nas plantas tem sido mais bem compreendidos. A salinidade afeta o desempenho das plantas através de déficit de água, toxidez provocadas por íons, desequilíbrio nutricional (Munns & Termaat 1986) e indiretamente mediando competições inter-específicas (Pennings & Callaway 1992). As conseqüências lesivas da elevada salinidade foram notadas na planta inteira, resultando em morte ou diminuição da produtividade. Assim, como em resposta aos danos causados pelo excesso de sal, muitas plantas ampliaram os mecanismos de tolerância através de exclusão e/ou compartimentalização de sais.

Durante o efeito da salinidade, determinados processos são danificados, tais como: síntese de proteínas, metabolismo de lipídios e fotossíntese. Uma das respostas iniciais é a redução da expansão da superfície foliar, acompanhado de uma intensificação do estresse (Wang & Nil 2000). Este efeito promove redução nas concentrações de carboidratos, que são a base necessária para o desenvolvimento celular. As respostas biológicas a alta salinidade em plantas têm sido mais discutidas (Munns 2005, Ehret & Plant 1999, Zhu 2002). Estes estudos analisaram características fisiológicas, moleculares e bioquímicas das respostas complexas ao estresse salino dos organismos.

As plantas têm diferenciado níveis de tolerância às concentrações letais de sais, utilizando-se de uma variedade de mecanismos entre as distintas espécies (Iyengar & Reddy 1996). Ainda que a mudança na concentração de sais da água ocasione um declínio no crescimento, a contribuição de processos subseqüentes como divisão, expansão e aceleração da morte celular não foram ainda bem elucidadas (Hasegawa *et al.* 2000).

TOLERÂNCIA A SALINIDADE PELAS PLANTAS

A tolerância à salinidade de plantas é a capacidade de desenvolverem e completarem seu ciclo de vida sobre um substrato que contém elevada concentração de sais solúveis (Flowers *et al.* 1977, Greenway & Munns 1980). Plantas que podem tolerar estas elevadas quantidades de sais na rizosfera sem afetar seu crescimento são denominadas halófitas (Flowers *et al.* 1977). Já plantas que não conseguem desenvolver-se sobre o substrato com elevado conteúdo de sais solúveis são as glicófitas (Cheeseman 1988). A vantagem das halófitas sobre as glicófitas advém da melhor atuação em novos mecanismos de tolerância, que proporcionam um manejo mais eficiente em acumular e compartimentar os solutos.

As plantas ampliaram seus mecanismos bioquímicos e moleculares para tolerar o estresse salino através de produtos e processos alternativos. Estes mecanismos atuam unidos (Iyengar & Reddy, 1996). As estratégias bioquímicas utilizadas incluem acumulação ou exclusão seletiva de íons, controle da entrada de íons pelas raízes e transporte para as folhas, compartimentalização de íons a nível celular (vacúolos) e estrutural (folhas), síntese de osmólitos, alterações nas vias fotossintéticas, modificações na estrutura de membrana, indução de enzimas antioxidantes e hormônios.

Os mecanismos de tolerância aos sais podem ser simples ou extremamente complexos. Os meios mais simples envolvem alteração de algumas vias bioquímicas. Os mais complexos envolvem maior proteção do sistema respiratório e fotossintético (Munns 1993), uso eficiente da água (Munns 2002), manutenção da parede celular (Winicov 1998) e cromossomos (Botella *et al.* 1994). Alguns destes mecanismos para manutenção das plantas citados no texto serão melhor elucidados a seguir.

REGULAÇÃO DOS ÍONS E SEU EFEITO NAS PLANTAS

As plantas, de um modo geral, tanto glicófitas quanto halófitas, não podem tolerar grandes quantidades de sal no citoplasma e, por isso ocorrem em lugares com baixas concentrações de íons (Gorham *et al.* 1981). A

entrada e compartimentalização dos íons são decisivas não somente para o desenvolvimento da planta, mas também para sua sobrevivência no ambiente salino (Adams *et al.* 1992), devido aos distúrbios suscitados pela salinidade na homeostase. Estes organismos restringem o excesso de íons nos vacúolos facilitando suas funções metabólicas (Zhu 2003).

As plantas sob condição de salinização limitam a entrada de Na^+ ou acumulam este íon em seus tecidos mais velhos, formando um ambiente estoque, que logo será eliminado (Warwick & Bailey 1997, Taiz & Zeiger 1998). O íon Na^+ é considerado potencialmente tóxico para as plantas (Kinraide 1999, Blumwald 2000). A remoção de Na^+ do citoplasma ou sua compartimentalização no vacúolo é realizada por proteínas antiporte Na^+/H^+ (Apse *et al.* 1999), que utilizam as bombas de H^+ para regular a expressão e atividade dos transportadores de K^+ e Na^+ (Zhu *et al.* 1993). Em baixas condições de salinidade, as plantas mantêm elevadas concentrações de K^+ e baixas concentrações de Na^+ no citosol. O K^+ é elevado em condições normais, pois é um íon móvel, que possui função osmótica, regulando a abertura e fechamento dos estômatos, auxiliando na ascensão capilar do NO_3^- no xilema e atuando na ativação enzimática (Taiz & Zeiger 1998). Contudo, o Na^+ é importante para algumas plantas que possuem o sistema C_4 , para regenerar o fosfoenolpiruvato, que se junta ao CO_2 iniciando a fixação de carbono (Taiz & Zeiger 1998).

O Ca^{+2} possui papel estrutural e regulador no metabolismo de plantas (Kiegle *et al.* 2000). Normalmente, atua como mensageiro secundário ativando uma proteína chamada calmodulina, que por sua vez ativa uma série de enzimas (Zhu 2002). Assim, o resultado do aumento de Ca^{+2} leva a transdução de sinais, que resulta em uma adaptação a salinidade (Mendoza *et al.* 1994, Knight *et al.* 1997), gerando um melhor manejo na eliminação e acúmulo de íons, reduzindo seus efeitos tóxicos (Liu & Zhu 1997). No entanto, apesar de ser um íon essencial para as plantas, o Ca^{+2} necessita ser conservado em baixas concentrações no citoplasma, pois é um sinalizador celular. Logo, o excesso de Ca^{+2} citosólico é controlado através de transporte apoplástico para compartimentos intercelulares (Knight *et al.* 1997).

A regulação do excesso de íons também pode ser realizada por secreções e a acumulações seletivas. As

secreções ocorrem através do desenvolvimento de estruturas celulares chamadas glândulas salinas. Estas glândulas secretam, notadamente, NaCl através das folhas e conservam a concentração dos íons internos em níveis basais (Hogarth 1999). A exclusão de íons também ocorre através das raízes, que regulam o conteúdo de sais em muitas halófitas (Levitt 1980). A acumulação seletiva de íons e/ou solutos capazes de manter o ajustamento osmótico, que ocorre através do transporte de massa, são indispensáveis para retenção de água (Taiz & Zeiger 1998).

O aumento do estresse salino causa a deficiência de diversos íons na planta (Khan *et al.* 1999, 2000). Lee & Liu (1999) demonstraram que a macroalga clorófito *Ulva fasciata*, que habita regiões entre marés, apresenta acúmulos crescentes de Na^+ , K^+ e Cl^- com incremento da salinidade. O aumento destes três íons induz acúmulo do aminoácido prolina, pois diminui a atividade de algumas enzimas e o conteúdo de Ca^{+2} . Estes resultados sugerem que, em *U. fasciata*, a perda de Ca^{+2} celular está associado com a indução do NaCl via acumulação de prolina.

O estresse causado pelo aumento de Na^+ e Cl^- em determinadas plantas, faz com que esses elementos sejam acumulados em maior quantidade nas folhas, seguidos pelas raízes (Parida *et al.* 2004a). Nesta situação, observa-se o efeito antagônico destes íons sobre o K^+ , que diminui, particularmente, nas folhas. Parida *et al.* (2004a) verificaram o aumento no conteúdo de Na^+ e Cl^- em folhas e raízes de *Bruguiera parviflora*, uma espécie normalmente encontrada em manguezais, todavia, sem alteração significativa dos níveis endógenos de K^+ e Fe^{2+} . Foi observada ainda a redução de Ca^{2+} e Mg^{2+} nas folhas, o que sugere um aumento na estabilidade da membrana e conteúdo de clorofila (Parida *et al.* 2004a). Segundo este estudo, os níveis Mg^{2+} não são afetados pela salinidade em raízes, apenas em folhas.

A disponibilidade de nutrientes é importante para manutenção da elevada produtividade de áreas salinas. Sistemas salinos tendem a ser eutróficos, tendo a capacidade de assimilar e estocar fósforo no sedimento (Nixon *et al.* 1996). O fósforo nestas regiões é facilmente disponível para as plantas, sendo o nitrogênio principal limitador. A indisponibilidade deste elemento é regulada por trocas físicas, químicas e biológicas. Um exemplo de atividade biológica é nitrato-redutase de folhas, que enfraquece em

muitas plantas sob estresse salino (AbdElBaki *et al.* 2000). O motivo primário desta redução é um efeito peculiar associado à presença de Cl⁻. Este efeito pode ser devido à redução da entrada do NO₃⁻ e conseqüentemente diminuição da sua disponibilidade nas folhas, ainda que o efeito direto deste ânion não seja descartado (Deane-Drummond & Glauss 1982, Flores *et al.* 2000).

A inibição da fixação biológica de nitrogênio, é provavelmente um efeito da salinização sobre a associação entre bactérias e plantas, o que reduz a nodulação (Elsheikh & Wood 1990). O declínio da atividade da nitrogenase e conteúdos de leghemoglobina têm sido descritos em estudos (Comba *et al.* 1998, Soussi *et al.* 1999). As plantas respondem ao estresse salino com a diminuição da assimilação de nitrogênio e biossíntese de aminoácidos (Popova *et al.* 2002).

BIOSSÍNTESE DE OSMÓLITOS PARA MINIMIZAR O ESTRESSE SALINO

Naturalmente, o citoplasma acumula compostos de baixo peso molecular, os osmólitos, para adequar o balanço iônico nos vacúolos, que pouco intervêm nas reações bioquímicas habituais das plantas (Hasegawa *et al.* 2000, Zhifang & Loescher 2003). No entanto, sob estresse, estas substâncias resguardam estruturas e sustentam o balanço osmótico na planta (Hasegawa *et al.* 2000). Compostos nitrogenados, açúcares e polióis são alguns exemplos de osmólitos (Singh *et al.* 2000, Khan *et al.* 2000, Wang & Nil 2000, Kerepesi & Galiba 2000).

