



UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO – UFRPE  
UNIDADE ACADÊMICA DE SERRA TALHADA – UAST

**DISTÚRBIOS FISIOLÓGICOS ASSOCIADOS À SENSIBILIDADE AO  
ESTRESSE HÍDRICO EM PLANTAS DE ARROZ**

SERRA TALHADA  
PERNAMBUCO – BRASIL

2019



UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO – UFRPE  
UNIDADE ACADÊMICA DE SERRA TALHADA – UAST

MAIANY ALVES PATRIOTA

**DISTÚRBIOS FISIOLÓGICOS ASSOCIADOS À SENSIBILIDADE AO  
ESTRESSE HÍDRICO EM PLANTAS DE ARROZ**

Relatório para equiparação de monografia apresentada ao curso de Agronomia da Universidade Federal Rural de Pernambuco, como parte da exigência para obtenção do grau de Bacharel em Agronomia.

Orientador (a): Sergio Luiz Ferreira da Silva

SERRA TALHADA  
PERNAMBUCO – BRASIL

2019

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação  
Universidade Federal Rural de Pernambuco  
Sistema Integrado de Bibliotecas  
Gerada automaticamente, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

---

314d Patriota, Maiany Alves  
DISTÚRBIOS FISIOLÓGICOS ASSOCIADOS À SENSIBILIDADE AO ESTRESSE HÍDRICO EM PLANTAS DE  
ARROZ / Maiany Alves Patriota. - 2019.  
54 f. : il.

Orientador: Sérgio Luiz Ferreira da Silva.  
Inclui referências.

Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação) - Universidade Federal Rural de Pernambuco, Bacharelado em  
Agronomia, Serra Talhada, 2019.

1. Seca. 2. Oryza sativa. 3. Variedades. I. Silva, Sérgio Luiz Ferreira da, orient. II. Título

CDD 630

---

## SUMÁRIO

<b>LISTA DE FIGURAS</b>	<b>VII</b>
<b>LISTA DE TABELAS</b>	<b>XIX</b>
<b>RESUMO</b>	<b>X</b>
<b>ABSTRACT</b>	<b>XI</b>
<b>1. INTRODUÇÃO</b>	<b>9</b>
<b>2. REVISÃO DE LITERATURA</b>	<b>11</b>
2.1 Cultura de arroz	11
2.1.1 Perfil brasileiro de produção de arroz	11
2.1.2 Conservação e escolha de variedades de arroz	12
2.2 Coleta e transformação de luz em energia bioquímica	13
2.3 Fixação do carbono	15
2.3.1 Via metabólica C <sub>3</sub>	15
2.3.2 Via metabólica C <sub>4</sub>	16
2.3.3 Via metabólica CAM	16
2.4 Estresses abióticos	17
2.5 Disponibilidade x planta	17
2.5.1 Absorção e perdas de água pela planta	17
2.5.2 Estresse hídrico e efeitos da seca na fisiologia vegetal	18
<b>3. HIPÓTESE E OBJETIVOS</b>	<b>19</b>
3.1 HIPÓTESE	19
3.2 OBJETIVOS	19
3.2.1 Objetivo geral	19
3.2.2 Objetivos específicos	20
<b>4. MATERIAL E MÉTODOS</b>	<b>21</b>
4.1 Material vegetal e localização do experimento	21
4.1.1 Condução de cada etapa experimental	21
4.2 Análise de crescimento	22
4.2.1 Biometria vegetal	22
4.2.2 Determinação da massa fresca e massa seca	22
4.2.3 Conteúdo relativo de água (CRA)	22
4.3 Fotossíntese e trocas gasosas	23
4.4 Análises fisiológicas e bioquímicas	24
4.4.1 Controle relativo de água (CRA)	24
4.4.2 Dano de membrana (DM%)	24
4.4.3 Conteúdo de clorofilas a, b e totais	24
4.4.4 Conteúdo de substância reativa ao ácido tiobarbitúrico	25
4.4.5 Antioxidantes não enzimáticos	25
4.4.5.1 Conteúdo de ascorbato reduzido (AsA)	25
4.4.5.2 Conteúdo de glutathiona reduzida (GSH)	25
4.4.6 Antioxidantes enzimáticos	26
4.4.6.1 Atividade da catalase (CAT)	26
4.4.6.2 Atividade de dismutase do superóxido (SOD)	26
4.4.6.3 Atividade da peroxidase do ascorbato (APX)	27
<b>5. RESULTADOS E DISCUSSÕES</b>	<b>27</b>
<b>6. CONCLUSÃO</b>	<b>46</b>
<b>7. REFERÊNCIAS</b>	<b>47</b>

## LISTA DE FIGURAS

- FIGURA 1.** Esquema de captura e transporte de elétrons na membrana do cloroplasto. 14
- FIGURA 2.** Aspectos visuais em plantas de arroz de quatro variedades (São Francisco, BRS Primavera, BRS Pepita e BRS Sertaneja) em vista lateral (a) e vista superior (b) demonstrando a diferença de altura e volume foliar, quando crescidas em casa de vegetação sob condições adequadas de regime hídrico. 28
- FIGURA 3.** Curvas de assimilação de CO<sub>2</sub> (Pn) em resposta a pressão intercelular de CO<sub>2</sub> (Ci) das variedades de arroz São Francisco, BRS Primavera, BRS Sertaneja e BRS Pepita crescidas em condições normais em casa de vegetação, em Serra Talhada-PE, Brasil 29
- FIGURA 4.** Eficiências quântica atual do PSII (A), Quenching fotoquímico (B), Quenching não fotoquímico (C) e Taxa de transporte de elétrons (D), das variedades de arroz São Francisco, BRS Primavera, BRS Sertaneja e BRS Pepita crescidas em condições normais em casa de vegetação, em Serra Talhada-PE, Brasil 30
- FIGURA 5.** Vista lateral de duas variedades de arroz (São Francisco e BRS Sertaneja) quando submetidas ao estresse hídrico por 18 dias sob condições de casa de vegetação, em Serra Talhada- PE 32
- FIGURA 6.** Eficiências quântica atual do PSII (A), quenching fotoquímico (B), quenching não fotoquímico (C) e taxa de transporte de elétrons (D) em função do incremento de luz em folhas de variedades de arroz (São Francisco e BRS Sertaneja) submetidas ao estresse hídrico durante 18 dias em condições de casa de vegetação em Serra Talhada- PE 34
- FIGURA 7.** Curva de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> (A) em resposta ao incremento de luz (PAR) (A/PAR) em folhas de variedades de arroz (São Francisco e BRS Sertaneja) submetidas ao estresse hídrico durante 18 dias em condições de casa de vegetação em Serra Talhada- PE 35
- FIGURA 8.** Conteúdo relativo de água na folha (A) e Dano de membrana, através do vazamento de eletrólitos (B) de variedades de arroz (São Francisco e BRS Sertaneja) submetidas ao estresse hídrico durante 18 dias em condições de casa de vegetação em Serra Talhada- PE 37
- FIGURA 9.** Conteúdo de substâncias reativas ao ácido tiobarbitúrico (TBARS) em duas cultivares de plantas de arroz, submetidas a dois tratamentos hídricos (bem irrigado e seca) crescidas em condições de casa de vegetação localizada no município de Serra Talhada-PE, durante 18 dias de tratamentos 37
- FIGURA 10.** Conteúdo de Ascorbato reduzido (ASA) em (a) e Conteúdo de Glutathiona reduzida (GSH) em (b) em duas cultivares de plantas de arroz, submetidas a dois tratamentos hídricos (bem irrigado e seca) crescidas em

- condições de casa de vegetação localizada no município de Serra Talhada-PE, durante 18 dias de tratamentos **38**
- FIGURA 11.** Atividade das enzimas superóxido desmutase (SOD) em (a), peroxidase do ascorbato (APX) em (b) e catalase (CAT) em (C) em duas cultivares de plantas de arroz, submetidas a dois tratamentos hídricos (bem irrigado e seca) crescidas em condições de casa de vegetação localizada no município de Serra Talhada-PE, durante 18 dias de tratamentos **39**
- FIGURA 12.** Crescimento de plantas de duas variedades de arroz quando submetidas a estresse osmótico simulado pela aplicação de PEG a 10%, sendo (a) BRS Sertaneja controle, (b) BRS Sertaneja c/ PEG, (c) São Francisco controle e (d) São Francisco c/ PEG **40**
- FIGURA 13.** Altura de planta (a), comprimento (b) e largura da folha bandeira(c) em variedades de arroz sob condições de estresse osmótico induzido com Polietileno glicol por 31 dias **41**
- FIGURA 14.** Conteúdo de substâncias reativas ao ácido tiobarbitúrico (TBARS) em plantas de arroz (São Francisco e BRS Sertaneja) submetidas ao estresse osmótico durante 31 dias, induzido com polietilenoglicol **43**
- FIGURA 15.** Ascorbato reduzido (a) e Glutationa reduzida (b) em variedades de arroz (São Francisco e BRS Sertaneja) sob condições de estresse osmótico induzido com Polietileno glicol por 31 dias **44**
- FIGURA 16.** Atividade das enzimas dismutase do superóxido (a), peroxidase do ascorbato (b) e Catalase (c) em duas variedades de arroz submetidas a condições de estresse osmótico induzido com Polietileno glicol por 31 dias **45**

## LISTA DE TABELAS

- TABELA 1.** Número de sementes, massa das sementes, número de folhas, número de perfilhos e altura de quatro variedades de arroz (São Francisco, BRS Primavera, BRS Pepita e BRS Sertaneja), quando crescidas em casa de vegetação, sob condições adequadas de regime hídrico **29**
- TABELA 2.** Massa seca da parte aérea e raiz de quatro variedades de arroz (São Francisco, BRS Primavera, BRS Pepita e BRS Sertaneja), quando crescidas em casa de vegetação, sob condições adequadas de regime hídrico **29**
- TABELA 3.** Maxima carboxilação da rubisco ( $V_{cmax}$ ), taxa máxima de transporte de elétrons ( $J_{max}$ ) e condutância de CO<sub>2</sub> do mesófilo ( $G_m$ ) de quatro variedades de arroz (São Francisco, BRS Pepita, BRS Primavera e BRS Sertaneja) quando crescidas em casa de vegetação sobre condições ótimas de disponibilidade hídrica **30**
- TABELA 4.** Massa seca de folhas, colmos, raiz e relação parte aérea/raiz em duas variedades de arroz (São Francisco e BRS Sertaneja) submetidas ao estresse hídrico durante 18 dias em condições de casa de vegetação em Serra Talhada- PE **33**
- TABELA 5.** Clorofilas a, b , totais e relação clorofilas a/b em duas variedades de arroz (São Francisco e BRS Sertaneja) quando submetidas ao estresse hídrico durante 18 dias em condições de casa de vegetação em Serra Talhada- PE **34**
- TABELA 6.** Parâmetros estimados a partir das curvas A/DFFF: respiração no escuro ( $R_{dark}$ ), rendimento quântico aparente ( $\Phi$ ), ponto de compensação de luz (LCP), fotossíntese máxima ( $A_{max}$ ), em folhas de duas variedades de arroz (São Francisco e BRS Sertaneja) submetidas ao estresse hídrico durante 18 dias em condições de casa de vegetação em Serra Talhada- PE **36**
- TABELA 7.** Massa seca das folhas, colmo e raiz de duas variedades de arroz (São Francisco e BRS Sertaneja) sob condições de tratamento com Polietileno glicol por 31 dias para simular estresse osmótico **42**
- TABELA 8.** Massa de sementes e número de perfilho de duas variedades de arroz (São Francisco e BRS Sertaneja) sob condições de tratamento com Polietileno glicol por 31 dias para simular estresse osmótico **42**
- TABELA 9.** Percentual de umidade em folhas, colmo e raiz de duas variedades de arroz (São Francisco e BRS Sertaneja) sob condições de tratamento com Polietileno glicol por 31 dias para simular estresse osmótico **43**
- TABELA 10.** Clorofilas a, b e totais de duas variedades de arroz (São Francisco e BRS Sertaneja) sob condições de tratamento com Polietileno glicol por 31 dias para simular estresse osmótico **43**

## RESUMO

O arroz (*Oryza sativa* L.) é um dos cereais mais produzidos no mundo, juntamente com o milho e o trigo, sendo que quando exposto a diversas condições adversas, com o déficit hídrico, têm a sua produtividade comprometida. Diante disso, o presente trabalho teve como objetivo, caracterizar mecanismos indicadores de danos e de proteção oxidativa que podem estar presentes em variedades de arroz São Francisco, BRS Sertaneja, BRS Primavera e BRS Pepita, quando submetidas a condições de déficit hídrico. O experimento em condições de casa de vegetação e dividido em três etapas. As sementes das variedades (BRS Sertaneja, BRS Primavera, BRS Pepita e São Francisco, na primeira fase e das variedades BRS Sertaneja e São Francisco na segunda e terceira fase) foram desinfestadas com hipoclorito de sódio a 5% e semeadas em vasos de quatro litros. Após alguns dias da emergência das plântulas, foram iniciadas as aplicações de solução nutritiva e também as análises biométricas. Após um determinado tempo, foram feitas as análises de trocas gasosas, fisiológicas e bioquímicas, além do rendimento de grãos. O experimento foi conduzido em DIC em todas as etapas, sendo com exceção da primeira, dispostos os tratamentos em fatorial 2 x 2, consistindo em dois tratamentos hídricos (sendo tratamento controle e estresse hídrico). Os dados das variáveis analisadas foram submetidos ao teste F a 0,05 de probabilidade e as médias comparadas pelo teste de Tukey em mesmo nível significância. Foram obtidos diferentes comportamentos em ótimas condições devido aos diferentes genótipos mostrando que a BRS Sertaneja e a São Francisco se mostram mais eficiente no uso dos recursos do que as demais em condições ótimas, já em respostas ao estresse hídrico, obtemos diferenças entre as variedades e dentre os tratamentos em uma mesma variedade, uma vez que cada uma apresenta grau de sensibilidade e de resposta aos estímulos externos, de forma que a variedade BRS Sertaneja se mostrou mais resistente a seca e como melhor opção para uso em regiões semiáridas.

## ABSTRACT

Rice (*Oryza sativa* L.) is one of the most produced cereals in the world, together with maize and wheat, and when exposed to various adverse conditions, with water deficit, have its productivity compromised. Therefore, the present work aimed to characterize mechanisms indicating damage and oxidative protection that may be present in rice varieties São Francisco, BRS Sertaneja, BRS Primavera and BRS Pepita, when subjected to water deficit conditions. The experiment under greenhouse conditions is divided into three stages. The seeds of the varieties (BRS Sertaneja, BRS Primavera, BRS Pepita and São Francisco in the first phase and BRS Sertaneja and São Francisco varieties in the second and third phase) were disinfected with 5% sodium hypochlorite and sown in four liter pots. . A few days after seedling emergence, nutrient solution applications and biometric analyzes were started. After a certain time, the analysis of gas exchange, physiological and biochemical, as well as grain yield were made. The experiment was conducted in IHD in all stages, except for the first one, arranged in 2 x 2 factorial treatments, consisting of two water treatments (control treatment and water stress). The data of the analyzed variables were submitted to the F test at 0.05 probability and the means compared by the Tukey test at the same significance level. Different behaviors were obtained under optimal conditions due to the different genotypes showing that BRS Sertaneja and São Francisco are more efficient in the use of resources than the others under optimal conditions. In response to water stress, we obtained differences between varieties and between treatments in the same variety, since each one presents degree of sensitivity and response to external stimuli, so that the BRS Sertaneja variety was more resistant to drought and as a better option for use in semiarid region.

## 1. INTRODUÇÃO

O arroz (*Oryza sativa* L.) é um dos cereais mais produzidos no mundo, juntamente com o milho e o trigo. Sendo a Ásia é a principal produtora, na qual, concentram-se mais de 80% da produção mundial (EMBRAPA,2015). Os cultivos de arroz, além de apresentarem importância econômica no Brasil e no mundo, acabam destacando-se também por ser planta modelo para estudos de fisiologia vegetal da família Poaceae (BEVITORI,2013), que apresenta uma particularidade evolutiva de ser semiaquática e apresentar limitações e sensibilidade ao estresse hídrico (BERNIER et al, 2008).

No Brasil e no mundo, o arroz é cultivado em dois tipos de sistemas de produção, sendo eles terras altas ou sequeiro e várzeas ou inundado (MAUAD et al, 2011). Os genótipos utilizados em cada sistema são adaptados aos mesmos, de forma que seus aspectos divergem entre espécies, que reflete no crescimento e na produtividade de cada genótipo (CLEBER et al, 2008). Dentre essas divergências, as variedades tradicionais de terras altas possuem uma menor produtividade e são mais adaptadas a solos mais secos (BERNIER et al, 2008). Portanto, possuindo diferente estrutura fenotípica da planta, adaptabilidade e uso do CO<sub>2</sub> na fotossíntese (EMBRAPA,2008).

Diariamente, o arroz assim como as demais plantas, está exposto a diversas condições ambientais, de forma que, tais condições podem afetar os cultivos, por contribuírem com situações estressantes (SIMÕES,2007). O déficit hídrico por exemplo, é um dos fatores abióticos que mais comprometem o crescimento, metabolismo e produtividade das culturas (SINGH et al,2014). No arroz, isso ocorre mais ainda, se comparado a outros vegetais, uma vez que, a cultura é notoriamente, susceptível a seca. Entretanto algumas variedades, tentam resistir usando três estratégias: fuga (concluindo o desenvolvimento mais sensível em momento de abundância hídrica), tolerância (desencadeando mecanismos pela própria seca) e resistência (expressão de mecanismos preventivos mesmo na ausência de estresse, tais como aprofundamento de raízes) a seca (PANTUWAN et al, 2004).

Diversos estudos já foram conduzidos com finalidade de investigar a tolerância e as respostas aos estresses oxidativos causados pelo déficit hídrico, uma vez que estes, são capazes de reduzir a taxa fotossintética, além de causar efeitos deletérios nos pigmentos fotossintéticos como as clorofilas e carotenoides (Meher et al,2018), afetando assim o funcionamento do fotossistema II (PSII). Dessa forma, o uso de parâmetros de fluorescência (eficiência quântica, taxa de transporte de elétrons, *quenching* fotoquímico

e não fotoquímico etc) tem sido utilizado por ser um método não destrutivo, permitindo uma análise qualitativa e quantitativa da absorção e aproveitamento da luz pelo PSII e possíveis relações com capacidade fotossintética (CORREIA et al, 2009).