No ajuste osmótico, os osmólitos facilitam a retenção de água no citoplasma e permitem o seqüestro de Na⁺ para o vacúolo ou apoplasto (Ashraf & Harris 2004). Estes compostos protegem as estruturas celulares através da sua interação com membranas, complexos protéicos ou enzimas. Os osmólitos são aptos em formar pontes de hidrogênio, que permitem a proteção destas macromoléculas contra os efeitos adversos do estresse iônico (Crowe *et al.* 1992).

Os polióis são alcoóis polihídricos (Clark *et al.* 2003), que apresentam um número considerável de cadeias de carbono produzidas a partir da assimilação de CO₂ com caráter ácido, e que executam algumas funções no metabolismo da planta, como: formação de chaperonas, osmorregulação e minimização do

efeito de espécies reativas de oxigênio (Smirnoff & Cumbes 1989, Bohnert *et al.* 1995). Existem formas de polióis acíclicas (manitol, glicerol e sorbitol) e cíclicas (pinitol e ononitol). Em geral, os polióis se acumulam no citoplasma de algumas halófitas, evitando distúrbios osmóticos causados pela elevada concentração de íons (Clark *et al.* 2003). Estes polióis podem ainda ser úteis no estoque do carbono sob condições ambientais adversas (Vernon *et al.* 1993).

O manitol é um álcool polihídrico, que atua como osmólito para minimizar o efeito da salinidade, sendo este fato comprovado em estudos relacionando o acúmulo deste álcool com a tolerância a salinidade (Zhifang & Loescher 2003). O pinitol é outro álcool polihídrico, que é sintetizado a partir de mio-inositol, tendo papel importante no ajuste osmótico intracelular entre o vacúolo e o citoplasma, além de atuar como redutor de espécies reativas de oxigênio (Bohnert & Jensen 1996). O acúmulo de pinitol tem sido registrado em plantas que habitam regiões costeiras como, *Honkenya peploides* e *Sesbania aculeata*, quando expostas à salinização (Ashraf & Harris 2004).

Dentre os vários compostos osmóticos orgânicos, os açúcares apresentam mais de 50% do potencial osmótico total em glicófitas submetidas à salinização (Ashraf & Harris 2004). Açúcares como glicose, frutose e sacarose atuam na osmoproteção, ajuste osmótico e estoque de carbono (Ashraf & Harris 2004). Contudo, o aumento do estresse salino reduz as concentrações destes açúcares em um grande número de plantas (Figura 1) (Kerepesi & Galiba 2000, Singh *et al.* 2000).

Acumulação de compostos nitrogenados em plantas é comumente relacionada à tolerância a salinidade (Mansour 2000). Existem alguns estudos sobre o acúmulo de aminoácidos livres e outros compostos nitrogenados sob estresse salino. Os aumentos do conteúdo de glicina-betaína na parte aérea e raízes são semelhantes sob estas condições de estresse (Khan *et al.* 2000). A maioria das plantas, freqüentemente, acumula na forma de aminoácidos, amidas, proteínas e poliaminas, sendo este conteúdo variável entre as espécies (Gadallah 1999, Mansour 2000, Meloni *et al.* 2001). Estes compostos atuam no ajuste osmótico, proteção de macromoléculas celulares, estocagem de nutrientes, manutenção do pH celular, desintoxicação de células e minimização dos efeitos das espécies reativas de oxigênio (Ashraf & Harris 2004).

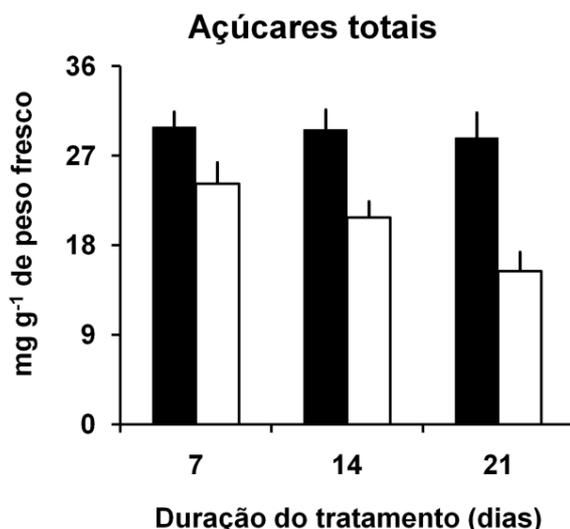


Figura 1. Efeito das diferentes concentrações de NaCl em diferentes períodos de tempo para açúcares totais de folhas de um espécie de manguezal, *Aegiceras corniculatum*. As barras verticais indicam erro padrão. Fonte: Parida *et al.* (2004b).

Figure 1. Effects of different NaCl concentrations over different time periods over total sugar concentrations in the leaves of a particular mangrove plant species, *Aegiceras corniculatum*. Vertical bars indicate standard error. Adapted from Parida *et al.* (2004b).

Muitas plantas acumulam prolina como um osmólito atóxico e protetor sob condições salinas (Figura 2) (Lee & Liu 1999, Muthukumarasamy *et al.* 2000). Elshintinawy & Elshourbagy (2001) verificaram que os aminoácidos mais abundantes (cisteína, arginina, metionina) constituem cerca de 55% dos aminoácidos livres, sendo estes reduzidos quando as plantas foram estressadas com NaCl. Já valina, isoleucina, aspartato e prolina aumentaram em resposta ao estresse provocado por NaCl.

ENZIMAS ANTIOXIDANTES E HORMÔNIOS INDUZIDOS POR ESTRESSE SALINO

Uma das conseqüências do estresse salino é dada pela produção excessiva de espécies reativas de oxigênio (ERO), tais como: superóxido (O_2^-), peróxido de hidrogênio (H_2O_2), hidroxila (OH^\cdot) e oxigênio singleto (1O_2) (Halliwell & Gutteridge 1985, Thompson *et al.* 1987). Estes ERO podem ter ação citotóxica, causando danos oxidativos aos lipídios (Fridovich 1986, Wise & Naylor 1987), proteínas e ácidos nucleicos (Fridovich 1986, Imlay & Linn 1988).

Durante a fotossíntese, as concentrações internas de oxigênio são mais elevadas (Steiger *et al.* 1977). Neste momento, os cloroplastos são organelas que originam vários ERO (Asada & Takahashi 1987). A enzima superóxido dismutase converte O_2^- para H_2O_2 , enquanto a catalase e uma variedade de

peroxidases catalisa a quebra de H_2O_2 (Chang *et al.* 1984). Embora a catalase seja aparentemente ausente em cloroplastos, o H_2O_2 pode ser desintoxicado em uma reação catalisada por uma peroxidase específica, freqüentemente presente em altos níveis nesta organela (Halliwell & Gutteridge 1986, Chen & Asada 1989, Asada 1992).

As plantas, quando sujeitas a estresses ambientais (elevada salinidade, déficit de água, luz intensa, temperaturas extremas, metais pesados, herbicidas e deficiências minerais), têm o balanço entre a produção de ERO e atividade de antioxidantes aumentada, resultando em prejuízos oxidativos (Wise & Naylor 1987, Spsychalla & Desborough 1990). Plantas com elevados níveis de antioxidantes, constitutivos e induzidos, têm mostrado maior resistência ao estresse oxidativo (Wise & Naylor 1987, Spsychalla & Desborough 1990). De um modo geral, a atividade das enzimas antioxidativas, como: catalase, superóxido dismutase, guaiacol peroxidase, glutaciona redutase e ascorbato peroxidase, aumenta sob estresse salino em plantas (Figura 3) (Lee *et al.* 2001, Mittova *et al.* 2002, 2003).

A elevada concentração de íons também incrementa os níveis de hormônios vegetais, tais como: ácido abscísico (AA) e citocininas (Aldesuquy 1998, Vaidyanathan *et al.* 1999). OAA é um dos responsáveis pela alteração de genes induzidos pelo estresse salino, sendo considerado o hormônio ligado ao estresse (de

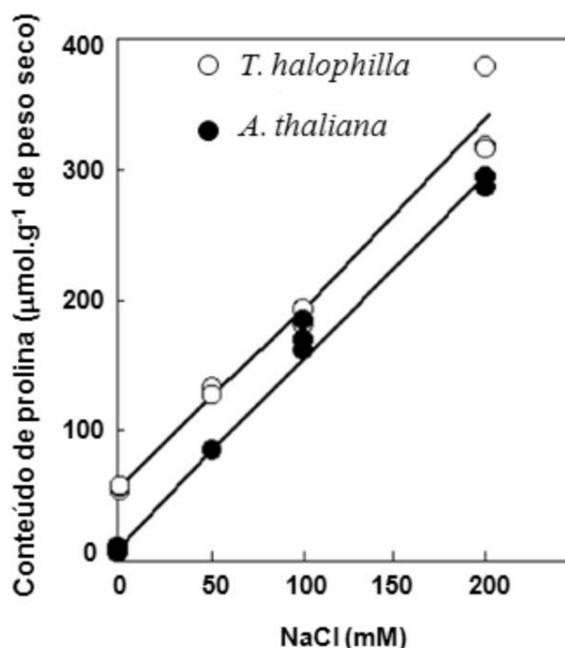


Figura 2. Conteúdo de prolina em *Tellungiella halophilla* e *Arabidopsis thaliana* expostas a diferentes concentrações de NaCl por 15 dias. Modificado de M'rah *et al.* (2007).

Figure 2. Amount of proline in *Tellungiella halophilla* and *Arabidopsis thaliana* exposed to different NaCl concentrations over a 15-day period. Adapted from M'rah *et al.* (2007).

Bruxelles *et al.* 1996). Evidências experimentais indicam que a regulação do crescimento da planta por AA pode iniciar reações fisiológicas em plantas em resposta ao estresse ambiental (Mizrahi *et al.* 1971, Prasad 1995). O AA participa de diversos processos fisiológicos nas plantas, incluindo estimulação de movimentos estomáticos, aumento de crescimento radicular, acúmulo de prolina e inibição de crescimento da parte aérea (Creelman *et al.* 1990). Este hormônio tem suavizado o efeito inibitório de NaCl sobre a fotossíntese e a translocação de assimilados (Popova *et al.* 1995). O AA também promove o fechamento dos estômatos alterando o fluxo de íons nas células-guardas sob condições de estresse (Dodd 2005). Além disso, muitas observações têm indicado que o estresse salino leva ao aumento do AA endógeno (Zeevaart & Creelman 1988, Dure *et al.* 1989). Chen *et al.* (2001) relataram ainda que o aumento de cálcio está associado ao incremento de AA em plantas sob estresse salino, contribuindo para a manutenção da integridade das suas membranas.