É relatado que, uma das respostas fisiológicas vegetais ao déficit hídrico são as reduções da condutância estomática e a perda de água por transpiração. Logo, essas variáveis se tornam importantes no estudo de trocas gasosas em plantas estressadas, uma vez que permitem avaliar a eficiência do uso da água e o status hídrico vegetal (SILVA et al, 2010). No entanto, não apresenta tanta eficiência na determinação de danos nos cloroplastos, desta forma, as avaliações de fluorescência são as que realmente oferecem subsídios para estimar tais danos e ocorrência de possíveis inibições do PSII (SILVA et al, 2015).

Os diversos organismos vivos aeróbicos necessitam diariamente do oxigênio molecular ( $O_2$ ) para o funcionamento e manutenção da vida, sendo esse, facilmente reduzido a espécies reativas de oxigênio (EROs), que podem oxidar e causar danos nos componentes celulares de tais organismos (SHARMA e DUBEY, 2004), quando os mesmos se encontram em situações estressantes como a seca e salinidade. Assim, se torna importante em pesquisas de fisiologia vegetal os efeitos dessas variáveis ambientais na modulação da proteção oxidativa em plantas.

As EROs ao serem produzidas e acumuladas podem causar a peroxidação lipídica de membradas, danos a ácidos nucleicos e proteínas, inibição enzimática, dentre outros efeitos prejudiciais as células (SHAMAR et al, 2012). Entretanto, como forma de mitigar os efeitos danosos das espécies reativas, as plantas têm se adaptado e criado mecanismos de eliminação dessas EROS (DAS e ROYCHOUDHURY, 2014), tais como a produção de compostos antioxidantes, enzimáticos e não enzimáticos.

A defesa celular ativa primeiramente mecanismos não-enzimáticos para remoção dos EROS, dentre os quais se destacam o ascorbato reduzido (AsA) e a glutathiona reduzida (GSH) (BARBOSA et al, 2014). Esses antioxidantes podem evitar a formação de radicais livres, sequestrá-los ou promover sua degradação, prevenindo assim, a ocorrência de danos às células (SERKEDJIEVA, 2011) e um possível estresse oxidativo.

Os sistemas de remoção enzimáticos constituem uma importante defesa contra os radicais livres gerados sob condições de estresse, como a superóxido dismutase (SOD) que catalisa a dismutação do radical superóxido ( $O_2^-$ ) em  $H_2O_2$  e  $O_2$ , a catalase (CAT) e a ascorbato peroxidase (APX) que podem catalisar o  $H_2O_2$  em  $H_2O$  e  $O_2$  (CARNEIRO et al, 2011). O AsA é utilizado como doador de elétrons pela enzima APX, na oxidação do

peróxido de hidrogênio, fazendo parte do ciclo do ascorbato-glutationa, que gera monodehidroascorbato (MDA), de forma que a APX necessita de ascorbato e glutationa reduzida para ser restaurada ao início do sistema (CHOUDHURY et al, 2013), porém em casos de estresse severo os mecanismos podem ser insuficientes causando danos irreversíveis e morte celular.

## **2. REVISÃO DE LITERATURA**

### **2.1 A cultura do arroz**

#### **2.1.1 Perfil brasileiro de produção de arroz**

O arroz (*Oryza sativa* L.) é uma planta monocotiledônea pertencente à família Poaceae (Gramineae) e à ordem Poales, sendo alimento básico para mais da metade da população mundial, além de apresentar valor econômico considerável (BENITEZ et al, 2011), assumindo desta forma, um papel importante para a humanidade. No Brasil, este cereal é cultivado em todo o território, ocupando o terceiro lugar em área cultivada com culturas anuais (CONAB, 2015), sendo basicamente dois os tipos de sistema de manejo utilizados, irrigado ou várzea e terras altas ou sequeiro (JORDÃO et al, 2017). O arroz de terras altas, é bem mais utilizado em regiões de cerrado (principalmente no Maranhão, Mato Grosso, Piauí e oeste da Bahia,), onde ocorre a presença de veranicos (ausência temporária de chuva durante a estação chuvosa), no qual a cultura está sujeita a redução da produtividade (TERRA et al., 2015), já o arroz de várzea é utilizado em todo país, em locais com disponibilidade hídrica para irrigação.

De acordo com a CODEVASF (2017), a produção de arroz é a principal atividade econômica de cerca de mil produtores na região do Baixo São Francisco alagoano, as margens do Rio São Francisco, utilizando majoritariamente sistema de inundação. Estados como Acre, Pará, Goiás, Minas Gerais e Mato Grosso do Sul, também cultivam arroz de várzea, sendo que de todo o arroz produzido nacionalmente, 9% é advindo apenas do estado do Goiás (CONAB, 2015), sendo ainda essa produção inferior a do estado do Mato grosso, que cultiva em sistema de sequeiro e é o 4º maior produtor do

país em volume e o 1º quando considera-se apenas o volume produzido em sistema de sequeiro.

Em Pernambuco, a produção de arroz é bastante incipiente, sendo este correspondente a 0,09 % da área nacional cultivada com a espécie, a qual corresponde em média a 2.357ha cultivados, apresentando uma produtividade de 4.625kg/ha, gerando assim uma produção de 12.261 toneladas, o que acaba sendo 19% maior que a média nacional (IBGE, 2015), no qual, 90% desta produção se dar apenas na cidade de Cabrobó, em sistema inundado, e os outros 10% produzido em Serrita, Santa Maria da Boa Vista e em Parnamirim.

### **2.1.2 Conservação e escolha de variedades de arroz**

Tendo em vista o cenário produtivo e o consumo crescente, garantir uma produção em larga escala, nesses estados e no mundo, acaba possuindo um investimento muitas vezes desacerbado, devido a problemas muitas vezes encontrados no caminho, tais como: baixa fertilidade dos solos, infestação de pragas, doenças e plantas invasoras, além de condições climáticas adversas (EMBRAPA,1999). Dessa forma, se faz necessário encontrar variedades mais tolerantes e resistentes as adversidades, uma vez que essas cultivares, acabam sendo mais acessíveis do que outras tecnologias, tanto para o grande como para produtores de menor escala.

Com finalidade de melhoramento e conservação dos diversos genótipos, foi criado o Banco Internacional de Germoplasma de Arroz, mantido pelo International Rice Research Institute (IRRI), que possui 117 mil acessos de arroz, incluindo variedades tradicionais e modernas, além de parentes silvestres, sendo a maior coleção genética de arroz do mundo (IRRI, 2013). Semelhante ao IRRI, temos o Banco Ativo de Germoplasma de Arroz (BAG arroz) mantido pela EMBRAPA, no qual em 2014, contava com mais de 27.006 acessos, dos quais 2.732 acessos eram de variedades tradicionais, 238 populações de espécies silvestres, 7.080 de linhagens/cultivares de programas de melhoramento do Brasil e de outros países além de 12.956 acessos oriundos de uma doação da Coleção Americana de Arroz (EMBRAPA, 2014).

Dentre os diversos genótipos desenvolvidos, algumas das variedades de arroz mais utilizadas atualmente no país são:

- **Variedade BRS Sertaneja:** Caracterizada por possuir ciclo médio de 101-110 dias e produtividade de 7.898 kg/ha., plantas vigorosas, adaptáveis à cultivos de sequeiro e tolerantes ao acamamento. Apresenta moderada resistência à brusone foliar, mancha parda, escaldadura (queimadura) e mancha de grãos (EMBRAPA, 2017) sendo utilizada principalmente para os estados de Goiás, Maranhão, Minas Gerais, Piauí, Tocantins e Bahia.
- **Variedade São Francisco:** Oriunda do cruzamento da 5732//3234/COSTA RICA, pelo Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), sendo esta uma cultivar de inundado muito utilizada nos estados de Sergipe, Alagoas e Pernambuco, cultivada as margens do São Francisco (EMBRAPA,1996).
- **Variedade BRS Pepita:** Apresenta elevada resistência à doença mancha-dos-grãos. Sendo ela uma cultivar de sequeiro e que se adapta a diversas condições incluso rotação de culturas em “terras velhas”, áreas de desmatamento recente, renovação de pastagens degradadas e integração lavoura-pecuária (CORDEIRO, 2005).
- **Variedade BRS Primavera:** Esta variedade possui diversas características similares as demais variedades de terras altas principalmente com a variedade BRS Sertaneja, no entanto, uma característica importante da cultivar é a sua moderada resistência à broca-do-colmo praga importante da cultura no estado do Mato Grosso (EMBRAPA,2003).

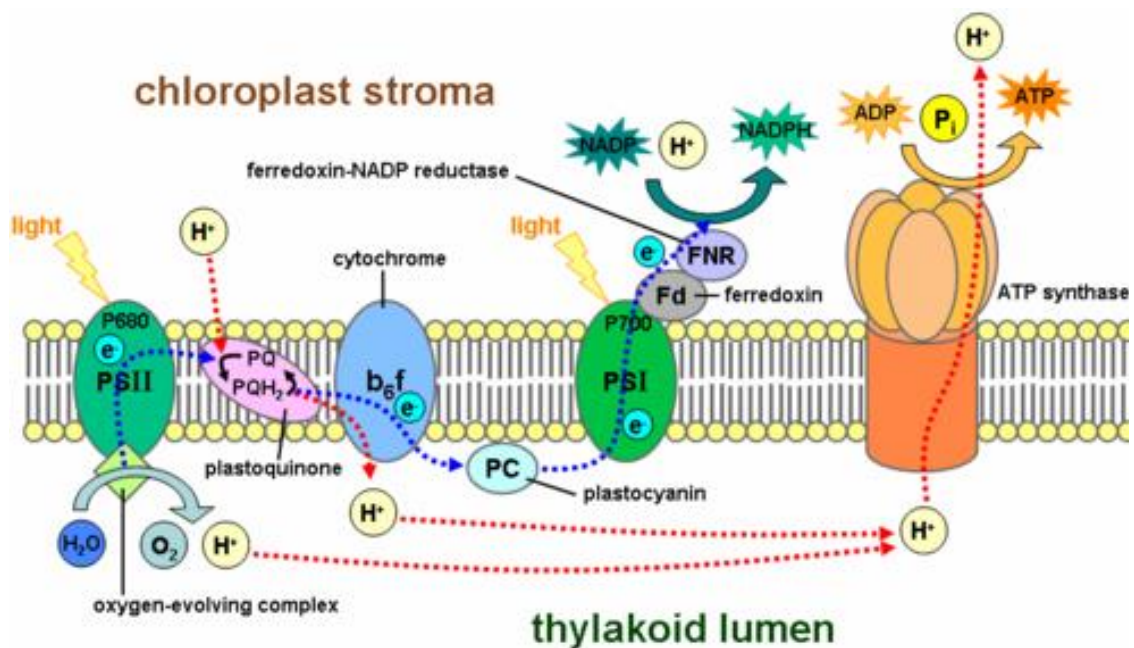
## **2.2 Coleta e transformação de luz em energia bioquímica**

A luz solar é a fonte primaria de energia no planeta, sendo ela utilizada diariamente pelos diversos seres vivos, sendo essencial para os diversos processos metabólicos, principalmente para as plantas (PEREIRA et al, 2015). Os vegetais absorvem a luz solar através de um complexo antena, formado por moléculas de clorofilas

no centro de reação dos fotossistemas coletores de luz, presente em organelas celulares especializadas, chamadas cloroplastos (AMADOR B & ASPURU G, 2011).

Para se produzir a energia bioquímica, uma molécula de água é oxidada no interior do cloroplasto, de forma que, um elétron é liberado para a clorofila mais próxima e o  $O_2$  e  $H^+$  no lúmen do tilacoide (SOLARTE et al,2009). A clorofila com um elétron extra é excitada pela luz solar incidente, liberando assim, esse elétron para a clorofila seguinte, que é excitada também e repete o processo até o elétron chegar ao centro de reação (VAL et al; 2010).

O elétron proveniente do fotossistema II (PSII) é transportado pelas quinonas até o complexo citocromo b5f, este que doa o elétron para a plastocianina e esta, leva até o fotossistema I (PSI) que também está sendo excitado (figura 1). Os elétrons provenientes dos dois fotossistemas ao chegarem ao topo do PSI são entregues a ferredoxina que juntamente com o ferredoxina-NADP redutase transforma o NADP em NADPH (JAISWAL et al; 2017). Ao mesmo tempo que todo esse processo acontece, acumulam-se íons de hidrogênio provenientes da quebra da molécula de água, sendo assim, uma proteína chamada ATP-sintase, capturam os íons de  $H^+$  e jogam para fora do lúmen do tilacoide, movendo a parte externa da ATP-sintase e convertendo um ADP em ATP utilizando um fosforo (TIKHONOV, 2015), como esquematizado na figura 1.



**Figura 1.** Esquema de captura e transporte de elétrons na membrana do cloroplasto (Fonte: Google imagens).

## **2.3 Fixação do carbono.**

Após a coleta da energia luminosa, as plantas realizam a fixação do carbono orgânico, no entanto, nem todas as plantas realizam essa fixação de mesma forma, sendo assim, dividida em três grandes grupos de vias fotossintéticas, sendo essas três vias de metabolismos classificadas com: C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub> e CAM (BASSAM,2013).

### **2.3.1 Via metabólica C<sub>3</sub>.**

A via metabólica fotossintética C<sub>3</sub> é a dominante entre as espécies de plantas de clima frios, úmidos e temperado, sendo a única via em árvores (com raras exceções) e majoritária em culturas agrícolas de cereais como arroz, cevada e trigo (JONES,2014).

Os vegetais utilizam uma enzima chamada ribulose-1-5-bisfosfato-carboxilase-oxigenase (RUBISCO) para fixar carbono orgânico presente nos cloroplastos, formando um composto chamado de ácido 3-fosforo-glicérico (PGA), que é convertido a triose fosfato (utilizando-se ATP), esta que entra no ciclo de Calvin e gera moléculas de açúcar fosfatado, sendo para esse ciclo, necessário utilizar duas moléculas de ATP e 2 NADPH para realizar a conversão do CO<sub>2</sub> (ZHU et al, 2010).

Quando as plantas se encontram em ambientes estressantes, como seca e elevadas temperaturas, a mesma desenvolve mecanismos adaptativos como enrolar as folhas e fechamento estomático (PHILLIP et al, 2016). Ao fechar os estômatos, o CO<sub>2</sub> atmosférico deixa de entrar, causando uma limitação assim, os efeitos causados pela limitação de CO<sub>2</sub> e os níveis elevados de O<sub>2</sub> resultaram na produção de 2-fosfoglicolato (2PG) pela atividade oxigenase da Rubisco (que pode atuar tanto como carboxilase utilizando o carbono orgânico, como oxidase, oxidando o glioxilato em processos de fotorrespiração de acordo com Zelitch et al;2009), sendo depois convertido no Ciclo de Calvin-Benson a 3-fosfoglicerato ( KERN et al, 2011).

Apesar do seu papel importante na fotossíntese, a RUBISCO também tem se mostrado responsável por um quarto do nitrogênio foliar e até metade da proteína solúvel presente nas folhas de plantas que possuem um metabolismo fotossintético do tipo C<sub>3</sub> (PORTIS e MARTIN, 2007).

### **2.3.2 Via metabólica C4.**

A via metabólica C4, surge de diversas modificações bioquímicas e anatômica, de forma a concentrar carbono ao redor da enzima Rubisco, sendo esta forma de fotossíntese contribuinte com cerca de um quarto da produtividade primária no planeta e uma grande fração da produção consumida pelo homem (SAGE R. F, 2004).

Algumas plantas, principalmente gramíneas como o sorgo e o milho, foram as que desenvolveram um sistema fotossintético mais eficiente que o C3, no qual, conseguem armazenar ácidos de 4 carbonos (BICHOT et al, 2018).

Essas plantas, lidam de forma melhor com as altas temperaturas, além de permitirem que seu sistema captor de luz aguente uma maior intensidade luminosa, podendo funcionar bem em situações de intensidade maior que  $2000 \mu\text{mol de fotons.m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , no entanto, quando se colocada para aclimatar, se espera que espécies C3 aclimatem mais rápido devido a possuírem um sistema fotossintético mais simples (SMITH e DUKES, 2017).

Como já foi dito, em espécies C3, as plantas podem sofrer com fotorrespiração, que não é apenas exigente em energia, mas também leva a uma perda líquida de CO<sub>2</sub>, causando desta forma, redução da eficiência de fotossínteses podendo provocar perdas em até 40% em condições estressantes (Ehleringer et al., 1991). E mesmo diante desse problema, as plantas conseguiram de adaptar e buscar formas de sobreviver, sendo uma das melhores soluções modificar a via para uma fotossíntese C4 (GOWIK, U e WESTHOFF, P; 2011).

### **2.3.3 Via metabólica CAM.**

O metabolismo CAM é uma adaptação das plantas a ambientes que possuem condições áridas, sendo este uma forma de atenuar os efeitos deletérios de estresses abióticos, uma vez que os estômatos são fechados durante o dia, e abertos apenas a noite (NIMMO, H.G,2000) para fixação do carbono atmosférico, que é convertido pela enzima phosphoenolpiruvato carboxilase (PEPC) a ácido orgânico, que posteriormente é transformado em

malato que é armazenado no vacúolo, para no período diurno ser transloucado para os cloroplastos, descarboxilado e utilizado pela rubisco na fotossíntese (MATSUOKA et al,2018).

Devido ao fechamento estomático diurno, a alta eficiência de uso da água (WUE) é uma característica inerente das plantas CAM tais como a *Opuntia ficus-indica* e *Agave* spp, podendo-se cogitar a capacidade dessas espécies de operar com produtividade praticamente máxima, requisitando níveis relativamente baixos de umidade (BORLAND et al, 2014).

Acreditasse que as plantas CAM emergiram independentemente de diversas linhagens C3 e ao longo da história, sendo que todas suas proteínas necessárias seriam homologas de formas ancestrais em ambos metabolismos, sustentando a hipótese das CAM facultativas que funcionam como fotossíntese C3 e mudam para fotossíntese CAM, sob condições limitadas de água no ambiente (LIU et al, 2018).

## **2.4 Estresses abióticos**

As condições abióticas estressantes, causam diariamente diversas perdas para a produção agrícola mundial, de forma que cada planta apresenta uma resposta diferente para cada condição específica de estresse, seja ela, hídrica, luminosa, salina, térmica ou mecânica (MITTLER, 2006). Assim, o conhecimento desses impactos à produção e o aumento das populações, requerem cada vez mais, esforços para a melhoria de rendimento das culturas (ZISKA et al, 2012).

Algumas estimativas são feitas anualmente, demonstrando que as perdas devido tais estresses, podem ser maiores que 50%, de forma que mais de 97% do planeta é afetado por pelo menos um fator ambiental estressante (CRAMER et al, 2011). Dessa forma, por serem estruturas complexas, as plantas passam por diversas alterações fisiológicas, provocando uma grande variedade de respostas, como já foi dito anteriormente.

## **2.5 Disponibilidades hídricas x plantas.**

### **2.5.1 Absorção e perdas de água pela planta**

A absorção de água pelas raízes do vegetal depende de diversos fatores para ser realizada, tais como a disponibilidade da mesma no solo,

a temperatura do substrato no qual a planta se encontra, concentração da solução do solo, arejamento e as taxas de trocas gasosas como a transpiração por exemplo (COSTA,2008). No entanto, de toda água absorvida, apenas uma pequena parcela fica dentro da planta para as atividades metabólicas, a maior parte é perdida na forma de vapor pela transpiração, sendo esta via estomática, lenticela ou cuticular (DIAS, 2008).

### **2.5.2 Estresse hídrico e efeitos da seca na fisiologia das plantas**

Quando em condições adversas os animais fogem para outros lugares, no entanto, as plantas por serem sesséis não podem fazer o mesmo, logo, para evitar situações desagradáveis, são obrigadas a se adaptar, de forma que enviam sinais a outras partes de seu organismo, em resposta aos estímulos exógenos (Meisel et al; 2011). Sendo o ajustamento osmótico e a acumulação de solutos os primeiros sinalizadores, diretamente relacionados a adaptação a manutenção do turgor e proteção de células específicas, quando em condições de desidratação (BARROSO-NETO, 2019).

Naturalmente, as primeiras respostas observáveis em plantas, sob condições de seca é a alteração de crescimento, uma vez que quando o conteúdo de água reduz, a célula encolhe e as paredes relaxam, sendo a redução de turgidez o primeiro sintoma notado. E em consequência o crescimento é reduzido por ser extremamente sensível e dependente de turgidez celular (DIAS,2008).

O crescimento se reduz não só pela perda de turgidez, mas também pela redução de carbono interno, uma vez que ao detectar a redução do status hídrico, os estômatos são fechados, reduzindo as trocas gasosas (SCALON et al, 2011). Com a redução de carbono disponível para a fotossíntese, o acúmulo de biomassa seca, fazendo com que a planta não se desenvolva vegetativamente.

Ao reduzir as trocas gasosas e manter o conteúdo hídrico baixo, a via de transporte de elétrons começa a congestionar, uma vez que não tem

água para ser oxidada nem carbono para ser fixado, sobrando energia luminosa na superfície da membrana dos tilacoides (MITLLER, 2002), sendo que, o meio intracelular é rico em oxigênio molecular, que pode reagir com essa energia excedente caso a mesma não seja liberada na forma de calor (quenching não fotoquímico), e ao reagir produz espécies reativas de oxigênio (EROs), que em baixos níveis são moléculas sinalizadoras, estando também envolvida no fechamento estomático, fortalecimento da parede celular e senescência, mas em níveis elevados causam diversos danos (SOUZA, 2016), inclusive morte celular e em maior grau, morte da planta.

### **3. HIPÓTESE E OBJETIVOS**

#### **3.1 Hipótese**

É sabido que cultivares mais primitivas e mais rústicas apresentam mecanismos adaptativos mais tolerantes a adversidades, mesmo apresentando menor produtividade, sendo essas utilizadas muitas vezes em estudos de melhoramento vegetal, com finalidade de destacar marcadores de resistência e implantá-los em cultivares comerciais. O mesmo raciocínio pode funcionar para variedades de arroz de sequeiro e de inundado, sendo assim, necessário averiguar e descobrir a existência de possíveis marcadores fisiológicos (dentre eles, a presença de mecanismos eficientes de proteção oxidativas) que indiquem uma maior resistência de variedades de um sistema de cultivo, em relação a variedades do outro sistema.

Caso comprovado, pode-se investir-se mais na variedade mais tolerante, além de descobrir quais os seus genes lhe conferem as características desejadas e utilizá-los para estudo com finalidade de melhorar as variedades já existentes, levando assim ao produtor, condições de reduzir custos e aumentar sua produção sem a necessidade de expansão para novas áreas.

#### **3.2 Objetivos**

##### **3.2.1 Geral**

- Caracterizar os mecanismos celulares associados aos processos de danos e proteção oxidativa em plantas de arroz submetidas ao estresse hídrico e determinar a variedade mais resistente ao estresse hídrico.

### **3.2.2 Específicos.**

- Avaliar crescimento e produção das plantas de arroz sob condições irrigadas e submetidas ao estresse hídrico.
- Avaliar mecanismos indicadores de estresse como o Conteúdo relativo de água na folha, conteúdo de clorofilas a, b e totais em plantas de arroz sob condições irrigadas e submetidas ao estresse hídrico.
- Mensurar os parâmetros de fotossíntese através de análises de tocas gasosas e atividade fotoquímica (NQP, ETR, Y(II) e qP) em plantas de arroz sob condições irrigadas e submetidas ao estresse hídrico.
- Mensurar a atividade da enzima dismutase do superóxido (SOD) em tecidos de folhas de plantas de arroz sob condições irrigadas e submetidas ao estresse hídrico;
- Mensurar a atividade da enzima peroxidase do ascorbato (APX) em tecidos de folhas de plantas de arroz sob condições irrigadas e submetidas ao estresse hídrico;
- Mensurar a atividade da enzima catalase (CAT) em tecidos de folhas de plantas de arroz sob condições irrigadas e submetidas ao estresse hídrico;
- Determinar a intensidade danos de membranas (DM%) pela peroxidação lipídica mensurando o conteúdo de substâncias reativas ao ácido tiobarbitúrico (TBARS) em folhas de plantas de arroz sob condições irrigadas e submetidas ao estresse hídrico;

## **4. METODOLOGIA:**

### **4.1 Material vegetal e localização do experimento**

Esse trabalho foi realizado em casa de vegetação, na Universidade Federal Rural de Pernambuco, Unidade Acadêmica de Serra Talhada localizada a 07° 59' 09''S 38° 17' 45''O. O material vegetal utilizado foram variedades de arroz de sequeiro e inundado, de forma que o experimento foi dividido em três etapas, sendo cada etapa conduzida de uma maneira de acordo com os objetivos das mesmas.

#### **4.1.1 Condução de cada etapa experimental.**

Na primeira etapa, foram escolhidas quatro variedades de arroz, dentre elas três de sequeiro: BRS Primavera, BRS Pepita e BRS Sertaneja; e uma de arroz

inundado: São Francisco; cedidas pelo IPA (Instituto Agrônomo de Pernambuco). Foi feito o semeio de oito sementes em cada vasos, tendo três repetições de cada variedade. Foram utilizados vasos de 2L com substrato formado por vermiculita e areia na proporção de 1:1 (v/v). Após cinco dias as plântulas começaram a emergir, iniciando pela São Francisco e BRS Sertaneja, seguidos da BRS Pepita e BRS Primavera, que foram mantidas irrigadas com 300 ml de água até atingir 10 cm de altura, onde foi feito o desbaste deixando apenas duas plantas por vaso e irrigando todos os dias com 500 ml de água e solução nutritiva diluída 2:1 com o pH  $6,0 \pm 0,5$ . Depois de dois meses, utilizando-se o analisador de gás infravermelho (IRGA) da Licor, tomou-se os dados das curvas de  $P_n \times C_i$ , com duas semanas depois foi feito a mensuração de fluorescência da clorofila. As plantas foram mantidas até colocarem todas as sementes, onde foram coletadas, juntamente com a parte aérea e raiz das mesmas. As sementes foram contadas, pesadas e armazenadas de acordo com a variedade e repetição. A parte aérea foi dividida em folhas e perfilhos, que juntamente com as raízes foram colocadas em uma estufa por 72 horas a uma temperatura de 50°C.

Na segunda etapa do experimento, foram selecionadas as duas variedades que mais se destacaram em condições hídricas normais (BRS Sertaneja e São Francisco), para simular o estresse hídrico, no qual, foi utilizado um fatorial 2x2 (duas variedades x dois tratamentos hídricos) inteiramente causalizado. As sementes de arroz, foram esterilizadas em hipoclorito de sódio comercial 05% (v/v) durante cinco minutos. Em seguida, foram semeadas em substrato composto de areia e vermiculita na proporção de 1/1 (volume/volume), em vaso plástico de 4,0 litros (mudamos o tamanho do vaso devido observar a necessidade de maior espaço para expansão do sistema radicular), a irrigação foi feita diariamente com água destilada para manutenção da umidade do substrato próximo da capacidade de campo.

Após germinadas iniciou-se a aplicação de solução nutritiva diariamente segundo as recomendações de Hogland e Arnon (1950). O desbaste foi realizado 10 dias após a germinação, mantendo duas plantas por vasos. Aos 40 dias, as plantas foram submetidas a dois tratamentos hídricos, sendo o controle de cada variedade mantido próximo da saturação e o tratamento de seca irrigado com 30% do volume aplicado nas plantas do controle.

Após 18 dias de aplicação dos tratamentos, foram realizadas as análises de fluorescência da clorofila utilizando o MINI-PAM (Heinz Walz, Germany). As curvas de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> (A) em resposta à crescentes densidades de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF) foram realizadas com o analisador de gás infravermelho GFS-3000 (Walz, Alemanha), Por fim as plantas foram colhidas e pesadas, parte do material foi seco em estufa para dados de massa seca e outra parte armazenado em ultrafreezer a -80°C para análises bioquímicas e fisiológicas posteriores.

Na última fase do experimento, sementes de arroz (*Oryza sativa*), das cvs BRS Sertaneja e São Francisco, foram desinfetadas com hipoclorito de sódio 2,5% (v/v) durante 5 min e lavadas com água destilada para remoção do excesso de hipoclorito. A germinação foi realizada em vasos plásticos de 4 litros contendo areia apenas, devido nossa vermiculita ter vindo com certo teor de Alumínio e o arroz ser sensível ao mesmo. Após a germinação (cerca de 5 dias), foi feito o desbaste e as plantas foram irrigadas diariamente e abastecidas com solução nutritiva a 100% da força (Hoagland e Arnon, 1950). Dez dias após a germinação iniciou-se a biometria de crescimento, no qual monitoramos tamanho da planta (cm), comprimento da folha bandeira (cm) e largura da folha bandeira (mm). 36 dias após a emergência (DAE) aplicamos o tratamento hídrico simulando o estresse osmótico utilizando polietilenoglicol (PEG-6000), a 10% aplicado juntamente a solução nutritiva, uma semana depois repetimos a aplicação com finalidade de atingir um potencial osmótico de -0,4 Mpa no substrato das plantas, sendo a forma mais segura de simular o tratamento de seca. Aos 30 dias após aplicação de tratamento, as plantas foram ser coletadas e realizadas análises bioquímicas e fisiológicas.

## **4.2 ANALISE DE CRESCIMENTO**

### **4.2.1 Biometria vegetal.**

Apenas na primeira e na segunda etapa foram feitas as medidas de crescimento das plantas, de forma que em ambas obtemos altura de plantas, número de perfilhos e massa das sementes. Apenas na primeira etapa que foi

obtido o número de sementes e número de folhas, no entanto, apenas na terceira etapa que foi obtido o comprimento e largura foliar.

#### **4.2.2 Determinação da massa fresca (MF) e massa seca (MS).**

Ao final de todas as etapas do experimento as plantas foram coletadas e separadas nas partes radicular, colmo e folhas para a determinação das massas frescas (MF). Posteriormente, uma fração da amostra do material deverá ser congelada para análises bioquímicas futuras (com exceção da primeira etapa), enquanto que o restante do material vegetal foi seco em estufa a 100°C por 48h para determinação de massa seca (MS).

#### **4.3 Fotossíntese e trocas gasosas:**

Em todas as etapas foram realizadas as análises de fluorescência da clorofila utilizando o MINI-PAM (Heinz Walz, Germany), através do método do pulso de saturação, no qual as plantas foram adaptadas ao escuro, utilizando-se pinças para fazer a determinando a fluorescência inicial ( $F_0$ ), e aclimatadas a luz para a fluorescência máxima ( $F_m$ ), em seguida foi estimando o rendimento quântico máximo do PSII ( $F_v/F_m$ ), a taxa relativa de transporte de elétrons (ETR), o quenching fotoquímico (qP) e o quenching não-fotoquímico (NPQ), bem como a eficiência quântica atual do PSII ( $\Delta F/F_m'$ ), sendo as variáveis ETR, qP, NPQ e  $\Delta F/F_m'$  determinadas em uma curva de resposta à luz, com densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF) de 0 a 1580  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , por um período de cerca de seis minutos. Curvas de assimilação líquida de  $\text{CO}_2$  (A) em resposta à crescentes densidades de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF) na etapa dois; e em resposta ao incremento de  $\text{CO}_2$  intracelular ( $C_i$ ) na primeira etapa, foram realizadas com o analisador de gás infravermelho GFS-3000 (Walz, Alemanha), com fonte de luz variando de 0 a 2000  $\mu\text{mol de fótons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , temperatura de 28 °C e pressão de 390  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  na fase dois e luz constante mais pressão parcial de  $\text{CO}_2$  de 0 a 6000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  na fase um. Com os dados da curva de assimilação da segunda fase foram estimados os parâmetros de respiração no escuro ( $R_{\text{dark}}$ ), Rendimento quântico aparente ( $\phi$ ), Ponto de compensação de luz (LCP) e

fotossínteses máxima ( $A_{max}$ ) pela metodologia de ETHIER e LIVINGSTON (2004).

#### **4.4 Análises fisiológicas e bioquímicas:**

##### **4.4.1 Conteúdo relativo de água (CRA)**

Apenas na segunda etapa do experimento, o conteúdo relativo de água (CRA) foi determinado, no qual, utilizamos o método utilizado por Fidalgo et al., (2004). Ao final da fase, foi coletada uma amostra de 100mg de massa fresca (MF) determinada de cada tratamento. Em seguida, as amostras foram imersas em 30 ml de água deionizada por 8 h, em placas de petri, e após breve secagem dos discos em papel toalha, para remover o excesso de água, foi determinada a massa túrgida (MT). A massa seca (MS) foi determinada após secagem dos discos a 70°C, durante 48 h em estufa, e o CRA foi estimado pela seguinte relação:  $CRA = [(MF - MS)/(MT - MS)] \times 100$ .

##### **4.4.2 Dano de membrana (DM %).**

O dano de membrana foi determinado na fase dois, com base no vazamento de eletrólitos, como descrito por Shanahan et al., (1990). Foram coletadas amostras de 100mg de massa fresca de cada tratamento, que foram imersos em 10 ml de água deionizada em tubos fechados e incubados a 40 °C durante 30 min e determinada à condutividade elétrica da solução (C1). Em seguida, os tubos foram incubados a 100 °C por 1 h e após atingir a temperatura ambiente determinou-se à condutividade elétrica da solução (C2). O dano de membrana (DM) foi estimado pela relação:  $DM = (C1/C2) \times 100$ . Essa medida foi utilizada como um indicador do extravasamento o conteúdo citoplasmático através da membrana plasmática, marcador diretamente relacionado com a viabilidade celular.

##### **4.4.3 Conteúdo de clorofilas a, b, totais e relação a/b.**

A medida do conteúdo de clorofila que foi realizada nas fases dois e três, foi tomada por leituras diretas em espectrofotômetro em

comprimento de onda específicos (645, 652 e 663nm). Esses pigmentos foram extraídos e solubilizados com acetona a 80% e em seguida realizadas as leituras para estimar os conteúdos de clorofilas a, b e totais.

#### **4.4.4 Análise de Substâncias Reativas ao Ácido Tiobarbitúrico (TBARs).**

As análises de substâncias reativas ao ácido tiobarbitúrico foram realizadas de acordo com o método de Heath e Packer (1968) na segunda etapa e na etapa final do experimento, nas quais, foram pesados, amostras de 200 mg de massa fresca de folhas de arroz de cada variedade e tratamento. Em seguida, o material foliar passou pelo processo de maceração em presença de nitrogênio líquido (N<sub>2</sub>) e solubilizadas com 1,5 ml da solução A. O extrato foi centrifugado e coletado o sobrenadante. 500 µl do substrato sendo colocado em um tubo de ensaio com 2 ml da solução B, que foram levados para o banho maria a 95°C e após uma hora foram feitas as leituras em espectrofotômetro UV a 532 e 600 nm.

#### **4.4.5 Antioxidantes Não Enzimáticos**

##### **4.4.5.1 Análise de ascorbato reduzido (AsA).**

Foram pesadas amostras de 200mg de massa fresca das plantas das etapas dois e três, que foram maceradas em presença de N<sub>2</sub> líquido e solubilizadas com 1,5ml da solução A. O extrato foi centrifugado e coletado o sobrenadante. 100µl do substrato foi colocado em um tubo de ensaio com 300µl de tampão fosfato de potássio, 100µl de água destilada, 500µl de TCA a 10%, 400µl de ácido fosfórico a 45% e 200µl de FeCl<sub>3</sub> a 3%, e posteriormente, levado para o banho maria a 42°C. Após trinta minutos foram feitas as leituras em espectrofotômetro UV a 525nm.

##### **4.4.5.2 Análise de glutathiona reduzida (GSH).**

Igualmente as análises de AsA, foram pesadas amostras de 200mg de massa fresca, que em seguida foram maceradas com

nitrogênio e solubilizadas com 1,5ml da solução A. O extrato foi centrifugado e coletado o sobrenadante. 200µl do substrato que foi colocado em um tubo de ensaio com 2600µl de tampão fosfato de sódio a 150mM e pH 7,4, 1000µl de fosfato de sódio a 100mM e pH 7,0 e 200µl de DTNB a 6mM, sendo levados para o banho maria a 30° e após dez minutos realizar as leituras em espectrofotômetro UV a 412nm.