As citocininas constituem uma classe de fitormônios considerada antagonista de AA (Mizrahi *et al.* 1971). Enquanto o AA inibe a abertura de estômatos e expansão de cotilédones, as citocininas promovem estes eventos estruturais (Blackman & Davies 1984). A elevação do acúmulo de clorofila é causada por cito-

cininas, efeito oposto à senescência provocada por AA (Zeevaart & Creelman 1988). A síntese de RNA é estimulada pelo acréscimo exógeno de citocininas e a adição exógena de AA reverte o processo (Thomas *et al.* 1992). Os níveis de citocininas podem ser afetados pelo estresse salino, sendo as raízes as primeiras estruturas expostas ao estresse, iniciando a síntese deste hormônio (Thomas *et al.* 1992).

EFEITOS DA SALINIDADE NOS MECANISMOS MOLECULARES

A tolerância ao estresse salino requer uma série de adaptações integradas envolvendo sistemas celulares e metabólicos. Estas adaptações são as respostas para os métodos de análises moleculares avaliarem novos genes ligados a salinidade. A tolerância à salinidade é uma característica multigênica com uma grande quantidade de genes dividida em grupos funcionais diferentes, responsáveis pela minimização dos efeitos do excesso de sal (Munns 2005). Estes genes codificam proteínas fotossintéticas, proteínas ligadas ao transporte para o vacúolo, a síntese de osmólitos e a ativação de protetores contra as espécies reativas de oxigênio. Muito destes genes são induzidos sobre o estresse salino, e têm sido detectados por ensaios de hipersalinização na planta modelo *Arabidopsis*

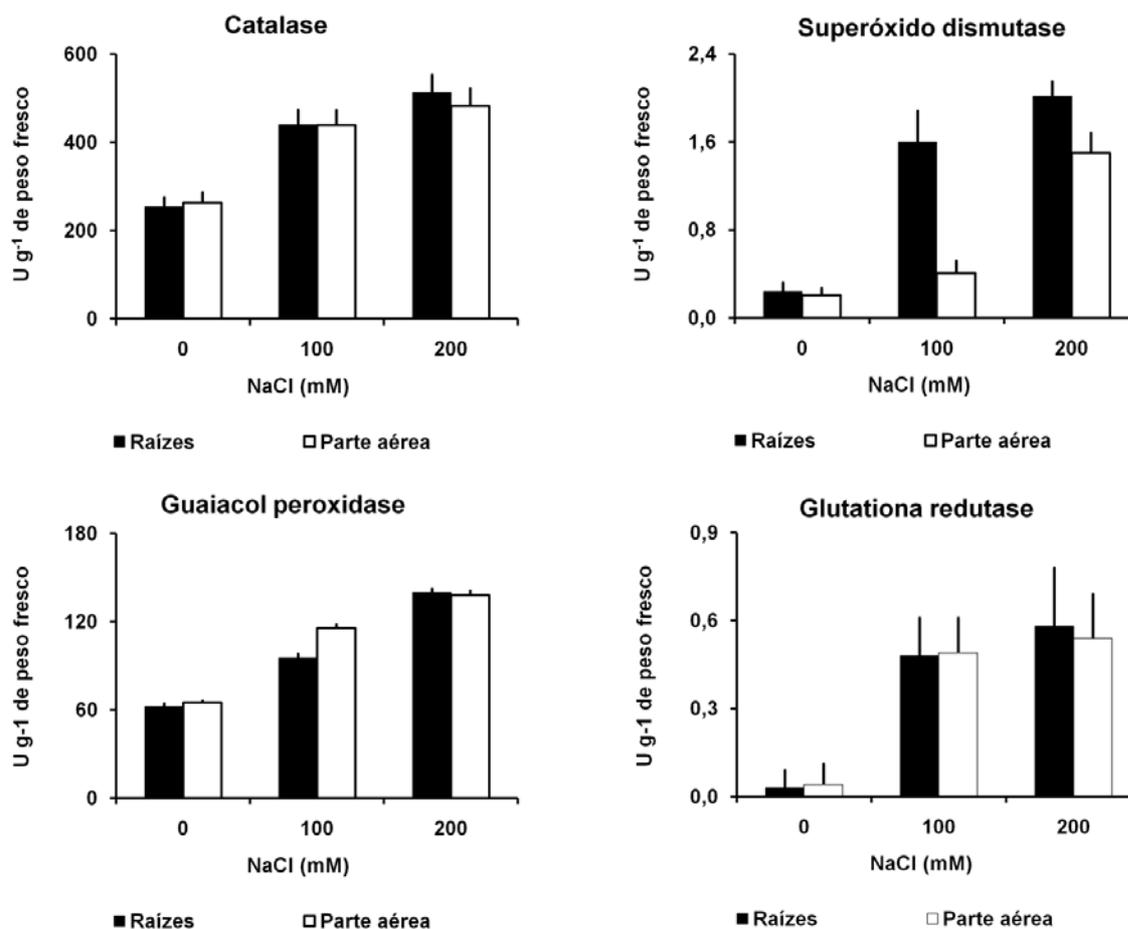


Figura 3. Mudanças na atividade de catalase, superóxido dismutase, guaiacol peroxidase e glutathione reductase em uma macrófita aquática flutuante (*Pistia stratiotes* L.) sujeita a diferentes concentrações de NaCl. As barras verticais indicam erro padrão. Fonte: Upadhyay & Panda (2006).

Figure 3. Changes to the enzymatic activities of catalase, superoxide dismutase, guaiacol peroxidase and glutathione reductase of the floating macrophyte, *Pistia stratiotes* L. when exposed to different NaCl concentrations. Vertical bars indicate standard error. Adapted from Upadhyay & Panda (2006).

thaliana. Esta planta tem levado a identificação de genes que melhoram a entrada de certos cátions como K⁺ nas plantas expostas ao sal (Wu *et al.* 1996).

Entretanto, os resultados de tais estudos são limitados pelo fato que *A. thaliana* é uma glicófita (Wang *et al.* 2006). Neste sentido, a halófito *Mesembryanthemum crystallinum* também tem sido proposta como um modelo de planta para estudar estresse salino (Bohnert & Cushman, 2000), apesar de sua tolerância a salinidade estar ligada ao metabolismo CAM, o que dificulta a transferência destes mecanismos para outros tipos de plantas (Adams *et al.* 1998). Assim, nos últimos anos, a halófito *Thellungiella halophila* (Wong *et al.* 2005) tem aumentado o interesse como um modelo para estudos de estresse abiótico (Bressan *et al.* 2001, Gong *et al.* 2005, Wang *et al.* 2006). *T. halophila* é evolutivamente próxima a *A. thaliana*, exibindo elevada tolerância a baixas temperaturas,

déficit hídrico e salinidade (M'rah *et al.* 2007). Diferentemente de *A. thaliana*, *T. halophila* acumula altos níveis de prolina em resposta ao estresse salino (M'rah *et al.* 2007). Alguns ensaios têm sido realizados utilizando diferentes concentrações de sais com tempo de exposição variável. A maioria destes estudos está focada em respostas rápidas, com objetivo de analisar a expressão gênica.

INFLUÊNCIA DA SALINIDADE NO DESENVOLVIMENTO DE PLANTAS

Atriplex lentiformis é uma espécie de planta que comumente habita locais costeiros e desérticos (Ievinsh 2006). Com o aumento da salinidade suas folhas podem ser danificadas na epiderme, mesófilo e células paliçádicas (Longstreth & Nobel 1979). Em *B. parviflora*, uma espécie de manguezal, os

prejuízos causados na epiderme, mesófilo e espaços intercelulares, devido ao tratamento com NaCl, diminuem significativamente (Parida *et al.* 2004a). Algumas respostas celulares ao estresse causado pelo excesso de sal são: desenvolvimento de vacúolos, modificações no retículo endoplasmático, diminuição das cristas mitocondriais, fragmentação do tonoplasto e degradação do citoplasma, devido à combinação do meio vacuolar com o citoplasmático (Mitsuya *et al.* 2000). Plantas tratadas com NaCl apresentaram alterações das estruturas dos tilacóides dos cloroplastos tornando-os desorganizados (Hernandez *et al.* 1995, 1999).

Os conteúdos de clorofila (Figura 4) e carotenóides

diminuem sob altas concentrações de sais (Longstreth *et al.* 1984) em estruturas como as folhas e o mesófilo (Tabela I). A salinidade, da mesma forma, causou significativa diminuição nos conteúdos de clorofila a, b e carotenóides de folhas de *B. parviflora* (Parida *et al.* 2002). As folhas velhas desenvolveram clorose e caíram com o período prolongado de estresse (Hernandez *et al.* 1995, 1999, Gadallah 1999, Agastian *et al.* 2000). Já as antocianinas apresentam valores elevados sob estresse salino (Kennedy & De Fillippis 1999).

Os estresses provocados pelo excesso de íons, em geral, diminuem a assimilação de CO₂, condutância estomática e transpiração das plantas (Gulzar *et al.*

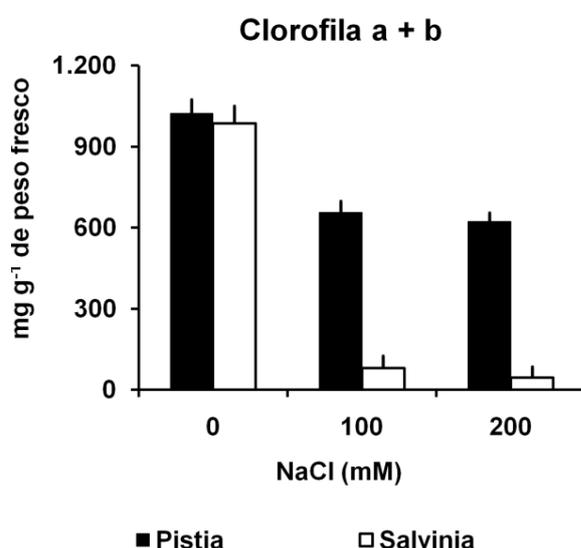


Figura 4. Mudanças nos conteúdos de clorofila a + b em duas macrófitas aquáticas flutuantes (*Pistia stratiotes* L. e *Salvinia molesta* L.) sujeitas a diferentes concentrações de NaCl. As barras verticais indicam erro padrão. Fonte: Upadhyay & Panda (2006).