#### **4.4.6 Antioxidantes enzimáticos.**

##### **4.4.6.1 Atividade da enzima catalase (CAT).**

Utilizou-se nas etapas dois e tres, 50µl de extrato proteico (extraído com tampão fosfato de potássio pH 7,0 e concentração de 100mM contendo EDTA, e centrifugado a 10.000 g, a 4° C por 30min) adicionado a 2,95ml do tampão fosfato de reação (tampão fosfato pH 7,0; 50mM mais 20Mm de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>), as leituras foram realizadas a 240nm em espectro UV durante 3 minutos (intervalos de 30 segundos). Para o cálculo da atividade enzimática o coeficiente de extinção molar utilizado foi 36 mM<sup>-1</sup>cm<sup>-1</sup>, com resultado expresso em µmol de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>/g de MF/min.

##### **4.4.6.2 Atividade da enzima superóxido dismutase (SOD).**

Foi utilizado 100µl de extrato proteico (extraído com tampão fosfato de potássio pH 7,0 e 50mM, e centrifugado a 14.000 g, a 4° C por 30min) do material vegetal das fases dois e três, adicionado a 1,66ml do tampão fosfato de reação (com tampão fosfato de potássio pH 7,8 e concentração de 50mM, contendo 1mM de EDTA e 13mM de L-Metionina), 200µl de NBT A 750µM e 40µl de riboflavina a 1Mm protegendo os tubos da luz, em seguida as amostras foram submetidas a reação, sendo expostas a luz por 6 minutos. As leituras foram realizadas a 560nm em espectro UV. Para o cálculo da atividade enzimática o resultado foi expresso em U. A/g de MF/min.

#### **4.4.6.3 Atividade da enzima ascorbato peroxidase (APX).**

Utilizou-se 100µl de extrato proteico (extraído com tampão fosfato de potássio pH 7,0 e concentração de 100mM contendo ascorbato, e centrifugado a 14.000 g, a 4° C por 30min) do material vegetal das etapas dois e três, adicionado a 2,7ml do tampão fosfato de reação (tampão fosfato pH 6,0; 50mM contendo 0,5mM de ascorbato) e 200µl de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> a 30Mm. As leituras foram realizadas a 290nm em espectro UV durante 3 minutos (intervalos de 30 segundos). Para o cálculo da atividade enzimática o coeficiente de extinção molar utilizado foi de 2,8 mM<sup>-1</sup>cm<sup>-1</sup>, com resultado expresso em µmol de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>/g de MF/min.

### **5. RESULTADOS E DISCUSSÕES:**

Na primeira fase do experimento, ao observar os aspectos visuais das quatro variedades estudadas (Figura 2), foi possível observar uma notória diferença de crescimento da parte aérea das plantas, no qual foi observado maior altura nas variedades BRS Sertaneja e BRS Pepita, e menor altura da variedade São Francisco, sendo essa diferença comprovada na tabela 1, na qual apresentaram alturas de 112cm, 112cm e 96,67cm respectivamente. No entanto, quando se trata do número de folha e do perfilhamento, esse comportamento se inverte, de forma que a variedade São Francisco apresenta maior número de folhas (~102) e uma média de 33 perfilhos, sendo sua taxa de perfilhamento 40% maior que as demais variedades que não passam de 20 perfilhos. De acordo com Fonseca et al (2002), o porte da planta, é uma característica altamente influenciada pelo ambiente, bem como por doses de nitrogênio aplicada e características genéticas da cultivar, de forma que, segundo Menezes et al (2011), é desejável uma planta com menor estatura e maior número de perfilhos.

Quando observamos os dados de produção, a São Francisco, se mostra mais produtiva, apresentando maior número de grãos (~1500 grãos), no entanto, não é possível observar isso na massa dos grãos, uma vez que os mesmos não encheram completamente por haver ocorrido abortamento dos mesmos, que talvez possa ser explicado pelas elevadas temperaturas no período experimental dessa fase (dados de

temperatura não mostrados), que ocorreu de agosto a outubro. De acordo com Jin et al (2013), plantas sob condições de estresse, aumentam a resistência difusiva de água mediante fechamento estomático, o que reduz a transpiração e o suprimento de carbono, esses efeitos podem resultar em perda de vigor, diminuição na altura da planta, aumento da esterilidade do grão de pólen e redução na produtividade. Além disso, elevadas temperaturas durante o período diurno podem aumentar o percentual de esterilidade das espiguetas de arroz, mesmo sob condições de irrigação normal (JAGADISH et al, 2007).



**Figura 2.** Aspectos visuais em plantas de arroz de quatro variedades (São Francisco, BRS Primavera, BRS Pepita e BRS Sertaneja) em vista lateral (a) e vista superior (b) demonstrando a diferença de altura e volume foliar, quando crescidas em casa de vegetação sob condições adequadas de regime hídrico.

Com relação à produção de biomassa seca (tabela 2), a variedade BRS Pepita foi a que obteve maior valor de massa seca do sistema radicular (79,70g) enquanto as variedades São Francisco, BRS Primavera e BRS Sertaneja, obtiveram 41% menos, não apresentando diferenças significativas. Para a parte aérea, a São Francisco foi a que produziu maior massa de colmos e folhas (26,46g e 17g), refletindo assim, na maior relação parte aérea/raiz, o que já era de se esperar, por possuir maior número de perfilhos

e de folhas, enquanto que a BRS Pepita foi a que obteve os menores valores, pelos mesmos motivos.

**Tabela 1.** Número de sementes, massa das sementes, número de folhas, número de perfilhos e altura de quatro variedades de arroz (São Francisco, BRS Primavera, BRS Pepita e BRS Sertaneja), quando crescidas em casa de vegetação, sob condições adequadas de regime hídrico.

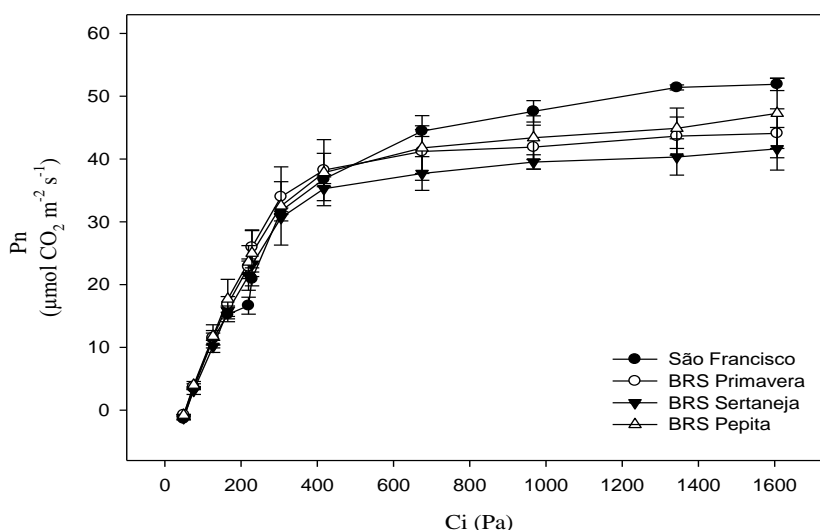
Variedade	Altura da planta (cm)	Nº de perfilhos	Nº folhas	Nº de sementes	Massa das sementes(g)
São Francisco	96,67 ± 1,53 c	33 ± 6, 56 a	102,67 ± 5,5a	1481,33 ± 80,98*	13,05 ± 4,198*
BRS Pepita	112 ± 1 a	19,33 ± 0,58 b	68 ± 9,85 b	1137,67 ± 174,04a	22,49 ± 1,98a
BRS Sertaneja	112 ± 1 a	20,67 ± 0,58 b	72,67 ± 5,51b	1244 ± 270,23a	17,69 ± 2,15a
BRS Primavera	110,33 ± 0,51b	18,33 ± 2,52 b	69,33 ± 3,78b	1022,33 ± 161,8a	19,51 ± 5,98a

Letras minúsculas iguais na coluna não diferem significativamente no teste de Turkey a 0,05 % de probabilidade. \* Sementes não cheias.

**Tabela 2.** Massa seca da parte aérea e raiz de quatro variedades de arroz (São Francisco, BRS Primavera, BRS Pepita e BRS Sertaneja), quando crescidas em casa de vegetação, sob condições adequadas de regime hídrico.

Variedades	Massa seca (g/planta <sup>2</sup> )			
	Raiz	colmos	Folha	Parte aérea/ raiz
São Francisco	47,38 ± 3,39b	26,46 ± 3,37a	17 ± 1,38 a	0,80 ± 0,05 a
BRS Pepita	79,70 ± 0,48a	16,97 ± 2,09b	8 ± 1,94 c	0,31 ± 0,04 c
BRS Primavera	44,53 ± 0,66c	17,57 ± 3,07b	12 ± 0,66 bc	0,68 ± 0,08 b
BRS Sertaneja	48,48 ± 4,57bc	16,52 ± 2,94b	16 ± 0,98 ab	0,68 ± 0,09 b

Letras minúsculas iguais na coluna não diferem significativamente no teste de Turkey a 0,05 % de probabilidade.

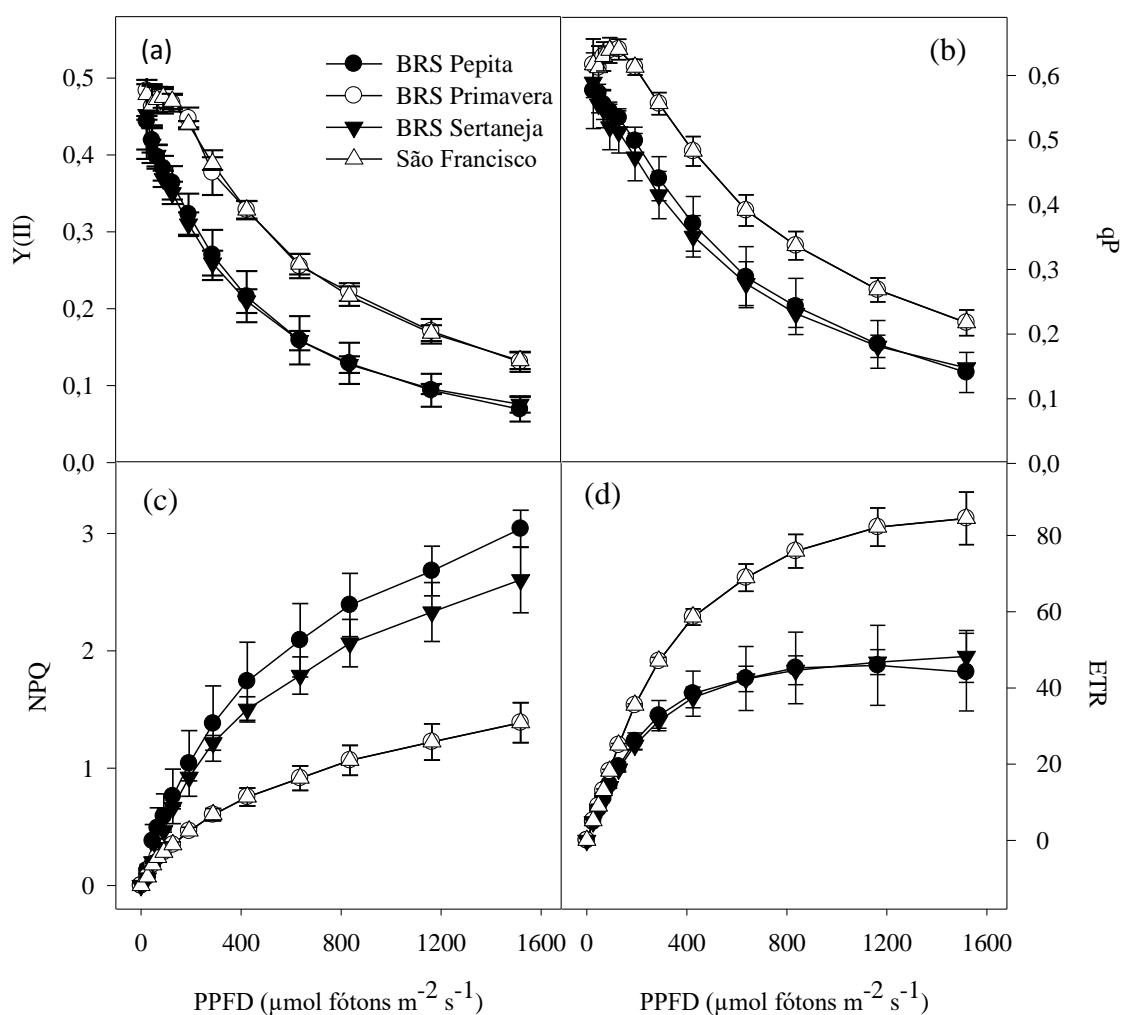


**Figura 3.** Curvas de assimilação do CO<sub>2</sub> (Pn) em resposta a pressão intercelular de CO<sub>2</sub> (Ci) das variedades de arroz São Francisco, BRS Primavera, BRS Sertaneja e BRS Pepita crescidas em condições normais em casa de vegetação, em Serra Talhada-PE, Brasil.

**Tabela 3.** Máxima carboxilação da rubisco ( $V_{\text{cmax}}$ ), taxa máxima de transporte de elétrons ( $J_{\text{max}}$ ) e condutância de  $\text{CO}_2$  do mesofilo ( $g_m$ ) de quatro variedades de arroz (São Francisco, BRS Pepita, BRS Primavera e BRS Sertaneja) quando crescidas em casa de vegetação sobre condições ótimas de disponibilidade hídrica.

	$V_{\text{cmax}}$ ( $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )	$J_{\text{max}}$ ( $\mu\text{mol e}^- \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )	$g_m$ ( $\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )
São Francisco	161,22± 0,24a	138,48± 0,23a	0,13± 0,01ab
BRS Pepita	156,43± 0,2ab	130,0 ±0,08b	0,14± 0,04a
BRS Primavera	156,43± 0,07ab	130,0 ±0,12b	0,14± 0,08a
BRS Sertaneja	152,71± 0,11b	127,78 ±0,03bc	0,13± 0,02ab

Letras minúsculas iguais na coluna não diferem entre si no teste de Tukey a 0,05% de probabilidade.



**Figura 4.** Eficiências quântica atual do PSII (A), Quenching fotoquímico (B), Quenching não fotoquímico (C) e Taxa de transporte de elétrons (D), das variedades de arroz São Francisco, BRS Primavera, BRS Sertaneja e BRS Pepita crescidas em condições normais em casa de vegetação, em Serra Talhada-PE, Brasil.

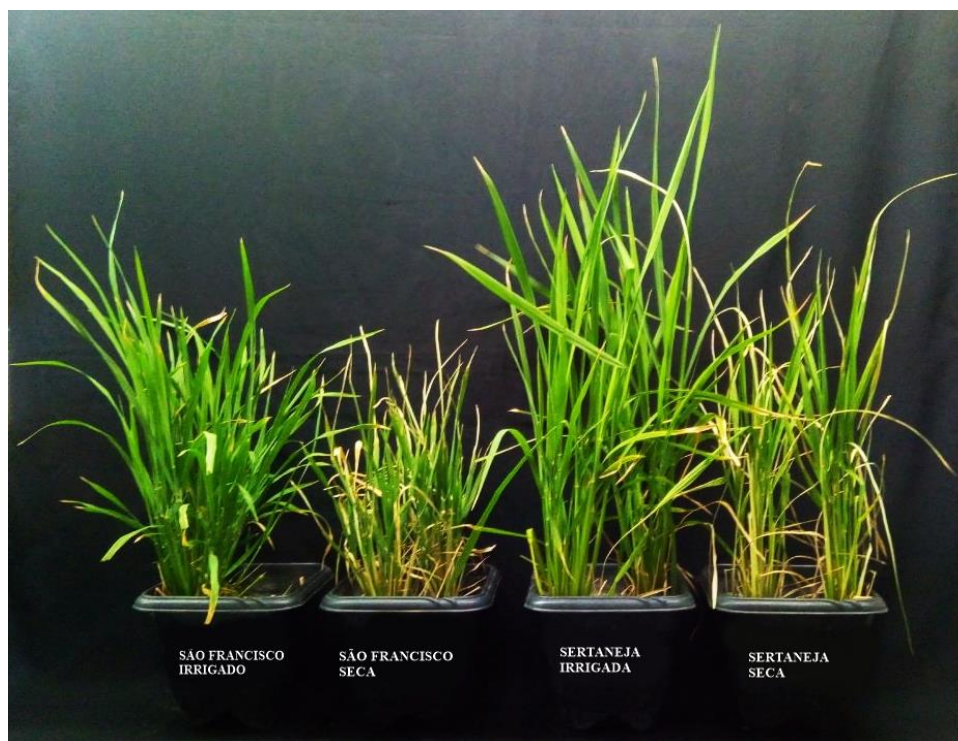
Observa-se na figura 3, um incremento da fixação do carbono ( $P_n$ ) com o incremento de  $CO_2$  intercelular ( $C_i$ ), no entanto chega um momento em que a fixação é limitada pelo suprimento da enzima rubisco (RuBP) para carboxilação do  $CO_2$ , no ponto em que  $\Delta P_n/\Delta C_i$  aproxima-se a zero, o aumento de  $P_n$  tornasse limitado pela capacidade da folha em regenerar RuBP (FARQUHAR & SHARKEY, 1982; MACHADO et al, 2005). Sendo assim, o maior crescimento já mostrado, da variedade São Francisco pode ser associado com uma maior taxa máxima de fixação de  $CO_2$  ( $\sim 54 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) se comparado às variedades de sequeiro ( $\sim 44 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) indicando assim, uma relação da melhor assimilação de carbono com parâmetros de produtividade como o rendimento dos grãos.

Nossos dados mostraram que, a variedade São Francisco foi a que obteve maiores valores de  $V_{\text{cmax}}$  e  $J_{\text{max}}$  (tabela 3) sendo esses de  $\sim 161 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$  e  $\sim 138 \mu\text{mole m}^{-2}\text{s}^{-1}$  respectivamente. A velocidade máxima de carboxilação da rubisco ( $V_{\text{cmax}}$ ) é um parâmetro dado em função do ângulo de inclinação da curva da  $P_n$ , sendo ele obtido pelo método de Farquhar et al (1980), através da derivação  $dP_n/dC_i$ . A  $V_{\text{cmax}}$  representa a velocidade de regeneração da ribulose 1,5-bisfosfato carboxilase-oxidase (RuBP ou rubisco) durante a carboxilação dentro da folha vegetal, sendo essa, de grande importância, uma vez que a diminuição de taxas fotossintéticas na planta pode ocorrer pela limitação da regeneração da rubisco (YAMORI et al, 2006). Quanto a taxa máxima de transporte de elétrons ( $J_{\text{max}}$ ), a mesma possui uma forte relação com  $V_{\text{cmax}}$ , de forma que quando a luz limita a fotossíntese, ocorre um alto investimento em  $J_{\text{max}}$  em relação ao  $V_{\text{cmax}}$  para maximizar as taxas fotossintéticas (WALKER, et al 2014). A  $g_m$  não apresentou diferença estatística entre as variedades, no entanto, a variação intraespecífica significativa em  $g_m$  foi documentada em várias espécies, incluindo trigo (BARBOUR et al, 2016)

Na figura 4, pode ser observado que, as variedades de arroz são induzidas a fotossínteses ao partir do escuro e aplicando-se luz crescente, de forma que as variedades BRS Primavera e São Francisco, apresentam as melhores eficiências quânticas atuais de utilização da luz captada, na redução da quinona A (Y (II)), uma vez que quanto mais próximo de 1, mais eficiente o sistema está sendo. Também é possível observar que, com o incremento luminoso, a fluorescência decai em um fenômeno de extinção (quenching), no qual, essas mesmas variedades apresentam as menores reduções da proporção de centros de reações abertos no PSII (qP), assim como, ao observar o quenching não fotoquímico (NPQ), as variedades BRS Primavera e São Francisco, apresentam uma menor perda de energia na forma de calor, indicando maior eficiência de utilização da energia absorvida no ciclo de Calvin (KONRAD et al, 2005). A taxa de transporte de

elétrons (ETR) apresenta um padrão semelhante ao NPQ, dando consistência aos resultados de assimilação de CO<sub>2</sub>. Logo, a exposição das variedades de arroz ao incremento da luminosidade (1600 μmol fótons m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) mostrou que a maior assimilação de CO<sub>2</sub> da variedade São Francisco está associada com a melhor eficiência fotoquímica.

Na segunda fase do experimento, ao observar na figura 5, notasse que com a implementação do estresse hídrico por meio da redução da aplicação de água, as plantas apresentam também uma redução visual do crescimento, apresentando menor altura em ambas as variedades. Ainda na mesma figura, é possível observar o enrolar de folhas quando as plantas encontram em condições de estresse. De acordo com Phillip et al (2016), esse comportamento se dar devido a um mecanismos adaptativo das plantas, no qual enrolam as folhas em condições de alta luminosidade, baixa disponibilidade hídrica e elevadas temperaturas, com finalidade de reduzir a transpiração foliar, assim como, diminuir a desidratação da mesma e a área de exposição a luz.



**Figura 5.** Vista lateral de duas variedades de arroz (São Francisco e BRS Sertaneja) quando submetidas ao estresse hídrico por 18 dias sob condições de casa de vegetação, em Serra Talhada- PE.

Na tabela 4, temos os dados de massa seca tanto da parte aérea como radicular das plantas de arroz, submetidas ao estresse hídrico e seus devidos controles. Nesta tabela, é possível observar que ocorre uma redução de 32,7% da parte aérea (colmos + folhas) na

variedade São Francisco quando em condições de seca, já na variedade BRS Sertaneja essa redução é bem maior, sendo de 42,14%. Por outro lado, quando se observa a massa seca de raízes, essas reduções se invertem, sendo maior na variedade de inundado (São Francisco), que reduz 42,8% de sua massa, enquanto a variedade BRS Sertaneja reduz apenas 39,11%. A relação parte aérea raiz se mantém na variedade BRS Sertaneja, no entanto, na São Francisco, essa relação sofre um aumento quando as plantas são submetidas ao estresse hídrico. Esse comportamento de maior redução da parte aérea na variedade de sequeiro se dá para reduzir a área exposta às condições ambientais, de forma a reduzir a perda hídrica via transpiração, além de que a mesma, por ser de condições de sequeiro, apresenta maior investimento em raiz do que em parte aérea, tentando assim explorar mais área de solo em busca de água. Resultados semelhantes a esses, foram encontrados por Scarlon et al (2011), em seus experimentos com a espécie florestal *Guazuma ulmifolia* Lam.

**Tabela 4.** Massa seca de folhas, colmos, raiz e relação parte aérea/raiz em duas variedades de arroz (São Francisco e BRS Sertaneja) submetidas ao estresse hídrico durante 18 dias em condições de casa de vegetação em Serra Talhada-PE.

Variedade		Massa seca (g. planta <sup>-2</sup> )			
		Folha	Colmo	Raiz	Parte aérea/raiz
São Francisco	Irigada	8,62 ± 0,95aB	10,64 ± 0,52Aa	19,97 ± 0,7aA	0,96 ± 0,06bB
	Seca	5,50 ± 0,26bD	7,64 ± 0,95bB	8,55 ± 0,22bC	1,54 ± 0,12bA
BRS Sertaneja	Irigada	9,77 ± 0,46aA	10,47 ± 0,1aA	12,76 ± 0,36aB	1,59 ± 0,07aA
	Seca	6,43 ± 0,53bC	5,28 ± 0,23bC	7,77 ± 0,45bC	1,51 ± 0,13abA

Letras maiúsculas iguais entre diferentes variedades e letras minúsculas entre tratamentos na mesma variedade não diferenciam entre si a 0,05% pelo teste de Tukey.

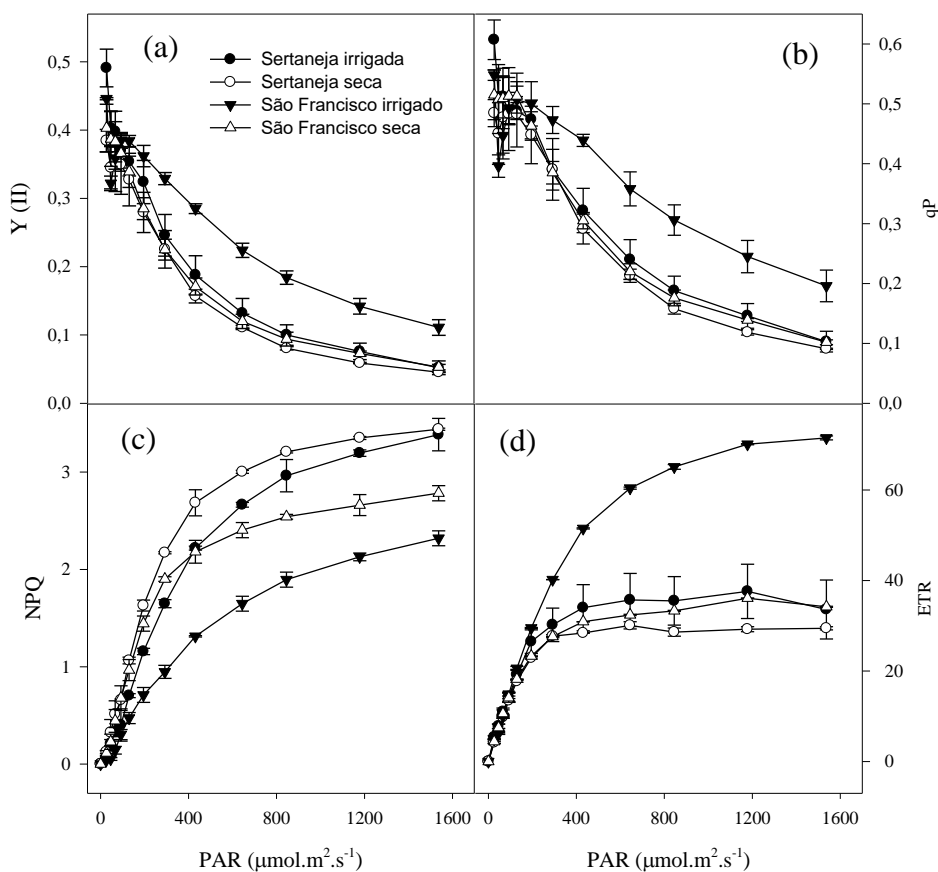
Nas análises de clorofilas a, b e totais (Tabela 5), observasse uma redução de 21 e 40% das clorofilas a e b respectivamente, para a variedade São Francisco quando em condições de seca, já na outra variedade, essas reduções se invertem, sendo de 47 e 26% para clorofilas a e b respectivamente, de forma que a variedade de inundado sofre redução de 27% de suas clorofilas totais enquanto que a variedade de sequeiro sofre redução de 40,5% de suas clorofilas totais. Resultados semelhantes a esses, foram encontrados por Pompelli et al (2012), os quais eles justificam ocorrer, atribuindo essas reduções a uma forma de fotoproteção do aparato fotossintético do PSII, uma vez que a diminuição das clorofilas podem ajudar a reduzir a pressão luminosa sob o PSII durante o período de exposição a seca.

**Tabela 5.** Clorofilas a, b , totais e relação clorofilas a/b em duas variedades de arroz (São Francisco e BRS Sertaneja) quando submetidas ao estresse hídrico durante 18 dias em condições de casa de vegetação em Serra Talhada-PE.

		Clorofilas a	Clorofilas b	Clorofilas Totais	Relação Clorofilas a/b
São Francisco	Irrigada	4,214±0,053a	1,735±0,02a	5,95±0,06a	2,43±0,04b
	Seca	3,337±0,012b	1,05±0,004b	4,39±0,01b	3,18±0,02a
BRS Sertaneja	Irrigada	3,818±0,233a	1,712±0,001a	5,53±0,23a	2,23±0,14a
	Seca	2,025±0,061b	1,263±0,12b	3,29±0,18b	1,61±0,12b

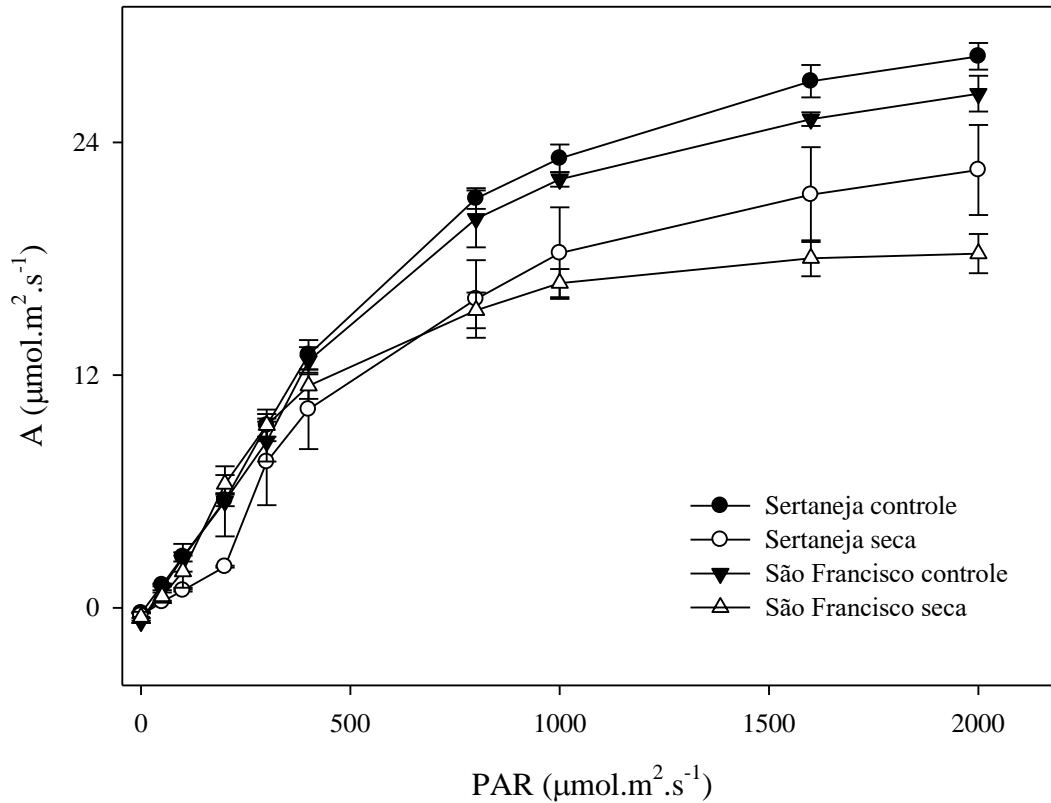
Letras minúsculas iguais na coluna não diferenciam entre si a 0,05% pelo teste de Turkey.

Na figura 6a, observa-se que a variedade São Francisco naturalmente tem maior eficiência quântica atual do PSII, estando em condições ótimas, como já foi mostrado em dados anteriores, no entanto, quanto em condições de estresse o mesmo, apresenta uma redução de cerca de 50% dessa eficiência, se tornando equivalente a variedade BRS Sertaneja que naturalmente possui menor eficiência, porém que não sofre reduções tão drásticas quando submetida a seca.



**Figura 6.** Eficiências quântica atual do PSII (A), quenching fotoquímico (B), quenching não fotoquímico (C) e taxa de transporte de elétrons (D) em função do incremento de luz em folhas de variedades de arroz (São Francisco e BRS Sertaneja) submetidas ao estresse hídrico durante 18 dias em condições de casa de vegetação em Serra Talhada- PE.

O mesmo comportamento ocorre para o qP na figura 6b, de forma que a variedade São Francisco fecha praticamente metade de seu centro de reações do PSII, além de necessita 50% menos de energia luminosa, para começar a dissipar energia na forma de calor (figura 6c), sendo essa dissipação estimulada ainda em baixa luminosidade ( $\sim 400 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ).



**Figura 7.** Curva de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> (A) em resposta ao incremento de luz (PAR) (A/PAR) em folhas de variedades de arroz (São Francisco e BRS Sertaneja) submetidas ao estresse hídrico durante 18 dias em condições de casa de vegetação em Serra Talhada- PE.

Com a obtenção da curva líquida de CO<sub>2</sub> em resposta ao incremento luminoso (figura 7), foi possível observar o comportamento da fotossíntese nas duas variedades quando aplicado luz crescente. No qual, nota-se que, quando em condições de seca a variedade São Francisco sofre maior dano e maior redução da fotossíntese (33%) quando comparada a outra variedade (20%) nas mesmas condições. Gonçalves et al (2010) afirma que este declínio da atividade fotossintética em decorrência do déficit hídrico, ocorre paralelamente à diminuição do volume celular e, portanto, conjuntamente com a redução na turgescência.

Notou-se, na tabela 6, aumento de 48% da respiração no escuro em ambas as variedades, sendo esta, aumentada com finalidade de obter energia química na forma de ATP, energia necessária para os processos fisiológicos de manutenção e crescimento das espécies (PES e ARENHARDT, 2015). Ainda na tabela 6, observa-se redução de 15% do rendimento quântico aparente e aumento do ponto de compensação de luz (57 e 42%) e da fotossíntese máxima (16 e 30%) nas variedades São Francisco e BRS Sertaneja respectivamente. Segundo Fahad et al (2017), a diminuição do rendimento quântico pode ser justificada pela limitação de pigmentos fotossintéticos em funcionamento, casando com os dados aqui mostrados e justificando assim, a diminuição da fotossíntese máxima.

**Tabela 6.** Parâmetros estimados a partir das curvas A/DFFF: respiração no escuro ( $R_{\text{dark}}$ ), rendimento quântico aparente ( $\Phi$ ), ponto de compensação de luz (LCP), fotossíntese máxima ( $A_{\text{max}}$ ), em folhas de duas variedades de arroz (São Francisco e BRS Sertaneja) submetidas ao estresse hídrico durante 18 dias em condições de casa de vegetação em Serra Talhada-PE.

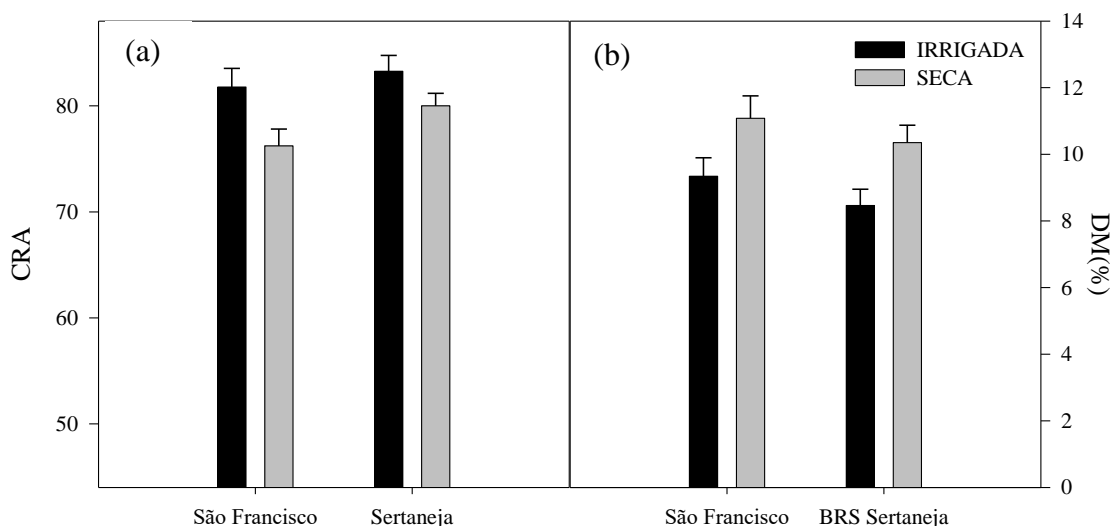
VARIEDADE		$R_{\text{dark}}$ ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )	$\Phi$ ( $\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$ fotons)	LCP ( $\mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )	$A_{\text{max}}$ ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )
São Francisco	Irigada	1,12 ± 0,43b	0,039 ± 0,05a	28,325 ± 7,8b	33,03 ± 1,78a
	Seca	2,19 ± 0,78a	0,033 ± 0,010b	65,744 ± 5,7a	27,602 ± 3,58b
BRS Sertaneja.	Irigada	1,146 ± 0,43b	0,038 ± 0,004a	23,208 ± 2,67b	30,55 ± 2,77a
	Seca	2,173 ± 0,42a	0,050 ± 0,002b	40,183 ± 4,97a	22,006 ± 0,74b

Letras minúsculas iguais na coluna não diferenciam entre si a 0,05% pelo teste de Turkey.