Figure 4. Changes to the amounts of chlorophyll a and b of two floating macrophytes *Pistia stratiotes* L. and *Salvinia molesta* L. exposed to different NaCl concentrations. Vertical bars indicate standard error. Adapted from Upadhyay & Panda (2006)

Tabela I. Proteínas solúveis e clorofila total expressa na folha e no mesófilo de plantas aquáticas como *Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb. Fonte: Longstreth *et al.* (1984).

Table 1. Soluble proteins and total chlorophyll in the leaves and mesophyll of aquatic plants such as *Alternanthera philoxeroides* (Mart.) griseb. Adapted from Longstreth *et al.* (1984).

NaCl	Proteína		Clorofila	
	Folha	Mesófilo	Folha	Mesófilo
mM	mg.cm ⁻²	µg.cm ⁻²	µg.cm ⁻²	
0	0,71	11,60	76,20	1,25
100	0,55	8,20	68,70	1,03
200	0,58	7,60	60,40	0,79
300	0,73	7,90	55,20	0,60
400	0,75	7,40	46,10	0,46

2003). Contudo, aumenta a respiração e a concentração de carbono interno (Khavarinejad & Chaparzadeh 1998). A salinidade inibe o transporte de elétrons utilizados na fotossíntese e a atividade de enzimas do ciclo de Calvin (Reddy *et al.* 1992).

A fotossíntese envolve uma longa cadeia de mecanismos, enzimas e produtos intermediários, que são regulados por vários fatores externos e internos. O estresse salino inibe a fotossíntese por redução do potencial hídrico. Logo, um dos principais objetivos da tolerância ao sal é aumentar a eficiência do uso da água sobre a salinidade. É neste sentido, que halófitas como *M. crystallinum* e *A. lentiformis* mudam sua via fotossintética de C₃ para CAM (Cushman *et al.* 1989, Zhu & Meinzer 1999). Esta mudança permite que a planta reduza a perda de água pela abertura de estômatos à noite, diminuindo as taxas de transpiração sobre prolongada condição de salinidade.

A taxa fotossintética é menor em plantas tratadas com excesso de sal, apesar de o estresse ser mais evidente no conteúdo de clorofila e área foliar. A redução na taxa fotossintética é devido a vários fatores, tais como: desidratação das membranas celulares (redução da permeabilidade do CO₂), toxicidade por sais, redução do suprimento de CO₂ (fechamento de estômatos), senescência induzida pela salinidade e mudança na atividade das enzimas (induzidas por mudanças no citoplasma) (Iyengar & Reddy 1996). Esta redução depende de dois aspectos da salinização: concentração total de sal e sua composição iônica (Verslues *et al.* 2006). A concentração elevada de sais no solo aumenta o potencial osmótico, que reduz a disponibilidade de água para plantas (Verslues *et al.* 2006). Este aumento no potencial osmótico inativa tanto os transportadores de elétrons fotossintéticos quanto os respiratórios (Papageorgiou *et al.* 1998, Allakhverdiev *et al.* 1999). A diminuição do potencial hídrico causa estresse osmótico, que inativa irreversivelmente a via do transporte de elétrons fotossintéticos por proteínas canais da membrana plasmática (Allakhverdiev *et al.* 2000).

A redução da taxa fotossintética também está diretamente relacionada à condutância estomática, que restringe a disponibilidade de CO₂ para reações de carboxilação (Brugnoli & Bjorkman 1992). O fechamento dos estômatos minimiza a perda de água pela transpiração, afetando as funções do

cloroplasto (Iyengar & Reddy 1996). O fechamento de estômatos afeta a capacidade fotossintética dependendo da magnitude da pressão parcial do CO₂ dentro da folha. Existem também estudos da inibição não ligada aos estômatos da fotossíntese sobre condições de salinidade. Esta inibição é devido ao aumento da resistência a difusão de CO₂ na fase líquida do mesófilo, levando a redução da eficiência ribulose bifosfato carboxilase (Iyengar & Reddy 1996).

Os lipídios são recursos que estocam energia, importantes na formação de órgãos, hormônios e membranas celulares (Singh *et al.* 2002). Estes compostos são ricos em pontes de hidrogênio e alvos de reações oxidativas. A oxidação lipídica é problemática para enzimas, podendo levar a modificações nas estruturas de proteínas e danos ao DNA (Singh *et al.* 2002). O conteúdo de lipídio em algumas plantas aumenta em baixas concentrações de NaCl (até 45mM) e diminui em altas concentrações (Hassanein 1999). Wu *et al.* (1998) demonstraram alterações na composição de lipídios por estresse com NaCl em raízes de plantas aquáticas emersas, como *Spartina patens* e os percentuais de esteróis e fosfolipídios diminuíram com aumento da salinidade, mas a razão esterol/fosfolipídio não foi afetada por NaCl. Os lipídios de membrana como a fosfatidilcolina e a fosfatidilomina diminuem com a salinidade, mas ainda mantém a integridade das membranas das plantas (Kerkeb *et al.* 2001).

O estresse salino tem mostrado prejudicar o desenvolvimento de plantas (Hernandez *et al.* 1995, Cherian *et al.* 1999, Takemura *et al.* 2000), através da redução na expansão da superfície foliar (Wang & Nil 2000) e considerável diminuição de biomassa fresca e seca de folhas e raízes (Hernandez *et al.* 1995, AliDinar *et al.* 1999, Chartzoulakis & Klapaki 2000). O incremento da salinidade é acompanhado de reduções significativas em peso da parte aérea, altura da planta, número de folhas por planta, comprimento de raízes e superfície de raízes por planta (Mohammad *et al.* 1998). O aumento dos níveis de NaCl resulta em uma diminuição significativa na biomassa de raízes e parte aérea, e incrementa a razão raiz/parte aérea em algumas plantas (Figura 5) (Meloni *et al.* 2001, Salter *et al.* 2006).

O potencial hídrico e osmótico torna-se mais negativo com o incremento da salinidade, ocorrendo aumento da

pressão de turgor (Morales *et al.* 1998, Hernandez *et al.* 1999, Khan *et al.* 1999, Meloni *et al.* 2001, Khan 2001, Romeroaranda *et al.* 2001). O acréscimo na concentração de sais também eleva a tensão dentro do xilema em algumas espécies (Aziz & Khan 2001).

SALINIDADE EM ECÓTONO DE *Typha*

Ecótono é uma zona de transição entre ecossistemas adjacentes distintos (Clements 1905). Para definir esta zona, Leopold (1933) conceituou o 'efeito de borda', para melhor distinguir as características espaciais e temporais no ecótono. Wiens (1985) definiu uma nova abordagem em que o ecótono funciona como 'filtro' de materiais e espécies entre comunidades próximas. Em decorrência de ser uma área de transição, a diversidade de espécies é maior do que os ecossistemas adjacentes (Odum 1986). Holland (1988) formou a definição mais aceita pelos pesquisadores: zona de transição entre sistemas ecológicos próximos com uma série de características acentuadas por escala espacial

e temporal, e pela magnitude do intercâmbio entre ecossistemas contíguos. Um exemplo desta conformação são as regiões marginais dos ecossistemas aquáticos continentais, que são organizadas por uma faixa de macrófitas aquáticas diferentes na sua estrutura, devido à profundidade da coluna d'água. No sentido terra-água, as macrófitas aquáticas de diferentes tipos fisionômicos (emersas, flutuantes e submersas) podem levar a modificações na fauna, devido à criação de novos habitats. Alguns destes ecótonos entre terra-água podem ter uma espécie dominante, devido a alterações na profundidade da coluna d'água, que podem ocorrer durante o ano em função das variações de cheia e seca em ambientes de áreas alagáveis, determinando, portanto a distribuição de certas espécies, como *Typha domingensis*.

Typha domingensis Pers. é uma macrófita aquática emersa, perene, comum nas áreas alagadas do Brasil (Hoene 1948). Seu caule apresenta uma porção rizomatosa rastejante, grossa, e outras eretas, altas, com folhas longas, inseridas próximas à base, com nervação paralela. A reprodução é obtida por

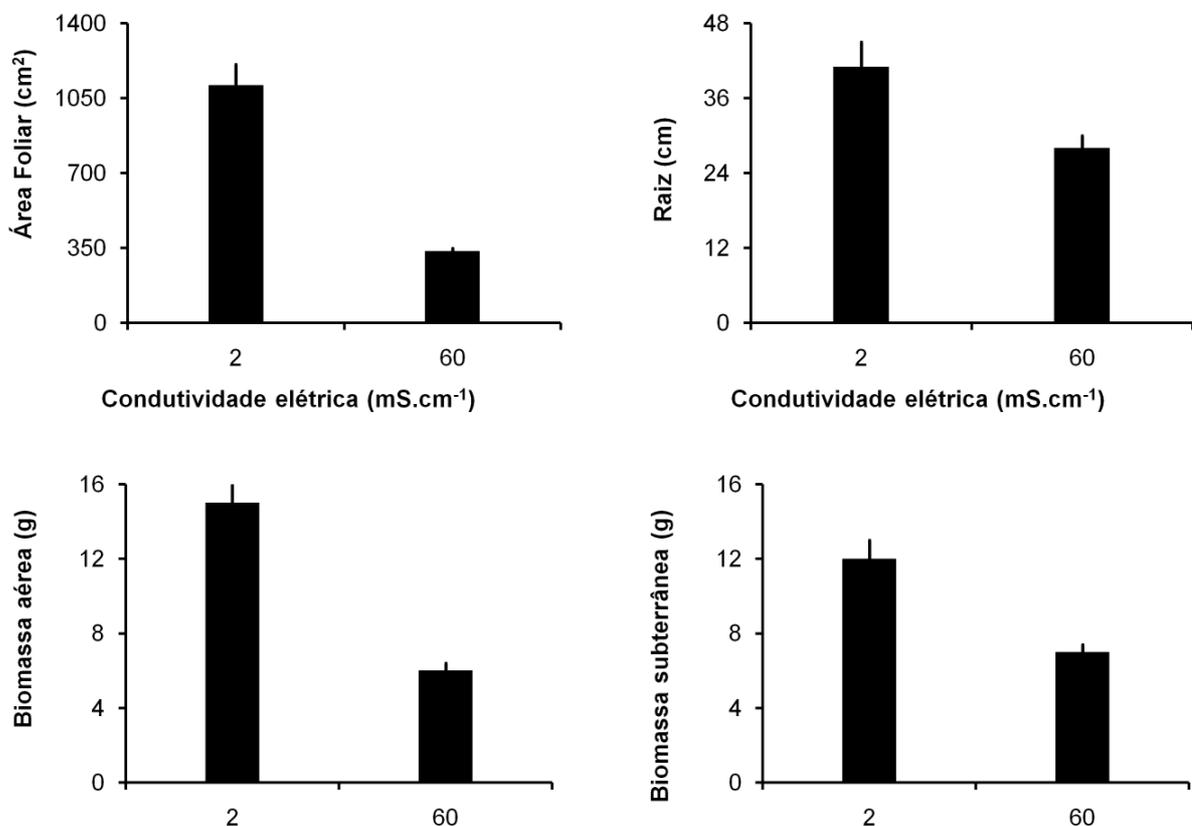


Figura 5. Área foliar, comprimento de raiz, biomassa aérea e subterrânea de plântulas de *Melaleuca ericifolia* em diferentes condições de condutividade elétrica. As barras verticais indicam erro padrão. Fonte: Salter *et al.* (2006).