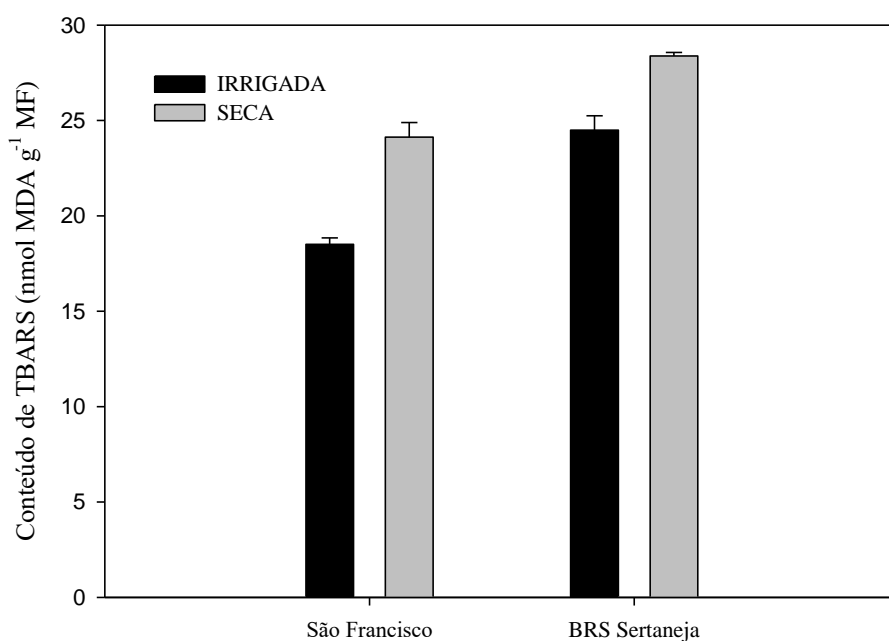
De acordo com os dados da figura 8, ocorre uma redução do conteúdo de água na folha, em ambas as variedades, quando expostas as condições de escassez hídrica, sendo essa redução maior na variedade São Francisco (~25%), enquanto a variedade BRS Sertaneja reduz apenas 20%. Alguns autores tais como Geravandi et al (2011), afirmam que genótipos mais tolerantes à seca, apresentam valores de CRA mais elevados, quando comparados a genótipos mais sensíveis à seca. Ainda na figura 8, é observado um incremento no dano de membranas sendo esse incremento bem maior na variedade São Francisco, demonstrando que a mesma, teve um maior vazamento de eletrólitos e maior rompimento de suas membranas devido ao estresse hídrico.

Na figura 9, o conteúdo de substâncias ao ácido tiobarbitúrico, sofre um aumento de 28 e 11% nas variedades São Francisco e BRS Sertaneja respectivamente, quando em condição estressante, devido a ocorrência de uma peroxidação lipídica da membrana celular, ocasionada pelo possível aumento da quantidade de EROs comum em condições

estressantes (GILL e TUTEJA,2010), justificando assim os resultados de elevação dos danos de membranas, já demonstrados.

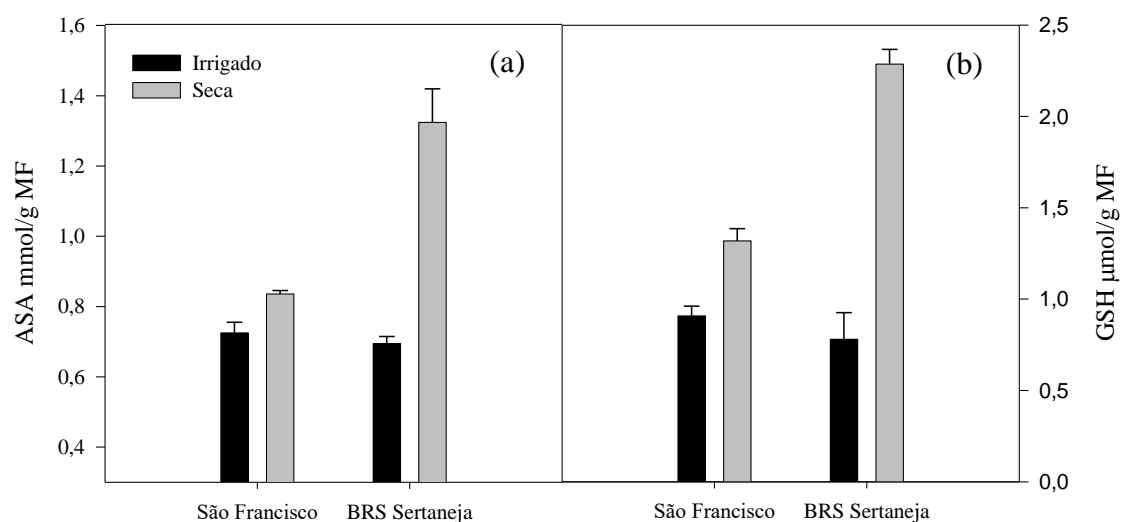


**Figura 8.** Conteúdo relativo de água na folha (A) e Dano de membrana, através do vazamento de eletrólitos (B) de variedades de arroz (São Francisco e BRS Sertaneja) submetidas ao estresse hídrico durante 18 dias em condições de casa de vegetação em Serra Talhada- PE.



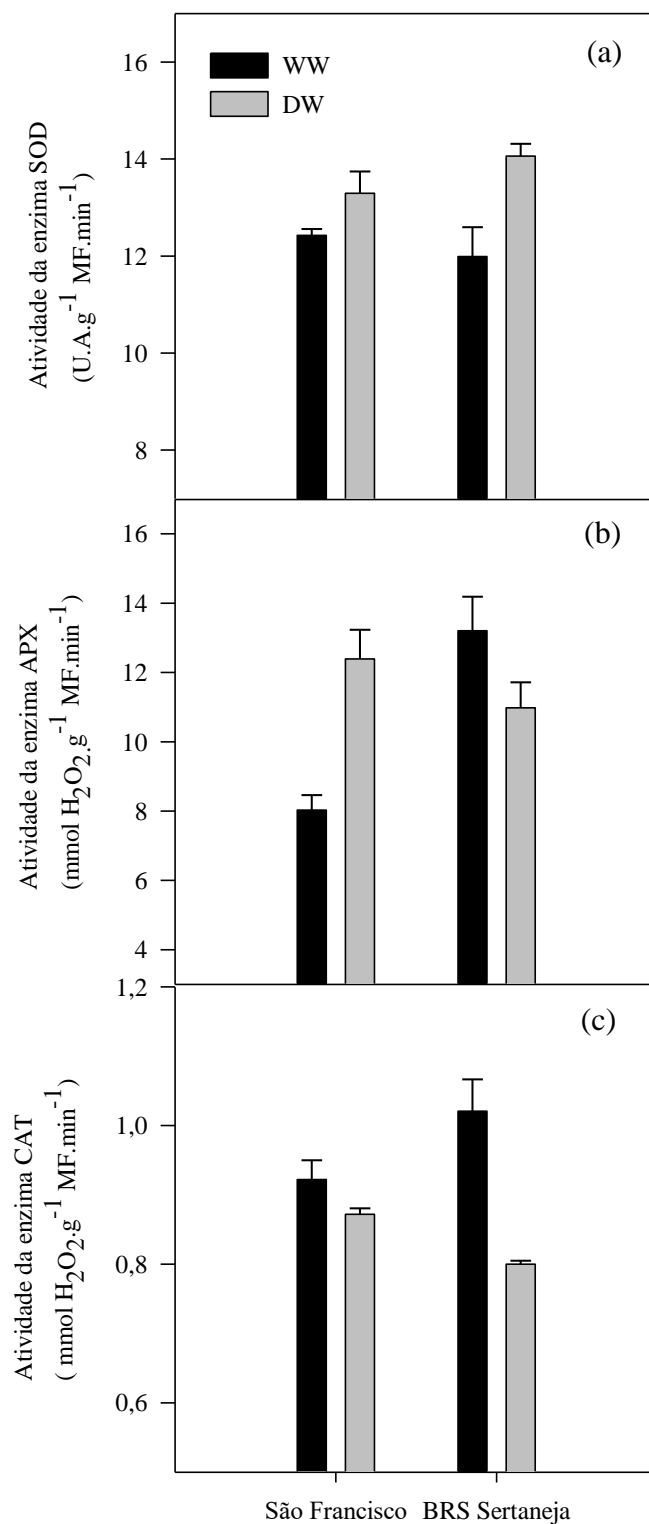
**Figura 9.** Conteúdo de substâncias reativas ao ácido tiobarbitúrico (TBARS) em duas cultivares de plantas de arroz, submetidas a dois tratamentos hídricos (bem irrigado e seca) crescidas em condições de casa de vegetação localizada no município de Serra Talhada-PE, durante 18 dias de tratamentos.

O conteúdo de AsA e GSH foi notoriamente aumentado nos tratamentos de seca em relação ao controle (figura 10), na variedade São Francisco o aumento foi de 12 e 38% respectivamente, já na variedade BRS Sertaneja o aumento foi de 100 e 316%. O aumento dos conteúdos desses antioxidantes, costuma ocorrer para proteger a planta dos danos causados pelo aumento dos EROs nas células, servindo como protetor contra o estresse oxidativo (YUAN et al, 2013), no entanto, o maior incremento desses conteúdos na variedade BRS Sertaneja ocorre para aumentar a capacidade da mesma de eliminar as EROs mais fácil e eficientemente, enquanto protege a integridade das estruturas de membranas (GARG e CHANDEL,2012), uma vez que ela tem apresentado possuir maior resistência a seca do que a variedade São Francisco.



**Figura 10.** Conteúdo de Ascorbato reduzido (ASA) em (a) e Conteúdo de Glutathiona reduzida (GSH) em (b) em duas cultivares de plantas de arroz, submetidas a dois tratamentos hídricos (bem irrigado e seca) crescidas em condições de casa de vegetação localizada no município de Serra Talhada-PE, durante 18 dias de tratamentos.

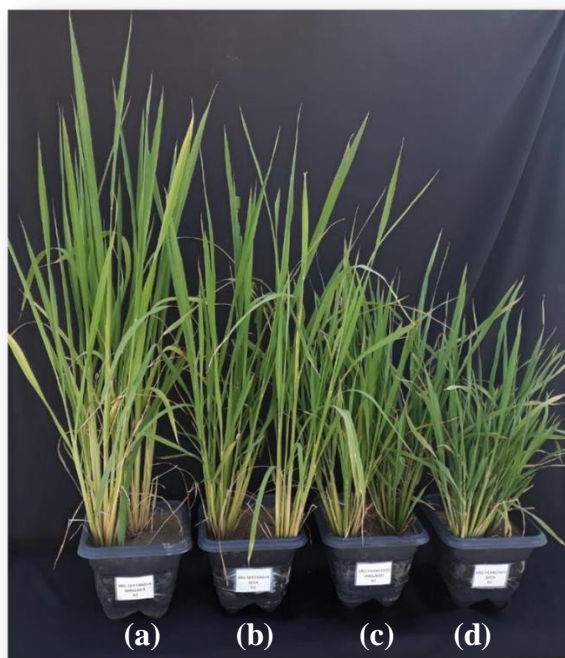
Ao observar os dados da atividade de SOD (figura 11a), observa-se um aumento da atividade em ambas as variedades, sendo esse incremento maior na variedade BRS Sertaneja (~14%), demonstrando que essa variedade investe mais nesta enzima para dismutar o superóxido a peróxido de hidrogênio e sofrer menos danos, uma vez que esta é a enzima que constitui a primeira linha de defesa celular (SANCHEZ-RODRÍGUEZ, et al, 2012). Na atividade da APX, ocorre algo interessante, a variedade São Francisco sofre um aumento de 38% dessa atividade enquanto a outra variedade que já possui naturalmente atividade mais elevada, reduz em 15%. Isso ocorre talvez, devido a variedade de várzea, está produzido muito mais EROs necessitando assim, reforçar suas defesas, enquanto a outra, por ter elevada atividade antioxidante enzimática e não enzimática, se ver em posição de reduzir para não desativar as vias.



**Figura 11.** Atividade das enzimas superóxido desmutase (SOD) em (a), peroxidase do ascorbato (APX) em (b) e catalase (CAT) em (c) em duas cultivares de plantas de arroz, submetidas a dois tratamentos hídricos (bem irrigado e seca) crescidas em condições de casa de vegetação localizada no município de Serra Talhada-PE, durante 18 dias de tratamentos.

Na atividade da CAT em condições de seca, houve uma redução de 5,4% na variedade São Francisco e uma redução de 21,6% da BRS Sertaneja, Xiao-ping et al (2016) atribuiu essa redução da atividade enzimática ao fato de que é necessário manter certo nível de peróxido de hidrogênio (substrato da CAT) para ativar a sinalização de algumas vias dependentes de  $H_2O_2$ , o que pode justificar também o aumento do ASA e GSH, que são peças fundamentais do ciclo ASA-GSH que participam do metabolismo  $H_2O_2$  como substrato enzimático, ou seja, com o dano oxidativo causado pela seca, houve um aumento na produção de EROs, com isso a atividade dos antioxidantes não enzimáticos aumentaram para reduzir os danos causados pelos EROs, com isso a catalase diminuiu a fim de manter uma certa quantidade de peróxido de hidrogênio e não parar completamente o ciclo ASA-GSH.

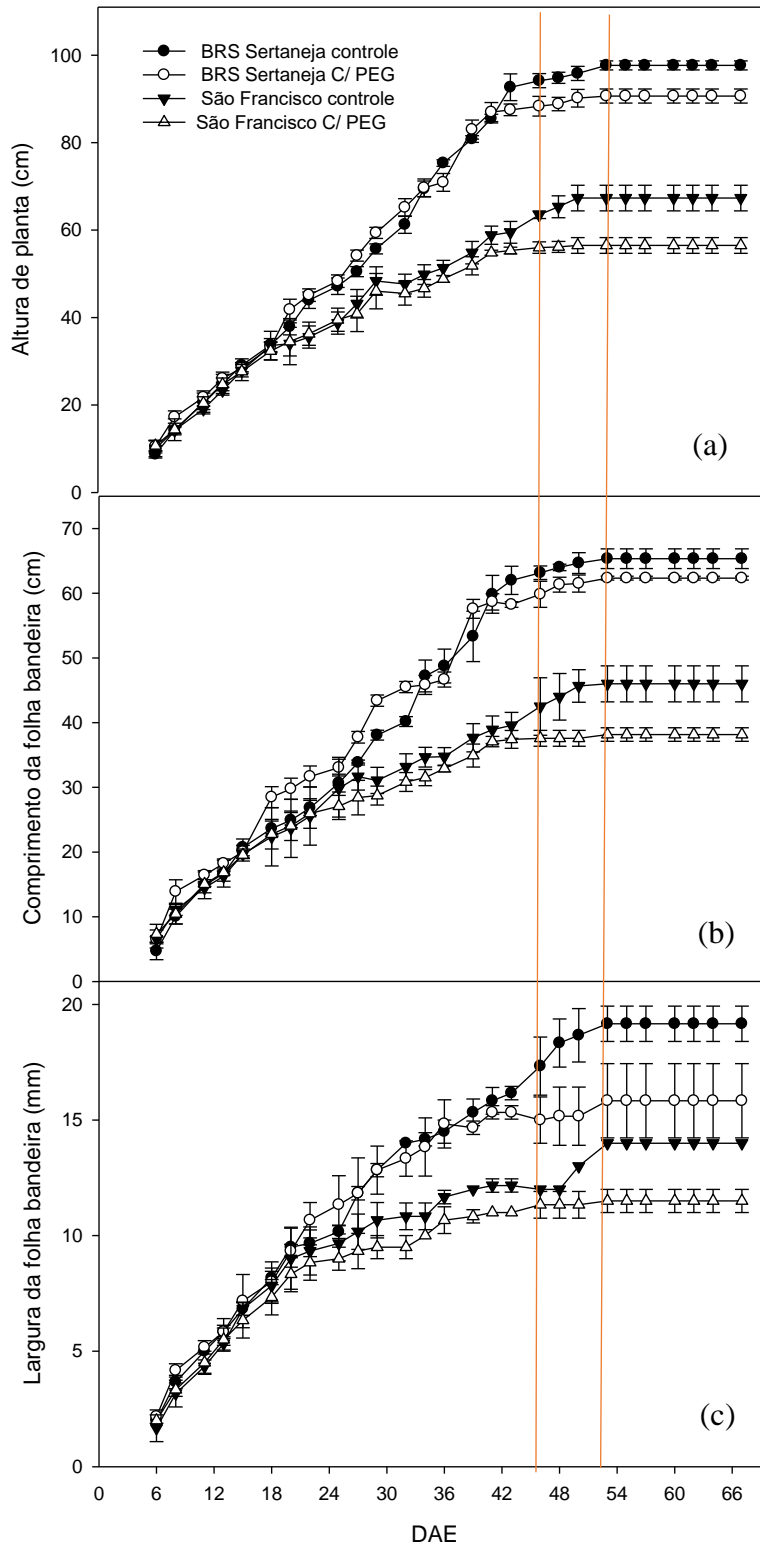
Na última fase do experimento, na figura 12, temos as plantas de duas variedades de arroz quando submetidas a estresse osmótico simulado pela aplicação de PEG-6000. O que se observa é uma redução de crescimento, quando as plantas são submetidas às condições estressantes, sendo que a variedade BRS Sertaneja se apresenta com porte bem maior, como já foi mostrada nas outras fases do experimento, devido às características genéticas da mesma.



**Figura 12.** Crescimento de plantas de duas variedades de arroz quando submetidas a estresse osmótico simulado pela aplicação de PEG a 10%, sendo (a) BRS Sertaneja controle, (b) BRS Sertaneja c/ PEG, (c) São Francisco controle e (d) São Francisco c/ PEG.

Na figura 13, é observado que essa diferenciação de crescimento ocorre naturalmente a partir do 18-20 dias após a emergência (DAE) para a altura de planta, já para comprimento e largura da folha bandeira, a diferença de crescimento entre variedades surge apenas após 25 DAE. Acreditando-se que a BRS Sertaneja apresenta maior alocação dos recursos devido ser adaptada às condições de sequeiro e estar em ótimas

condições de crescimento. Sendo que, de acordo com Santarém et al (1996); Scalon et al (2011), a diminuição do crescimento das plantas, ocorrem devido a uma grande perda de turgor, de forma que esse mecanismo de escape, parece ser vantajoso para as plantas, quando as mesmas se encontram com suprimento hídrico limitado.



**Figura 13.** Altura de planta (a), comprimento (b) e largura da folha bandeira(c) em variedades de arroz sob condições de estresse osmótico induzido com Polietileno glicol por 31 dias.

Corroborando com esses dados, os resultados de massa seca (tabela 7) mostram que a São Francisco além de crescer menos, teve maior redução da massa seca tanto de parte aérea quanto de raízes, sendo que a variedade BRS Sertaneja aumentou a massa seca de raízes, ou seja, apresentou um maior investimento no sistema radicular, de forma que, de acordo com PANTUWAN et al (2004), essa forma de adaptação, desta variedade, demonstra resistência a seca, por ser um mecanismo de escape.

**Tabela 7.** Massa seca das folhas, colmo e raiz de duas variedades de arroz (São Francisco e BRS Sertaneja) sob condições de tratamento com Polietileno glicol por 31 dias para simular estresse osmótico.

variedade	tratamento	Massa seca ( $g^{-2}$ planta)		
		FOLHAS	COLMO	RAIZ
BRS Sertaneja	controle	18,68 ± 1,81 b	44,81 ± 1,56 a	96,68 ± 0,93 a
	PEG	15,02 ± 1,21 c	40,26 ± 2,19 b	86,42 ± 0,92 c
São Francisco	controle	22,15 ± 1,92 a	40,61 ± 1,64 b	92,23 ± 2,9 b
	PEG	15,22 ± 0,53 c	34,09 ± 0,13 c	57,59 ± 0,79 d

Letras minúsculas iguais na coluna não diferenciam entre si a 0,05% pelo teste de Turkey.

Na tabela 8, observa-se que ambas variedades sofreram redução da massa de sementes produzidas, sendo essa redução de 54% para a BRS Sertaneja e de 86,6% para a São Francisco, devido que a coincidência do estresse hídrico com a meiose das células dos grãos de pólen é o principal fator para esterilidade de espiguetas (JIN et al, 2013) o que leva a menor produção. Quanto ao perfilhamento ocorre o contrário, como já ocorreu na fase anterior do experimento, a variedade de várzea investe em perfilhos, como forma de sobrevivência, uma vez que a sua produção de grãos está limitada pelo estresse.

**Tabela 8.** Massa de sementes e número de perfilho de duas variedades de arroz (São Francisco e BRS Sertaneja) sob condições de tratamento com Polietileno glicol por 31 dias para simular estresse osmótico.

Variedade	tratamento	Massa de sementes	Nº PERFILHO
BRS Sertaneja	controle	34,94 ± 2,85 a	21,67 ± 1,53 c
	PEG	19,56 ± 1,98 b	20 ± 2 d
São Francisco	controle	16,05 ± 0,5 c	34,67 ± 1,15 b
	PEG	2,15 ± 1,89 d	38,33 ± 2,31 a

Letras minúsculas iguais na coluna não diferenciam entre si a 0,05% pelo teste de Turkey.

Nesse estudo, o estresse osmótico foi simulado tanto pela suspensão da rega (fase II), quanto utilizando Polietilenoglicol (fase III), sendo este capaz de reduzir o potencial osmótico da água no solo, impedindo assim, sua absorção pelas raízes das plantas (SPADETO et al, 2012), o que acaba refletindo também, no percentual de umidade da planta, como mostra a figura 9, no qual é possível observar a redução dos teores de umidade em todos os órgãos das duas variedades, sendo mais evidente na São Francisco, como já era esperado acontecer.

**Tabela 9.** Percentual de umidade em folhas, colmo e raiz de duas variedades de arroz (São Francisco e BRS Sertaneja) sob condições de tratamento com Polietileno glicol por 31 dias para simular estresse osmótico.

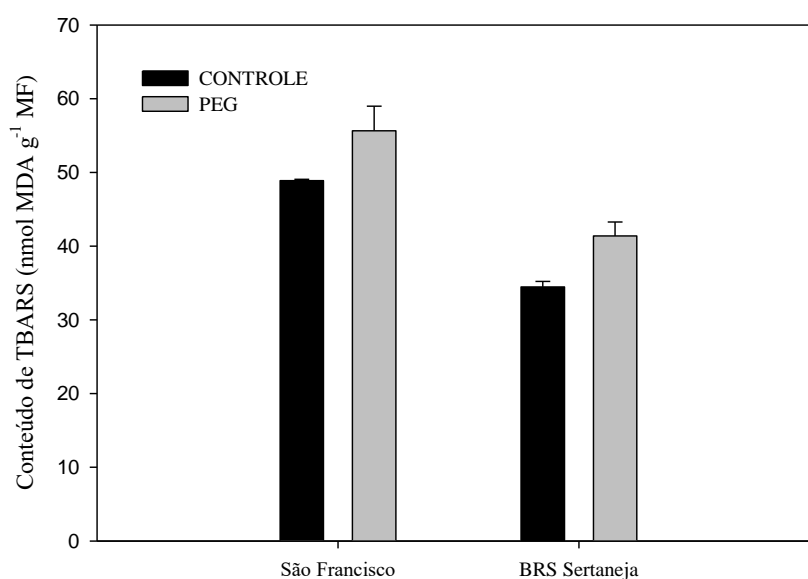
Variedade	tratamento	Percentual de umidade (%)		
		folha	colmo	raiz
BRS Sertaneja	controle	35,09 ±1,5 b	23,47 ±0,77 b	33,02 ±1,08 b
	PEG	31,4 ±0,4 b	24,48 ±1,04 b	41,09 ±1,67 a
São Francisco	controle	40,5 ±2,52 a	26,87 ±0,63 a	34,46 ±0,86 b
	PEG	33,48 ± 1,73 b	24,79 ±0,66 b	24,5 ±0,48 c

Letras minúsculas iguais na coluna não diferenciam entre si a 0,05% pelo teste de Turkey.

Na tabela 10, observa-se uma redução do conteúdo de clorofilas b e totais na folha das plantas sob condições de estresse em relação ao controle, assim como foi observado por Pompelli et al, (2012); em seus experimentos e semelhantes aos dados obtidos nas fases anteriores desse experimento, demonstrando que esse comportamento realmente ocorre como forma de fotoproteção de PSII, reduzindo a pressão luminosa no PSII.

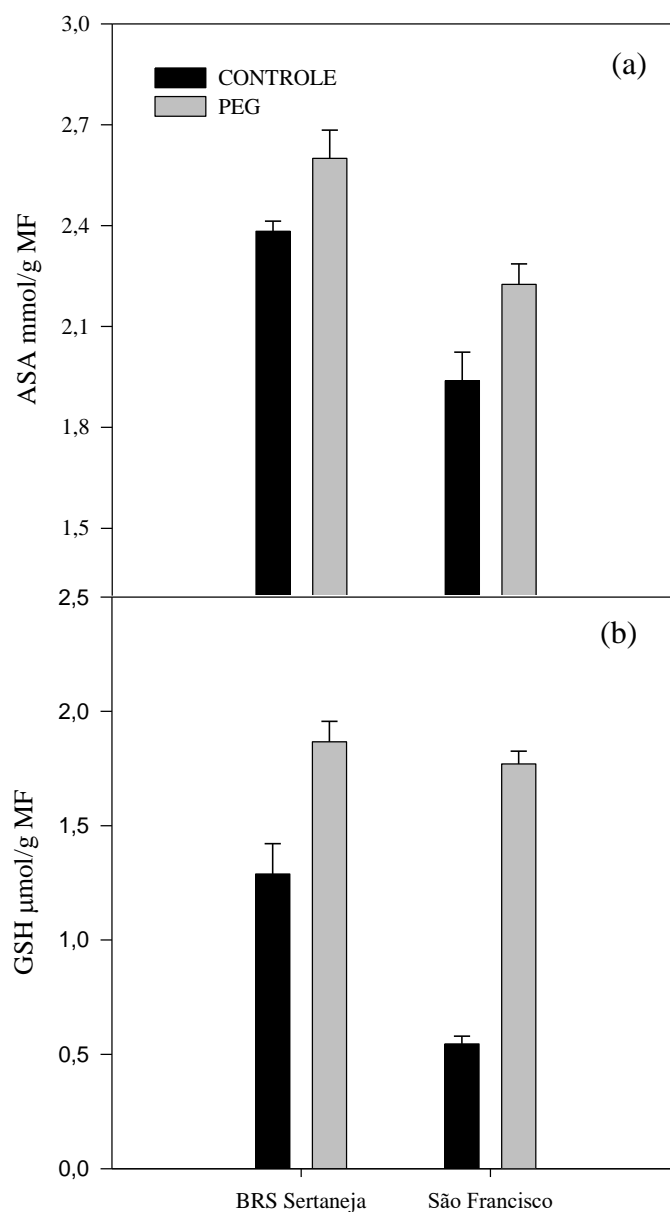
**Tabela 10.** Clorofilas a, b e totais de duas variedades de arroz (São Francisco e BRS Sertaneja) sob condições de tratamento com Polietileno glicol por 31 dias para simular estresse osmótico.

Variedade	Tratamento	Clorofila a	Clorofila b	Clorofilas Totais
BRS Sertaneja	Controle	3,685 ±1,17 a	5,145 ±0,82 b	8,830 ±0,68 b
	PEG	3,736 ± 0,36 a	2,411 ±0,98 c	6,147 ± 0,63 c
São Francisco	Controle	1,394 ±0,57 c	9,685 ±0,737 a	11,079 ±0,47 a
	PEG	2,687 ±0,35 b	5,404 ±0,79 b	8,091 ±0,445 b

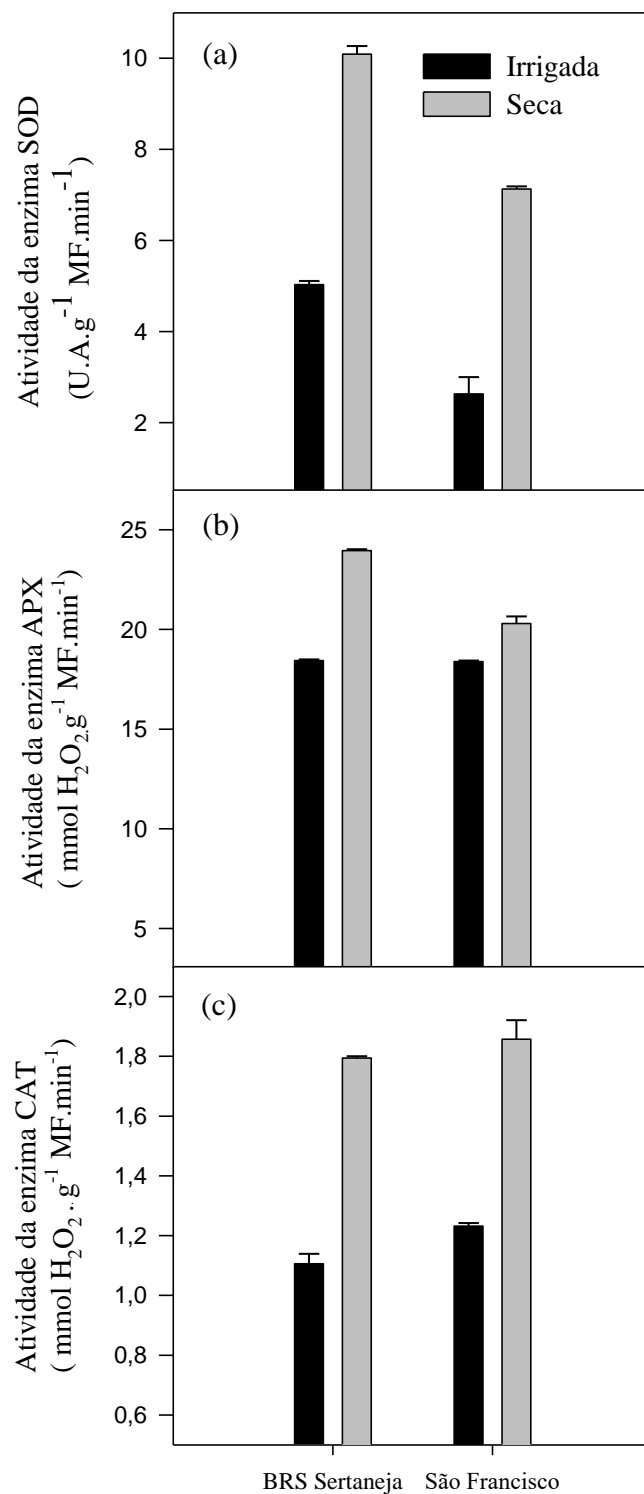


**Figura 14.** Conteúdo de substâncias reativas ao ácido tiobarbitúrico (TBARS) em plantas de arroz (São Francisco e BRS Sertaneja) submetidas ao estresse osmótico durante 31 dias, induzido com polietilenoglicol.

O Conteúdo de substâncias reativas ao ácido tiobarbitúrico (figura 14) mostram que as variedades São Francisco e BRS Sertaneja sofreram um incremento de 16,6 e 12,5% nos conteúdos de TBARs, sendo que a variedade São Francisco possui maiores valores de substâncias reativas, sendo este um indicador de que essa variedade tem sofrido maiores danos de membranas ocorridos pela peroxidação lipídica pelas EROs, como já foi mostrado anteriormente.



**Figura 15.** Ascorbato reduzido (a) e Glutathiona reduzida (b) em variedades de arroz (São Francisco e BRS Sertaneja) sob condições de estresse osmótico induzido com Polietileno glicol por 31 dias.



**Figura 16.** Atividade das enzimas dismutase do superóxido (a), peroxidase do ascorbato (b) e Catalase (c) em duas variedades de arroz submetidas a condições de estresse osmótico induzido com Polietileno glicol por 31 dias.

Na figura 15 encontra-se os conteúdos de ASA (figura 15a) e GSH (figura 15b), de forma em que é notório um incremento de 11 e 21% para a BRS Sertaneja e São Francisco respectivamente, no conteúdo de AsA e incremento de 35 e 75% para a BRS Sertaneja e São Francisco respectivamente em GSH, sendo esse incremento mais atenuado na variedade São Francisco, que possui o ciclo ascorbato-glutationa praticamente desativada em condições ambientais, sendo isso uma característica desfavorável para a mesma, uma vez que levará muito mais tempo para combater os danos causados devido a condição estressante, se comparada a outra variedade.

Como se observa na figura 16, houve um incremento da atividade das três enzimas, quando em condições de estresse, o que indica uma ativação das mesmas quando se induziu o estresse osmótico. É notório que a variedade adaptada as condições de sequeiro, possui níveis mais elevados de enzimas ativas, mesmo em condições ambientais, mostrando que possuem um sistema defensivo mais eficiente. Desta forma, no gráfico 16a e 16c, a SOD e CAT aumentaram mais de 100 e 40% respectivamente em ambas as variedades, de forma que a SOD tem dismutado o radical superóxido para peróxido de hidrogênio, enquanto a catalase tem removido o peróxido gerando água e oxigênio molecular. Na figura 16b, o mesmo aumento ocorre com a atividade da APX, sendo mais uma vez, esse aumento mais evidente na variedade BRS Sertaneja (~20%) do que na outra variedade (~10%).

## **6. Conclusões:**

- Dentre as quatro variedades, quando cultivadas em condições ótimas, a maior capacidade de crescimento da variedade São Francisco pode ser atribuída ao maior equilíbrio entre as fases fotoquímicas e de assimilação de carbono se comparada às demais variedades aqui testadas, demonstrando possuir características produtivas interessantes para o melhoramento vegetal.
- Mesmo a variedade São Francisco apresentando melhor capacidade máxima de crescimento e produção, quando em condições ótimas, a mesma demonstra sensibilidade a condições estressantes, necessitando ser melhorada.
- A variedade BRS Sertaneja se mostrou mais adaptada as condições de seca e estresse osmótico, demonstrando possuir características genéticas de interesse para o melhoramento de espécies mais produtivas, mas que são consideradas

sensíveis ao estresse, além de demonstrar ser uma espécie interessante para em cultivos em regiões semiáridas e marginais.

## 7. Referências bibliográficas:

Amador B, C., & Aspuru G, A. **La biología cuántica ¿un nuevo campo de la química?** Educación química, 8-11. 2011.

BARBOSA, M.R.; SILVA, M. M. A; WILLADINO, L; CAMARA, T. R. **Plant generation and enzymatic detoxification of reactive oxygen species.** Cienc. Rural vol.44 no.3 Santa Maria Mar. 2014

BARBOUR M.M., BACHMANN S., BANSAL U. et al.: **Genetic control of mesophyll conductance in common wheat.** New Phytol. 209: 461-465, 2016.

BARROSO-NETO, J. **Efeito do aumento da concentração de CO<sub>2</sub> ambiente na eficiência fotossintética e proteção oxidativa em plantas de arroz submetidas ao déficit hídrico.** Dissertação de mestrado. UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO. 2019.

Bassam N. EL. **Energy Plant Species: Their Use and Impact on Environment and Development.** Book 1st Edition. Routledge. 334 pages. Built Environment. 2013.

BEVITORI, R. **Cultivo in vitro do arroz (Oryza sativa L.): conceitos básicos e protocolo.** embrapa. Brasil. v 1. n 1. p 1 , 2013.

BERNIER J, ATLIN G, SERRAJ R, KUMAR A e SPANER D. **Breeding upland rice for drought resistance.** Journal of Science of food and agriculture. 88: 927-939. 2008.

BENITEZ, L. C.; RODRIGUES, I. C. S.; ARGE, L. W. P.; RIBEIRO, M. V.; BRAGA, E. J. B. **Análise multivariada da divergência genética de genótipos de arroz sob estresse salino durante a fase vegetativa.** Revista Ciência Agronômica, v. 42, n. 2, p. 409-416, 2011.