Figure 5. Leaf area, root length, aerial and subterranean biomass of embryo plants of *Melaleuca ericifolia* in different electricity conductivity conditions. Vertical bars indicate standard error. Adapted from Salter *et al.* (2006).

rizomas e sementes, sendo a inflorescência em espiga contínua ou interrompida, de coloração escura (Cordazzo & Seeliger 1988). *Typha domingensis*, por seu aspecto rizomatoso, é capaz de formar bancos monoespecíficos em muitas áreas alagáveis continentais do Brasil e do mundo. Esta planta floresce no início da primavera, apresentando flores estaminadas e pistiladas sob a forma de uma inflorescência cilíndrica. Estas flores pistiladas são receptivas à polinização por 1-2 dias e o pólen permanece ativo por 4 semanas (Kuehn 1999). Possui elevada autofecundação (Kuehn 1999), porém, o recrutamento de indivíduos jovens por reprodução vegetativa é mais efetivo, sendo limitado apenas por condições ambientais. O desenvolvimento de estandes depende principalmente da expansão de rizomas no sedimento e dos novos rametes, e o balanço entre a mortalidade e recrutamento determina a expansão ou declínio das populações (Grace 1988). *Typha domingensis* vem demonstrando grande importância tanto estrutural quanto metabólica dentro dos ecossistemas lênticos. Vários estudos destacam a sua capacidade de fornecer substrato para comunidades perifíticas e bacterianas, assim como abrigo para ovoposição de insetos e peixes (Callisto *et al.* 1996).

Typha domingensis é capaz de sobreviver em ambientes salobros, como áreas alagáveis costeiras (Whigham *et al.* 1989). Suas sementes e plântulas normalmente representam as estruturas mais frágeis sob esta condição, pois a salinidade afeta a germinação e o estabelecimento das plantas jovens (Beare & Zedler 1987, Zedler *et al.* 1990). Já os rizomas são as estruturas mais resistentes à salinidade, proporcionando uma condição de crescimento mínima. Desta forma, esta planta pode ocupar áreas costeiras, que raramente recebem fluxos de água doce (Hocking 1981, Beare & Zedler 1987). Contudo, experimentos em casa de vegetação demonstraram que *Typha latifolia* é altamente sensível a salinidade e, que plantas submetidas a valores crescentes de salinidade apresentam menores taxas de crescimento (Glenn *et al.* 1995). Gêneros de plantas como *Spartina* e *Juncus* submetidas às elevadas concentrações de salinidade apresentaram maior nível de tolerância que *Typha* (Montague & Wiegert 1990).

O sucesso de *Typha* em colonizar áreas de água salobra parece estar relacionado à habilidade de

crescimento rápido nos pulsos de água doce, elevada produção de sementes anemófilas e persistir em estado de dormência à condição de estresse salino (Beare & Zedler 1987, Baskin & Baskin 1998). Estudos indicam que *Typha* habitualmente é encontrada em áreas litorâneas de ambientes de água doce, mas pode ser facilmente encontrada em ambientes salobros, suportando salinidades de até 5-8 ppt (Whigham *et al.* 1989, Burnett *et al.* 1993, Glenn *et al.* 1995, Zengel *et al.* 1995). Outros estudos revelaram que *Typha*, associada ao estresse provocado por NaCl, inibe o estabelecimento de estandes em áreas alagáveis (Miklovic & Galatowitsch 2005). *Typha* demonstrou afetar o desenvolvimento de espécies nativas quando combinada com outros fatores estressantes, como, salinidade, inundações e eutroficação. Porém, mais estudos são necessários para avaliar melhor o recrutamento desta espécie sobre os estresses citados (Tabela II).

As folhas de *Typha* sob estresse hídrico e salino mostram redução da expansão foliar. Esta planta demonstra ter a capacidade de remover Na⁺ sob condições cáusticas pelo sistema vascular, mostrando que uma pequena quantidade de Na⁺ pode alterar o crescimento das plantas (Lincoln & Eduardo 2002, Nilratnisakorn *et al.* 2007). A toxicidade específica deste elemento afeta a permeabilidade da membrana plasmática, que detecta e seleciona íons menos tóxicos, permitindo a entrada na célula (Park 1999). O acúmulo excessivo de Na⁺ em folhas e raízes de *Typha* pode induzir estresses oxidativos na membrana (Rodriguez *et al.* 2005).

Typha, por habitar sedimento com características de hipoxia e anoxia, somada ao estresse salino, provavelmente torna sua raiz menos seletiva aos íons. Isto induz possivelmente a um incremento na absorção de Fe²⁺, Na⁺ e Cl⁻ para a parte aérea, suscitando maior senescência foliar (Barrett-Lennard 2003), o que pode explicar as menores áreas foliares e as pontas das folhas sempre amareladas e/ou necrosadas observada em plantas submetidas a estresse salino, além das alterações nas vias metabólicas da planta.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Nas últimas décadas, plantas cultivadas e nativas têm sofrido com o aumento da salinidade. Como mostrado nesta breve revisão, as plantas têm

Tabela II. Resposta da biomassa total (g.m^{-2}) para tratamentos com NaCl (0, 100, 250, 500 e 1000mg.L^{-1}) e tratamentos com *Typha* (Nativa, Nativa + *Typha*) para algumas espécies. Fonte: Miklovic & Galatowitsch (2005).

Table II. Responses over total biomass (g.m^{-2}) of some some plant species from different treatments with NaCl (0, 100, 250, 500, and 100mg.L^{-1}) and with *Typha* (native, native + *Typha*). Adapted from Miklovic & Galatowitsch (2005).

Tratamento	NaCl (mg.L^{-1})	0	100	250	500	1000
<i>Alisma triviale</i>	Nativa	48	62	44	51	29
	Nativa + <i>Typha</i>	29	52	52	149	33
<i>Glyceria grandis</i>	Nativa	946	1135	989	533	503
	Nativa + <i>Typha</i>	1064	941	960	715	452
<i>Scirpus validus</i>	Nativa	319	264	329	333	486
	Nativa + <i>Typha</i>	119	206	175	110	211

diferentes mecanismos fisiológicos e bioquímicos para tolerar o estresse provocado por excesso de sais e manter uma boa absorção de alguns nutrientes. Na agricultura, alguns laboratórios de pesquisa têm feito grandes esforços na área de engenharia genética e descoberta de novos mecanismos para manutenção da sobrevivência de plantas no meio salino, de forma a manter a produtividade destes organismos.

AGRADECIMENTOS: B.S.E. à FAPERJ, pela bolsa de doutorado concedida. À Aline Chaves Intorne por sugestões ao manuscrito. Este trabalho é uma contribuição ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da UENF.

REFERÊNCIAS

- ABDELBAKI, G.K.; SIEFRITZ, F.; MAN, H.M.; WELNER, H.; KALDENHOFF, R. & KAISER, W.M. 2000. Nitrate reductase in *Zea mays* L. under salinity. *Plant, Cell and Environment*, 23: 15–521.
- ADAMS, P.; THOMAS, J.C.; VERNON, D.M.; BOHNERT, H.J. & JENSEN, R.G. 1992. Distinct cellular and organismic responses to salt stress. *Plant and Cell Physiology*, 33: 1215–1223.
- ADAMS, P.; NELSON, D.E.; YAMADA, S.; CHMARA, W.; JENSEN, R.G. & BOHNERT, H.J. 1998. Growth and development of *Mesembryanthemum crystallinum* (Aizoaceae). *New Phytologist*, 138:171–190.
- AGASTIAN, P.; KINGSLEY, S.J. & VIVEKANANDAN, M. 2000. Effect of salinity on photosynthesis and biochemical characteristics in mulberry genotypes. *Photosynthetica*, 38: 287–290.
- ALDESUQUY, H.S. 1998. Effect of seawater salinity and gibberlic acid on abscisic acid, amino acids and water-use efficiency of wheat plants. *Agrochimica*, 42: 147–157.
- ALIDINAR, H.M.; EBERT, G. & LUDDERS, P. 1999. Growth, chlorophyll content, photosynthesis and water relations in guava (*Psidium guajava* L.) under salinity and different nitrogen supply. *Gartenbauwissenschaft*, 64: 54–59.
- ALLAKHVERDIEV, S.I.; NISHIYAMA, Y.; SUZUKI, I.; TASAKA, Y.; SAKAMOTO, A. & MURATA, N. 1999. Genetic engineering of the unsaturation of fatty acids in membrane lipids alters the tolerance of *Synechocystis* to salt stress. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96: 5862–5867.
- ALLAKHVERDIEV, S.I.; SAKAMOTO, A.; NISHIYAMA, Y.; INABA, M. & MURATA, N. 2000. Ionic and osmotic effects of NaCl-induced inactivation of photosystems I and II in *Synechococcus* sp. *Plant Physiology*, 123: 1047–1056.
- APSE, M.P.; AHARON, G.S.; SNEDDEN, W.A. & BLUMWALD, E. 1999. Salt tolerance conferred by overexpression of a vacuolar Na^+/H^+ antiport in *Arabidopsis*. *Science*, 285: 1256–1258.
- ASADA, K. & TAKAHASHI, M. 1987. Production and scavenging of active oxygen radicals in photosynthesis. Pp: 227–287. In: D.J. Kyle, C.B. Osmond & C.J. Arntzen (eds.). *Photoinhibition*, Elsevier, Amsterdam. 315 p.
- ASADA, K. 1992. Ascorbate peroxidase - a hydrogen peroxide scavenging enzyme in plants. *Physiologia Plantarum*, 85: 235–241.
- ASHRAF, M. & HARRIS, P.J.C. 2004. Potential biochemical indicators of salinity tolerance in plants. *Plant Science*, 166: 3–16.
- AZIZ, I. & KHAN, M.A. 2001. Effect of seawater on the growth, ion content and water potential of *Rhizophora mucronata* Lam. *Journal Plant Research*, 114: 369–373.
- BARRETT-LENNARD, E.G. 2003. The interaction between waterlogging and salinity in higher plants: causes, consequences and implications. *Plant and Soil*, 253: 35–54.
- BASKIN, C.C. & BASKIN, J.M. 1998. *Seeds: ecology*,

- biogeography and evolution of dormancy and germination*. Academic press, San Diego. 666p.
- BEARE, P.A. & ZEDLER, J.B. 1987. Cattail invasion and persistence in a coastal salt marsh: the role of salinity reduction. *Estuaries*, 10: 165–170.
- BLACKMAN, P.G. & DAVIES, W.J. 1984. Age-related changes in stomatal response to cytokinins and ABA. *Annals of Botany*, 54: 121–125
- BLUMWALD, E. 2000. Sodium transport and salt tolerance in plants. *Current Opinion in Cell Biology*, 12: 431–434.
- BOHNERT, H.J.; NELSON, D.E. & JENSEN, R.G. 1995. Adaptations to environmental stresses. *The Plant Cell*, 7: 1099–1111.
- BOHNERT, H.J. & JENSEN, R.G. 1996. Strategies for engineering waterstress tolerance in plants. *Trends in Biotechnology*, 14: 89–97.
- BOHNERT, H.J. & CUSHMAN, J.C. 2000. The ice plant cometh: lessons in abiotic stress tolerance. *Journal of Plant Growth Regulation*, 19: 334–346.
- BOTELLA, M.A.; QUESADA, M.A.; KONONOWICZ, A.K.; BRESSAN, R.A.; PLIEGO, F.; HASEGAWA, P.M. & VALPUESTA, V. 1994. Characterization and *in situ* localization of a salt-induced tomato peroxidase messenger-RNA. *Plant Molecular Biology*, 25: 105–114.
- BRESSAN, R.A.; ZHANG, C.; ZHANG, H.; HASEGAWA, P.M.; BOHNERT, H.J. & ZHU, J.K. 2001. Learning from the *Arabidopsis* experience. The next gene search paradigm. *Plant Physiology*, 127: 1354–1360.
- BRUGNOLI, E. & BJORKMAN, O. 1992. Growth of cotton under continuous salinity stress: influence on allocation pattern, stomatal and nonstomatal components of photosynthesis and dissipation of excess light energy. *Planta*, 187: 335–347.
- BURNETT, E.; KANDL, E. & CROXEN, F. 1993. *Cienega de Santa Clara: Geologic and Hydrologic Comments*, US Bureau of Reclamation, Yuma Projects Office, Yuma, AZ. 10 p. and appendices.
- CALLISTO, M.F.P.; SERPA-FILHO, A.; DE OLIVEIRA, S.J. & ESTEVEES, F.A. 1996. Chironomids on the leaves of *Typha domingensis* in a lagoon of Rio de Janeiro State (Brazil). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 31: 51–53.
- CHANG, H.; SIEGEL, B.Z. & SIEGEL, S.M. 1984. Salinity induced changes in isoperoxidase in taro, *Colocasia esculenta*. *Phytochemistry*, 23: 233–235.
- CHARTZOULAKIS, K. & KLAPAKI, G. 2000. Response of two green house pepper hybrids to NaCl salinity during different growth stages. *Scientia Horticulturae*, 86: 247–260.
- CHEESEMAN, J.M. 1988. Mechanism of salinity tolerance in plants. *Plant Physiology*, 87: 547–550.
- CHEN, G. & ASADA, K. 1989. Ascorbate peroxidase in tea leaves: occurrence of two isozymes and the differences in their enzymatic and molecular properties. *Plant and Cell Physiology*, 30: 987–998.
- CHEN, S.; LI, J.; WANG, S.; HUTTERMANN, A. & ALTMAN, A. 2001. Salt, nutrient uptake and transport, and ABA of *Populus euphratica*; a hybrid in response to increasing soil NaCl. *Trees - Structure and Function*, 15: 186–194.
- CHERIAN, S.; REDDY, M.P. & PANDYA, J.B. 1999. Studies on salt tolerance in *Avicennia marina* (Forst.) Vierh.: effect of NaCl salinity on growth, ion accumulation and enzyme activity. *Indian Journal of Plant Physiology*, 4: 266–270.
- CLARK, A.J.; BLISSETT, K.J. & OLIVER, R.P. 2003. Investigating the role of polyols in *Cladosporium fulvum* during growth under hyper-osmotic stress and in planta. *Planta*, 216: 614–619.
- CLEMENTS, F.E. 1905. *Research methods in ecology*. University Publishing Company, Nebraska. 512p.
- COMBA, M.E.; BENAVIDES, M.P. & TOMARO, M.L. 1998. Effect of salt stress on antioxidant defence system in soybean root nodules. *Australian Journal of Plant Physiology*, 25: 665–671.
- CORDAZZO, C.V. & SEELINGER, U. 1988. *Guia ilustrado da vegetação costeira do extremo sul do Brasil*. Rio Grande, RS. Editora FURG. 275p.
- CREELMAN, R.A.; MASON, H.S.; BENSON, R.J.; BOYER, J.S. & MULLET, J.E. 1990. Water deficit and abscisic acid cause differential inhibition of shoot versus root growth in soybean seedlings. Analysis of growth sugar accumulation and gene expression. *Plant Physiology*, 92: 205–214.
- CROWE, J.H.; HOEKSTRA, F.A. & CROWE, C.M. 1992. Anhydrobiosis. *Annual Review of Plant Physiology*, 54: 579–599.
- CUSHMAN, J.C.; MEYER, G.; MICHALOWSKI, C.B.; SCHMITT, J.M. & BOHNERT, H.J. 1989. Salt stress leads to differential expression of two isogenes of PEP Case during CAM induction in the common Ice plant. *The Plant Cell*, 1: 715–725.
- DE BRUXELLES, G.L.; PEACOCK, W.J.; DENNIES, E.S. & DOLFERUS, R. 1996. Abscisic acid induces the alcohol dehydrogenase gene in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 111: 381–391.
- DEANE-DRUMMOND, C.E. & GLAUSS, A.D.M. 1982. Studies of nitrate influx into barley roots by the use of $^{36}\text{ClO}_3$ as a tracer for nitrate. I. Interactions with chloride and other ions. *Canadian Journal of Botany*, 60: 2147–2153.
- DODD, I.C. 2005. Root-to-shoot signalling: assessing the roles of ‘up’ in the up and down world of long-distance signalling in planta. *Plant and Soil*, 74: 257–275.

- DURE, L. III; CROUCH, M.; HARADA, J.; HO, T.-H.D.; MUNDY, J.; QUATRANO, R.; THOMAS, T. & SUNG, Z.R. 1989. Common amino acid sequence domains among the LEA proteins of higher plants. *Plant Molecular Biology*, 12: 475–486.
- EHRET, D.L. & PLANT, A.L. 1999. Salt tolerance in crop plants. (Chapter 5). Pp: 69–120. *In*: G.S. Dhaliwal & R. Arora (eds.). *Environmental Stress in Crop Plants*. Commonwealth Publishers, New Delhi, India. 331p.
- ELSHEIKH, E.A.E. & WOOD, M. 1990. Effect of salinity on growth, nodulation and nitrogen yield of chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Journal of Experimental Botany*, 41: 1263–1269.
- ELSHINTINAWY, F. & ELSHOURBAGY, M.N. 2001. Alleviation of changes in protein metabolism in NaCl-stressed wheat seedlings by thiamine. *Biologia Plantarum*, 44: 541–545.
- FLORES, P.; BOTELLA, M.A.; MARTINEZ, V. & CEDRA, A. 2000. Ionic and osmotic effects on nitrate reductase activity in tomato seedlings. *Journal of Plant Physiology*, 156: 552–557.
- FLOWERS, T.J.; TROKE, P.F. & YEO, A.R. 1977. The mechanism of salt tolerance in halophytes. *Annual Review of Plant Physiology*, 28: 89–121.
- FRIDOVICH, I. 1986. Biological effects of the superoxide radical. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 247: 1–11.
- GADALLAH, M.A.A. 1999. Effects of proline and glycinebetaine on *Vicia faba* response to salt stress. *Biologia Plantarum*, 42: 249–257.
- GLENN, E.; THOMPSON, T.L.; FRYE, R.; RILEY, J. & BAUMGARTNER, D. 1995. Effects of salinity on growth and evapotranspiration of *Typha domingensis* Pers. *Aquatic Botany*, 52: 75–91.
- GONG, Q.; LI, P.; MA, S.; RUPASSARA, S.I. & BOHNERT, H.J. 2005. Salinity stress adaptation competence in the extremophile *Thellungiella halophila* in comparison with its relative *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Journal*, 44: 826–839.
- GORHAM, J.; HUGHES, L.L. & WYN JONES, R.G. 1981. Low-molecular-weight carbohydrates in some salt-stressed plants, *Physiologia Plantarum*, 53: 27–33.
- GRACE, J.B. 1988. The effects of nutrient additions on mixtures of *Typha latifolia* L. and *Typha domingensis* Pers. along a water depth gradient. *Aquatic Botany*, 31: 83–92.
- GREENWAY, H. & MUNNS, R. 1980. Mechanisms of salt tolerance in nonhalophytes. *Annual Review of Plant Physiology*, 31: 149–190.
- GULZAR, S.; KHAN, M.A. & UNGAR, I.A. 2003. Salt tolerance of a coastal salt marsh grass. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 34: 2595–2605.
- HALLIWELL, B. & GUTTERIDGE, J.M.C. 1985. *Free radicals in biology and medicine*. Clarendon Press, Oxford. 543p.
- HASEGAWA, P.M.; BRESSAN, R.A.; ZHU, J.K. & BOHNERT, H.J. 2000. Plant cellular and molecular responses to high salinity. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 51: 463–499.
- HASSANEIN, A.M. 1999. Alterations in protein and esterase patterns of peanut in response to salinity stress. *Biologia Plantarum*, 42: 241–248.
- HERNANDEZ, J.A.; OLMOS, E.; CORPAS, F.J.; SEVILLA, F. & DEL RIO, L.A. 1995. Salt-induced oxidative stress in chloroplasts of pea plants. *Plant Science*, 105: 151–167.
- HERNANDEZ, J.A.; CAMPILLO, A.; JIMENEZ, A.; ALACON, J.J. & SEVILLA, F. 1999. Response of antioxidant systems and leaf water relations to NaCl stress in pea plants. *New Phytologist*, 141: 241–251.
- HOCKING, P.J. 1981. Response of *Typha domingensis* to salinity and high levels of manganese in the rooting medium. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, 32: 907–919.
- HOENE, F.C. 1948. *Plantas aquáticas*. Secretaria da Agricultura. São Paulo. 168p.
- HOGARTH, P.J. 1999. *The biology of mangroves*. Oxford University Press, New York.
- HOLLAND, M.M. 1988. SCOPE/MAB technical consultations on landscape boundaries: report of a SCOPE/MAB workshop on ecotones. *Biology International, Special Issue*, 17: 47–106.
- IVENSIH, G. 2006. Biological basis of biological diversity: physiological adaptations of plants to heterogeneous habitats along a sea coast. *Acta Universitatis Latviensis*, 710: 53–79.
- IMLAY, J.A. & LINN, S. 1988. DNA damage and oxygen radical toxicity. *Science* 240: 1302–1309.
- IYENGAR, E.R.R. & REDDY, M.P. 1996. Photosynthesis in highly salt tolerant plants. Pp: 897–909. *In*: M. Pesserkali (ed.). *Handbook of photosynthesis*. Marshal Dekar, Baten Rose, USA. 952 p.
- KENNEDY, B.F. & DE FILLIPPIS, L.F. 1999. Physiological and oxidative response to NaCl of the salt tolerant *Grevillea ilicifolia* and the salt sensitive *Grevillea arenaria*. *Journal of Plant Physiology*, 155: 746–754.
- KEREPESI, I. & GALIBA, G. 2000. Osmotic and salt stress-induced alteration in soluble carbohydrate content in wheat seedlings. *Crop Science*, 40: 482–487.
- KERKEB, L.; DONAIRE, J.P. & RODRIGUEZ-ROSALES, M.P. 2001. Plasma membrane H⁺-ATPase activity is involved in adaptation of tomato calli to NaCl. *Physiologia Plantarum*, 111: 483–490.

- KHAN, M.A.; UNGAR, I.A. & SHOWALTER, A.M. 1999. Effects of salinity on growth, ion content and osmotic relations in *Halopyrum mocoronatum* (L.) Stapf. *Journal of Plant Nutrition*, 22: 191–204.
- KHAN, M.A.; UNGAR, I.A. & SHOWALTER, A.M. 2000. Effects of sodium chloride treatments on growth and ion accumulation of the halophyte *Haloxylon recurvum*. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 31: 2763–2774.
- KHAN, M.A. 2001. Experimental assessment of salinity tolerance of *Ceriops tagal* seedlings and saplings from the Indus delta, Pakistan. *Aquatic Botany*, 70: 259–268.
- KHAVARINEJAD, R.A. & CHAPARZADEH, N. 1998. The effects of NaCl and CaCl₂ on photosynthesis and growth of alfalfa plants. *Photosynthetica*, 35: 461–466.
- KIEGLE, E.; MOORE, C.; HASELOFF, J.; TESTER, M. & KNIGHT, M. 2000. Cell-type specific calcium responses to drought, NaCl, and cold in *Arabidopsis* root: a role for endodermis and pericycle in stress signal transduction. *The Plant Journal*, 23: 267–278.
- KINRAIDE, D. 1999. Interactions among Ca²⁺, Na⁺ and K⁺ in salinity toxicity: quantitative resolution of multiple toxic and ameliorative effects. *Journal of Experimental Botany*, 50: 1495–1505.
- KNIGHT, H.; TREWAVAS, A.J. & KNIGHT, M.R. 1997. Calcium signaling in *Arabidopsis thaliana* responding to drought and salinity. *The Plant Journal*, 12: 1067–1078.
- KUHEN, M.M.; MINOR, J.E. & WHITE, B.N. 1999. An examination of hybridization between the cattail species *Typha latifolia* and *Typha angustifolia* using random amplified polymorphic DNA and chloroplast DNA markers. *Molecular Ecology*, 8: 1981–1990.
- LEE, T.M. & LIU, C.H. 1999. Correlation of decreases calcium contents with proline accumulation in the marine green macroalga *Ulva fasciata* exposed to elevated NaCl contents in seawater. *Journal of Experimental Botany*, 50: 1855–1862.
- LEE, D.H.; KIM, Y.S. & LEE, C.B. 2001. The inductive responses of the antioxidant enzymes by salt stress in the rice (*Oryza sativa* L.). *Journal of Plant Physiology*, 158: 737–745.
- LEOPOLD, A. 1933. *Game management*. Charles Scribner's Sons. New York, USA. 481p.
- LEVITT, J. 1980. *Responses of Plant to Environmental Stress Chilling, Freezing, and High Temperature Stresses*, Second edition. Academic Press, New York. 497 p.
- LINCOLN, T. & EDUARDO, Z. 2002. *Plant physiology*. Massachusetts: Sinavar Association, Inc., Publishers. 716 p.
- LIU, J. & ZHU, J.K. 1997. An *Arabidopsis* mutant that requires increased calcium for potassium nutrition and salt tolerance. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94: 14960–14964.
- LONGSTRETH, D.J. & NOBEL, P.S. 1979. Salinity effects on leaf anatomy. *Plant Physiology*, 63: 700–703.
- MANSOUR, M.M.F. 2000. Nitrogen containing compounds and adaptation of plants to salinity stress. *Biologia Plantarum*, 43: 491–500.
- MELONI, D.A.; OLIVA, M.A.; RUIZ, H.A. & MARTINEZ, C.A. 2001. Contribution of proline and inorganic solutes to osmotic adjustment in cotton under salt stress. *Journal of Plant Nutrition*, 24: 599–612.
- MENDOZA, I.; RUBIO, F.; RODRIGUEZ-NAVARRO, A. & PRADO, J.M. 1994. The protein phosphatase calcineurin is essential for NaCl tolerance of *Saccharomyces cerevisiae*. *Journal of Biological Chemistry*, 269: 8792–8796.
- MIKLOVIC, S & GALATOWITSCH, S.M. 2005. Effect of NaCl and *Typha angustifolia* L. on marsh community establishment: a greenhouse study. *Wetlands*, 25: 420–429.
- MITSUYA, S.; TAKEOKA, Y. & MIYAKE, H. 2000. Effects of sodium chloride on foliar ultrastructure of sweet potato (*Ipomoea batatas* Lam.) plantlets grown under light and dark conditions in vitro. *Journal of Plant Physiology*, 157: 661–667.
- MITTOVA, V.; TAL, M.; VOLOKITA, M. & GUY, M. 2002. Salt stress induces up-regulation of an efficient chloroplast antioxidant system in the salt-tolerant wild tomato species *Lycopersicon pennellii* but not in the cultivated species. *Physiologia Plantarum*, 115: 393–400.
- MITTOVA, V.; TAL, M.; VOLOKITA, M. & GUY, M. 2003. Up-regulation of the leaf mitochondrial and peroxisomal antioxidative systems in response to salt-induced oxidative stress in the wild salt-tolerant tomato species *Lycopersicon pennellii*. *Plant, Cell and Environment*, 26: 845–856.
- MIZRAHI, Y.; BLUMENFELD, A.; BITTNER, S. & RICHMOND, A. E. 1971. Abscisic Acid and Cytokinin Contents of Leaves in Relation to Salinity and Relative Humidity. *Plant Physiology*, 48: 752–755.
- MOHAMMAD, M.; SHIBLI, R.; AJOUNI, M. & NIMRI, L. 1998. Tomato root and shoot responses to salt stress under different levels of phosphorus nutrition. *Journal of Plant Nutrition*, 21: 1667–1680.
- MONTAGUE, C.L. & WIEGERT, R.G. 1990. Salt marshes. Pp. 481–516 In: R.L. Myers & J.J. Ewel (eds.). *Ecosystems of Florida*. University of Central Florida Press; Orlando, Florida. 765 p.
- MORALES, M.A.; SANCHEO-BLANCO, M.J.; OLMOS, E.; TORRECHLAS, A. & ALARCON, J.J. 1998. Changes in the growth, leaf water relations and all ultrastructure in *Argyranthemum coronopifolium* plants under saline conditions. *Journal of Plant Physiology*, 153: 174–180.

- M'RAH, S.; OUERGI, Z.; EYMERY, F.; REY, P.; HAJJI, M.; GRIGNON, C. & LACHAËL, M. 2007. Efficiency of biochemical protection against toxic effects of accumulated salt differentiates *Thellungiella halophila* from *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Plant Physiology*, 164: 375–384.
- MUNNS, R. & TERMATT, A. 1986. Whole plant responses to salinity. *Australian Journal of Plant Physiology*, 13: 143–160.
- MUNNS, R. 1993. Physiological processes limiting plant growth in saline soils: some dogmas and hypotheses. *Plant, Cell and Environment*, 16: 15–24.
- MUNNS, R. 2002. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell and Environment*, 25: 239–250.
- MUNNS, R. 2005. Genes and salt-tolerance: bringing them together. *New Phytologist*, 3: 645–663.
- MUTHUKUMARASAMY, M.; GUPTA, S.D. & PANNERSELVAM, R. 2000. Enhancement of peroxidase, polyphenol oxidase and superoxide dismutase activities by triadimefon in NaCl stressed *Raphanus sativus* L. *Biologia Plantarum*, 43: 317–320.
- NILRATNISAKORN, S.; THIRAVETYAN, P. & NAKBANPOTE, W. 2007. Synthetic reactive dye wastewater treatment by narrow-leaved cattails (*Typha angustifolia* Linn.): Effects of dye, salinity and metals. *Science of the Total Environment*, 384: 67–76.
- NIXON, S.W.; AMMERMAN, J.W.; ATKINSON, L.P.; BEROUNSKY, V.M.; BILLEN, G.; BOICOURT, W.C.; BOYNTON, W.R.; T.M.; CHURCH, DITORO, D.M.; ELMGREN, R.; GARBER, J.H.; GIBLIN, A.E.; JAHNKE, R.A.; OWENS, N.J.P.; PILSON, M.E.Q. & SEITZINGER, S.P. 1996. The fate of nitrogen and phosphorus at the land-sea margin of the North Atlantic Ocean. *Biogeochemistry*, 35: 141–180.
- ODUM, E.P. 1986. *Ecologia*. Ed. Guanabara, Rio de Janeiro, 433p.
- PAPAGEORGIOU, G.C.; ALYGIZAKI-ZOBRA, A.; LADAS, N. & MURATA, N. 1998. A method to probe the cytoplasmic osmolarity and osmotic water and solute fluxes across the cell membrane of cyanobacteria with Chl a fluorescence: experiments with *Synechococcus* sp. PCC 7942. *Biologia Plantarum*, 103: 215–224.
- PARK, S.N. 1999. *Physicochemical and environmental plant physiology*. Second edition. Academic Press. San Diego, USA. 471p.
- PARIDA, A.K.; DAS, A.B. & MITTRA, B. 2004a. Effects of salt on growth, ion accumulation photosynthesis and leaf anatomy of the mangrove, *Bruguiera parviflora*. *Trees - Structure and Function*, 18: 167–174.
- PARIDA, A.K.; DAS, A.B.; SANADA, Y. & MOHANTY, P. 2004b. Effects of salinity on biochemical components of the mangrove, *Aegiceras corniculatum*. *Aquatic Botany*, 80: 77–87.
- PASTERNAK, D. & DE MALACH, Y. 1995. Irrigation with brackish water under desert conditions X. Irrigation management of tomatoes (*Lycopersicon esculentum* Mills) on desert sand dunes. *Agricultural Water Management*, 28: 121–132.
- PENNINGS, S. C. & CALLAWAY, R. M. 1992. Salt marsh plant zonation: the relative importance of competition and physical factors. *Ecology*, 73: 681–690.
- POPOVA, L.P.; STOINOVA, Z.G. & MASLENKOVA, L.T. 1995. Involvement of abscisic acid in photosynthetic process in *Hordeum vulgare* L. during salinity stress. *Journal of Plant Growth Regulation*, 14: 211–218.
- POPOVA, O.V.; ISMAILOV, S.F.; POPOVA, T.N.; DIETZ, K.J. & GOLLDACK, D. 2002. Salt-induced expression of NADP-dependent isocitrate dehydrogenase and ferredoxin-dependent glutamate synthase in *Mesembryanthemum crystallinum*. *Planta*, 215: 906–913.
- PRASAD, M. 1995. Cadmium toxicity and tolerance in vascular plants. *Environmental and Experimental Botany*, 35: 525–545.
- REDDY, M.P.; SANISH, S. & IYENGAR, E.R.R. 1992. Photosynthetic studies and compartmentation of ions in different tissues of *Salicornia brachiata* Roxb. under saline conditions. *Photosynthetica*, 26: 173–179.
- RODRIGUEZ, P.; TORRECILLAS, A.; MORALES, A.M.; ORTUNO, F.M. & SANCHEZ-BLANCO, J.M. 2005. Effects of NaCl salinity and water stress on the growth and leaf water relations of *Asteriscus maritimus* plants. *Environmental and Experimental Botany*, 53: 113–23.
- ROMEROARANDA, R.; SORIA, T. & CUARTERO, J. 2001. Tomato plant-water uptake and plant-water relationships under saline growth conditions. *Plant Science*, 160: 265–272.
- SEAC (State of Environment Advisory Council) 1996, Australia: State of the Environment 1996, an independent report to the Commonwealth Ministry for Environment, Department of Environment, Sport and Territories, CSIRO Publishing, Melbourne.
- SINGH, S.K., SHARMA, H.C., GOSWAMI, A.M., DATTA, S.P. & SINGH, S.P. 2000. In vitro growth and leaf composition of grapevine cultivars as affected by sodium chloride. *Biologia Plantarum*, 43: 283–286.
- SINGH, S.C.; SINHA, R.P. & HADER, D.P. 2002. Role of lipids and fatty acids in stress tolerance in cyanobacteria. *Acta Protozoologica*, 41: 297–308.

- SMIRNOFF, N. & CUMBES, Q.J. 1989. Hydroxyl radical scavenging activity of compatible solutes. *Photochemistry*, 28: 1057–1060.
- SOUSSI, M.; LLUCH, C. & OCANA, A. 1999. Comparative study of nitrogen fixation and carbon metabolism in two chick-pea (*Cicer arietinum* L.) cultivars under salt stress. *Journal of Experimental Botany*, 50: 1701–1708.
- SPYCHALLA, J.P. & DESBOROUGH, S.L. 1990. Superoxide dismutase, catalase, and alpha-tocopherol content of stored potato tubers. *Plant Physiology*, 94: 1214–1218.
- STEIGER, H.M.; BECK, E. & BECK, R. 1977. Oxygen concentration in isolated chloroplasts during photosynthesis. *Plant Physiology*, 60: 903–906.
- TAIZ, L. & ZEIGER, E. 1998. *Plant Physiology*. The Benjamin/Cummings Publishing, Redwood City, California. 363p.
- TAKEMURA, T.; HANAGATA, N.; SUGIHARA, K.; BABA, S.; KARUBE, I. & DUBINSKY, Z. 2000. Physiological and biochemical responses to salt stress in the mangrove, *Bruguiera gymnorhiza*. *Aquatic Botany*, 68: 15–28.
- THOMAS, J.C.; MCELWAIN, E.F. & BOHNERT, H.J. 1992. Convergent induction of osmotic stress-responses abscisic acid, cytokinin, and the effects of NaCl. *Plant Physiology*, 100: 416–423.
- THOMPSON, J.E.; LEDGE, R.L. & BARBER, R.F. 1987. The role of free radicals in senescence and wounding. *New Phytologist*, 105: 317–344.
- UPADHYAY, R.K. & PANDA, S.K. 2005. Salt tolerance of two aquatic macrophytes, *Pistia stratiotes* and *Salvinia molesta*. *Biologia Plantarum*, 49: 157–159.
- VAIDYANATHAN, R.; KURUVILLA, S. & THOMAS, G. 1999. Characterization and expression pattern of an abscisic acid and osmotic stress responsive gene from rice. *Plant Science*, 140: 21–30.
- VERNON, D.M.; TARACZYNSKI, M.C.; JENSEN, R.G. & BOHNERT, H.J. 1993. Cyclitol production in transgenic tobacco. *The Plant Journal*, 4: 199–205.
- VERSLUES, P.E.; AGARWAL, M. KATIYAR-AGARWAL, S.; ZHU, J. & ZHU, J-K. 2006. Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status. *The Plant Journal*, 45: 523–539.
- WANG, Y. & NIL, N. 2000. Changes in chlorophyll, ribulose biphosphate carboxylase–oxygenase, glycine betaine content, photosynthesis and transpiration in *Amaranthus tricolor* leaves during salt stress. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 75: 623–627.
- WANG, B.; DAVENPORT, R.J.; VOLKOV, V. & AMTMANN, A. 2006. Low unidirectional sodium influx into root cells restricts net sodium accumulation in *Thellungiella halophila*, a salt-tolerant relative of *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Experimental Botany*, 57: 1161–1170.
- WHIGHAM, D.F.; JORDAN, T.E. & MIKLAS, J. 1989. Biomass and resource allocation of *Typha angustifolia* L. (Typhaceae): the effect of within and between year variations in salinity. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 116: 364–370.
- WIENS, J.A.; CRAWFORD, C.S. & GOSZ, J.R. 1985. Boundary dynamics: a conceptual framework for studying landscape ecosystems. *Oikos*, 45: 421–427.
- WINICOV, I., 1998. New molecular approaches to improving salt tolerance in crop plants. *Annals of Botany*, 82: 703–710.
- WILLIAMS, W.D. 1987. Salinization of rivers and streams: an important environmental hazard. *Ambio*, 16: 180–185.
- WISE, R.R. & NAYLOR, A.W. 1987. Chilling-enhanced photooxidation: evidence for the role of singlet oxygen and endogenous antioxidants. *Plant Physiology*, 83: 278–282.
- WONG, C.E.; LI, Y.; WHITTY, B.R.; DÍAZ-CAMINO, C.; AKHTER, S.R. & BRANDLE, J.E. 2005. Expressed sequence tags from the Yukon ecotype of *Thellungiella* reveal that gene expression in response to cold, drought and salinity shows little overlap. *Plant Molecular Biology*, 58: 561–574.
- WU, S.; DING, L. & ZHU, J. 1996. SOS1, a genetic locus essential for salt tolerance and potassium acquisition. *The Plant Cell*, 8: 617–627.
- WU, J.L.; SELISKAR, D.M. & GALLAGHER, J.L. 1998. Stress tolerance in the marsh plant *Spartina patens*: impact of NaCl on growth and root plasma membrane lipid composition. *Physiologia Plantarum*, 102: 307–317.
- ZEDLER, J.B.; PALING, E. & MCCOMB, A. 1990. Differential responses to salinity help explain the replacement of native *Juncus kraussii* by *Typha orientalis* in Western Australian salt marshes. *Australian Journal of Ecology*, 15: 57–72.
- ZEEVAART, J.A.D. & CREELMAN, R.A. 1988. Metabolism and physiology of abscisic acid. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 39: 439–473.
- ZENGEL, S.A.; MERETSKY, V.J.; GLENN, E.P.; FELGER, R.S. & ORTIZ, D. 1995. Cienega de Santa Clara: remnant wetland in the Rio Colorado delta. Vegetation distribution and effects of flow reduction. *Ecological Engineering*, 4: 19–36.
- ZHIFANG, G. & LOESCHER, W.H. 2003. Expression of a celery mannose 6-phosphate reductase in *Arabidopsis thaliana* enhances salt tolerance and induces biosynthesis of both mannitol and a glucosyl-mannitol dimer. *Plant, Cell and Environment*, 26: 275–283.
- ZHU, J.K.; SHI, J.; SINGH, U.; WYATT, S.E.; BRESSAN, R.A.; HASEGAWA, P.M. & CAPITA, N.C. 1993. Enrichment of

vitronectin and fibronectin like proteins in NaCl-adapted plant cells and evidence for their involvement in plasma membrane-cell wall adhesion. *The Plant Journal*, 3: 637–646.

ZHU, J. & MEINZER, F.C. 1999. Efficiency of C₄ photosynthesis in *Atriplex lentiformis* under salinity stress. *Australian Journal of Plant Physiology*, 26: 79–86.

ZHU, J.K. 2002. Salt and drought stress signal transduction in plants. *Annual Review of Plant Biology*, 53: 247–273.

ZHU, J.K. 2003. Regulation of ion homeostasis under salt stress. *Current Opinion in Plant Biology*, 6: 441–445.

Submetido em 28/01/2008.

Aceito em 17/11/2008.