Bichot, A; Delgenès, J.P; Méchin V; Carrère H; Bernet N e García-Bernet, D. **Understanding biomass recalcitrance in grasses for their efficient utilization as biorefinery feedstock.** Reviews in Environmental Science and Bio/Technology . Volume 17, Issue 4, pp 707–748, 2018.

BORLAND, A. M; HARTWELL, J; WESTON, D. J; SCHLAUCH, K. A; TSCHAPLINSKI, T. J; TUSKAN, G. A; YANG, X. e CUSHMAN, J. C. **Engineering crassulacean acid metabolism to improve water- use efficiency.** Trends Plant Science, v. 19, n. 5, p. 327-338, 2014.

CARNEIRO, M. M. L. C; DEUNER, S; OLIVEIRA, P. V; TEIXEIRA, S. B; SOUSA, C.P; BACARIN, M. A; MORAES, D. M. **ATIVIDADE ANTIOXIDANTE E VIABILIDADE DE SEMENTES DE GIRASSOL APÓS ESTRESSE HÍDRICO E SALINO.** Revista Brasileira de Sementes, vol. 33, nº 4 p. 000 - 000, 2011.

CLEBER M. GUIMARÃES, LUÍS F. STONE & PÉRICLES DE C. F. NEVES. **Production efficiency of rice cultivars with phenotypic diversity**. R. Bras. Eng. Agríc. Ambiental, v.12, n.5, p.465–470, 2008.

CHOUDHURY S; PANDA P; SAHOO L; PANDA S. K. **Reactive oxygen species signaling in plants under abiotic stress**. Plant Signaling & Behavior 8:4, e23681; Landes Bioscience. 2013.

CORREIA, K. G; FERNANDES, P. D; GHEYI, H. R; NOBRE, R. G e SANTOS, T. S. **Crescimento, produção e características de fluorescência da clorofila a em amendoim sob condições de salinidade**. Revista de ciências agronomicas. V. 40, n 4, p. 514-521. 2009.

COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO. **Acompanhamento da Safra Brasileira de Grãos**. Brasília, v. 2, Safra 2014/15, n.8, nono levantamento, maio 2015.

COSTA, R. D. A. Texto acadêmico: **Interações entre Solo – Planta – Atmosfera**. Portugal. Editora da Universidade de Coimbra, 2008.

CORDEIRO, A. C. C. **Características e desempenho produtivo de cultivares de arroz de terras altas recomendadas para Roraima**. Disponível em: <https://www.grupocultivar.com.br/ativemanager/uploads/arquivos/artigos/cultivaresarroz.pdf> (2005).

CODEVASF. **Novas variedades de arroz são testadas para cultivo no Baixo São Francisco alagoano**. Disponível em << <https://www.codevasf.gov.br/noticias/2017-1/novas-variedades-de-arroz-sao-testadas-para-cultivo-no-baixo-sao-francisco-alagoano>>> acesso em setembro de 2019. 2017.

CRAMER, G. R.; URANO, K.; DELROT, S.; PEZZOTTI, M.; SHINOZAKI, K. **Effects of abiotic stress on plants: a systems biology perspective**. BMC Plant Biology, v. 11, p. 2-14, 2011.

DAS, KAUSHIK e ROYCHOUDHURY, ARYADEEP. **Reactive oxygen species (ROS) and response of antioxidants as ROS-scavengers during environmental stress in plants**. Front. Environ. Science. (2014).

DIAS, L. B. **Água nas plantas**. UNIVERSIDADE FEDERAL DE LAVRAS. CEAP design. 2008.

EMBRAPA. Disponível em <<<http://www.agencia.cnptia.embrapa.br/gestor/arroz/arvore/CONT000fojvokoc02wyiv80bhgp5povqqj3b.html>

EMBRAPA. **Folden São Francisco: cultivar de arroz irrigado de alta produtividade para o médio e baixo São Francisco**. Disponível em: <file:///C:/Users/May/Downloads/FD-1996.002.pdf> (1996).

EMBRAPA. **Qualidade de grãos de arroz**. Disponível em: <https://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/bitstream/doc/208032/1/circ34.pdf>. (1999)

EMBRAPA. **Comunicado técnico: impacto ambiental e econômico da cultura do arroz de terras altas: caso da cultivar BRS Primavera.** Disponível em: [https://ainfo.cnptia.embrapa.br/digital/bitstream/CNPAF/21522/1/comt\\_58.pdf](https://ainfo.cnptia.embrapa.br/digital/bitstream/CNPAF/21522/1/comt_58.pdf). (2003).

EMBRAPA. **Coleções Nucleares – Acessos armazenados BAG Arroz e Feijão.** Disponível em [http://mwpin026.cenargen.Embrapa.br:8080/alelo/?page\\_id=497](http://mwpin026.cenargen.Embrapa.br:8080/alelo/?page_id=497). (2014)

EMBRAPA. **Catalogo de cultivares de arroz, safra 2017-2018.** Disponível em: <https://ainfo.cnptia.embrapa.br/digital/bitstream/item/172107/1/35118.pdf>. (2017)

EHLERINGER JR, SAGE RF, FLANAGAN LB, PEARCY RW. **Climate change and the evolution of C4 photosynthesis.** Trends Ecol Evol 6: 95–99. 1991.

ETHIER GJ, LIVINGSTON NJ. **On the need to incorporate sensitivity to CO2 transfer conductance into the Farquhar-von Caemmerer-Berry leaf photosynthesis model.** Plant, Cell and Environment 27, 137-153. 2004.

FARQUHAR, G.D.; SHARKEY, T.D. **Stomatal conductance and photosynthesis.** Annual Review of Plant Physiology, v.33, p.317- 345, 1982.

FAHAD, S.; BAJWA, A.A.; NAZIR, U.; ANJUM, S.A.; FAROOQ A.; ZOHAIB, A; et al. **Crop Production under Drought and Heat Stress: Plant Responses and Management Options.** Front Plant Science. v8, 2017.

FONSECA, J. R.; CUTRIM, V. A.; RANGEL, P. H. N. **Descritores morfoagronômicos e fenológicos de cultivares comerciais de arroz de várzeas.** Santo Antônio de Goiás: Embrapa Arroz e Feijão, 2002.

Garg N, Chandel S. **Role of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi on growth, cadmium uptake, osmolyte, and phytochelatin synthesis in Cajanus cajan (L.) Millsp. under NaCl and Cd stresses.** J Plant Growth Regul 31:292–308. 2012

GERAVANDI, M; FARSHADFAR, E e KHRIZI, D. **Evaluation of some physiological traits as indicators of drought tolerance in bread wheat genotypes.** Russian journal of plant physiology. Vol 58, n 1, pp 69-75. 2011.

GILL. S, S e TATEJA. N. **Reactive species and antioxidante machinery in abiotic stress tolerance in crop plants.** Plants physiology and biochemistry. 48. 909-930. 2010.

GONÇALVES, E. R; FERREIRA, V.M; SILVA, J.V; ENDRES, L; BARBOSA, T. P e DUARTE, W. G. **Trocas gasosas e fluorescência da clorofila a em variedades de cana-de-açúcar submetidas a deficiência hídrica.** Revista brasileira de engenharia agrícola e ambiental. Campina Grande. V14, n4, p 378-386. 2010.

GOWIK, U e WESTHOFF, P. **The path from C3 to C4 photosynthesis.** Plant physiology. American Society of plants biologists. Vol 155, pp 56-63. 2011.

IÑAKI ITURBE-ORMAETXE, PEDRO R. ESCUREDO, CESAR ARRESE-IGOR E MANUEL BECANA. **Oxidative Damage in Pea Plants Exposed to Water Deficit or Paraquat.** Plant Physiol. 116: 173–181 .1998.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. **Levantamento Sistemático da Produção Agrícola.** Março de 2015. Disponível em<<ftp://ftp.ibge.gov.br/producao\_agricola/levantamento\_sistematico\_da\_producao\_agricola\_%5bmensal%5d/fasciculo/lspa\_201503.pdf>>

IRRI **The International Rice Genebank.** Disponível em <http://irri.org/our-work/research/genetic-diversity/internationalrice-genebank>. (2013).

JAGADISH S.V.K; CRAUFURD P.Q; WHEELER T.R. **High temperature stress and spikelet fertility in rice (*Oryza sativa* L.).** Journal of experiment botany. V.58, p.1627-1635. 2007.

JIN, Y; YANG H. X; WEI Z; MA H; GE X.C. **Rice male development under drought stress: phenotypic changes and stage-dependent transcriptomic reprogramming.** Molecular plant. V.6, p.1630-1645, 2013.

Jaiswal S; Bansal M; Roy S; Bharati A; Padhi B. **Electron flow from water to NADP+ with students acting as molecules in the chain: a Z-scheme drama in a classroom.** Photosynth Res 131:351–359. (2017).

Jones, Hamlyn G. **Plants and microclimate: a quantitative approach to environmental plant physiology.** Third edition. Cambridge university press.2014.

JORDÃO, H. W. C; RADMANN, V; CAMPOS, M. C. C; SILVA, D. M.P; RAMOS, R. J. L e MANTOVANELLI, B. C. **Características agrônômicas de arroz de terras altas cultivado na Amazônia Ocidental.** Revista de ciências agrárias. V.60, n.4, p.307-314. 2017.

Kern R; Bauwe H; Hagemann M. **Evolution of enzymes involved in the photorespiratory 2-phosphoglycolate cycle from cyanobacteria via algae toward plants.** Photosynth Res 109:103–114. (2011).

KONRAD, M.L.F; SILVA, J.A.B; FURLANI, P.R e MACHADO , E.C. **Trocas gasosas e fluorescência da clorofila em seis cultivares de cafeeiro sob estresse de alumínio.** Scielo. Bragantia, Campinas, v.64, n.3, p.339-347, 2005.

LIU, D; PALLA, K; HU, R; MOSELEY, R. C; MENDOZA, C; CHEN, M; ABRAHAN, P. E; LABBÉ, J. L; KALLURI, U. C; TSCHAPLINSKI, T. J; CUSHMAN, J. C; BORLAND, A.M; TUSKAN, G. A e YANG, X. **Perspectives on the basic and applied aspects of crassulacean acid metabolismo (CAM) research.** Plants Science. Vlome 274, pages 394-401. 2018.

MACHADO E.C; SCHMIDT P.T; MEDINA C.L e RIBEIRO R.V. **Respostas da fotossíntese de tres especies de citros a fatores ambientais.** Pesq. agropec. bras., Brasília, v.40, n.12, p.1161-1170. 2005.

MAUAD, M.;; Crusciol, C. A. C. ; Filho, H. G. **Dry matter and plant nutrition of upland rice under water deficit and silicon fertilization.** Semina: Ciências Agrárias, Londrina, v. 32, n. 3, p. 939-948. 2011.

MATSUOKA, T. et al. **Crassulacean acid metabolism induction in Mesembryanthemum crystallinum can be estimated by non-photochemical quenching upon actinic illumination during the dark period.** Plant and Cell Physiology, v. 0, n. 0, p. 1-7, 2018.

MEISEL, L.A; URBINA D.C; PINTO M.E. **Fotorreceptores y Respuestas de Plantas a Señales Lumínicas.** Fisiología Vegetal (F.A. Squeo & L. Cardemil, eds.) Ediciones Universidad de La Serena, La Serena, Chile (2011).

MEHER; SHIVAKRISHNA. P; REDDY, K. A; RAO, D. M. **Effect of PEG-6000 imposed drought stress on RNA content, relative water content (RWC), and chlorophyll content in peanut leaves and roots.** Saudi journal of biological sciences 25, 285-289. 2018.

MENEZES B. R. S; MOREIRA L. B; LOPES M. H e PEREIRA, M. B. **Caracterização morfoagronômica de arroz vermelho e arroz de sequeiro.** Pesquisa agropecuária tropical, vol 41, n 4, p 490-499. 2011.

MITTLER, R. **Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance.** Trends in Plant Science, v. 7, p. 405-410, 2002.

MITTLER, R. **Abiotic stress, the field environment and stress combination.** Trends in plant science. Vol 11, no 1, 2006.

NIMMO, H. G. **The regulation of phosphoenolpyruvate carboxylase in CAM plants.** Trends in plant science. Cell press. Vol 5, issue 2, pages 75-80. 2000.

PANTUWAN G, FUKAI S, COOPER M, RAJATASEREEKUL S, O'TOOLE J.C e BASNAYAKE J. **yield response of rice ( Oryza sativa L.) genotypes to drought under rainfed lowlands: 4. Vegetative stage screening in the dry season.** Field crops research. Volume 89, issues 2-3, pages 281-297. 2004.

POMPELLI, M.F., BARATA-LUÍS, R., VITORINO, H.S., GONC, ALVES, E.R., ROLIM, E.V., SANTOS, M.G., ALMEIDA-CORTEZ, J.S., FERREIRA, V.M., LEMOS, E.E.P. e ENDRES, L. **Photosynthesis, photoprotection and antioxidant activity of purging nut under drought deficit and recovery.** Biomass and Bioenergy 34, 1207–1215. 2010.

PERREIRA F. H. F; SILVA-SÁ F. V; PUIATTI M; FINGER F. L e CECON P. R. **Growth of plant, partition of assimilates and fruit yield of melon yellow shaded by different meshes.** Cienc. Rural vol.45 no.10 Santa Maria Oct. 2015 Epub June 19, 2015.

PES, LUCIANO ZUCUNI MARLON e ARENHARDT, HILGERT. **Circular técnica.** Fisiologia vegetal. Rede e-tec Brasil. Colegio politécnico UFSM, Santa Maria RS, 2015.

PHILLIP A. DAVIS & CLAIRE BURNS. **Photobiology in protected horticulture.** Food and Energy Security 5(4): 223–238. 2016

Portis A.R; Martin A.J; **Discoveries in Rubisco (Ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase): a historical perspective.** Photosynthesis Research. Volume 94, Issue 1, pp 121–143. October 2007.

SAGE, R. F. The Evolution of C4 **photosynthesis.** New phytologist. Tansley reviews. 161: 341–370. 2004.

SÁNCHEZ-RODRÍGUEZ, E., RUBIO-WILHELMI, M. DEL M., BLASCO, B., LEYVA, R., ROMERO, L., & RUIZ, J. M. **Antioxidant response resides in the shoot in reciprocal grafts of drought-tolerant and drought-sensitive cultivars in tomato under water stress.** Plant Science, 188-189, 89–96. 2012.

SCALON, S. P. Q; MUSSURY, R. M; EUZEBIO, V. L. M; KODAMA, F. M e KISSMANN, C. **Water stress in metabolismo and initial growth of mutambo (*Guazuma ulmifolia* Lam.) seedling.** Ciência florestal. Vol 2. No 4. Santa maria. 2011.

SERKEDJIEVA, J. Antioxidant effects of plant polyphenols: a case study of a polyphenol-rich extract from *Geranium sanguineum* L. In: GUPTA, S.D. **Reactive oxygen species and antioxidants in higher plants.** Enfield: Science Publishers, 2011. Chap.13, p.275-293

SHAMAR, P; DUBEY, R. S. **Ascorbate peroxidase from rice seedlings: properties of enzyme isoforms, effects of stresses and protective roles of osmolytes.** Plant Science 167 (2004) 541–550.

SHAMAR, P; JHA, A.B; DUBEY, R.S; PESARRAKLI, M. **Reactive Oxygen Species, Oxidative Damage, and Antioxidative Defense Mechanism in Plants under Stressful Conditions.** Journal of Botany Volume 2012, (2012). 26P.

SMITH, N.G; e DUKES, J.S. **Short-term acclimation to warmer temperatures accelerates leaf carbon exchange processes across plant types.** Wiley, Global Change biology. 23:4840–4853. 2017.

SIMÕES, FABIANO. **Padrões de resposta do pessegueiro cv. Maciel a diferentes níveis de déficit hídrico.** UNIVERSIDADE FEDERAL DE PELOTAS. Dissertação de mestrado. 2007.

SILVA, F. G, DUTRA, W. F; DUTRA, A. F; OLIVEIRA, I. M ; FILGUEIRAS, L. M. B e MELO, A. S. **Trocas gasosas e fluorescência da clorofila em plantas de berinjela**

**sob laminas de irrigação.** Revista brasileira de engenharia agrícola e ambiental. V.19, n 10, p 946-952. 2015.

SINGH, N. P; PAL, P. K; VAISHALI, S. K. **Morpho-physiological characterization of indian wheat genotypes and their evaluation under drought condition.** African journal of biotechnology. 2014.

SPADETO, C; LOPES, J. C; MENGARDA, L. H. G; MIELE, T.M; BERNADES, P. M. **ESTRESSE SALINO E HÍDRICO NA GERMINAÇÃO DE SEMENTES DE GARAPA (Apuleia leiocarpa (VOGEL.) J. F. Macbr.).** ENCICLOPÉDIA BIOSFERA, Centro Científico Conhecer - Goiânia, v.8, N.14; p. 539. 2012.

Solarte M.E; Moreno L; Melgarejo L.M. **FOTOSÍNTESIS Y PIGMENTOS VEGETALES.** Laboratorio de fisiología y bioquímica vegetal. Departamento de biología. Universidad Nacional de Colombia. 2009.

SOUZA, C. A. V. **Mudanças foto-oxidativas em plantas de arroz reduzida atividade da oxidase do glicolato submetidas ao estresse hídrico combinado ao excess de luz e calor.** Dissertação de mestrado. UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO. 2016.

TERRA, T. G. R.; LEAL, T. C. A. B.; RANGEL, P. H. N.; OLIVEIRA, A. B. **Características de tolerância à seca em genótipos de uma coleção nuclear de arroz de terras altas.** Pesquisa Agropecuária Brasileira, v. 50, n. 9, p. 788-796, 2015.

Tikhonov, Alexander N. **Induction events and short-term regulation of electron transport in chloroplasts: an overview.** Photosynth Res. 2015.

Val, J.; Heras, L.; Monge, E. **El cloroplasto: Composición, función y estructura.** Anales de edafología y. agrobiología. ,46 (11-12): 1477-1502,88. 2010.

WALKER, A.P; BECKERMAN, A.P; GU, L; KATTGE, J; CERNUSAK, L.A; DOMINGUES, T. F; SCALES, J.C; WOHLFAHRT, G; WULLSCHLEGER S.D e WOODWARD, F. L. **The relationship of leaf photosynthetic traits – V<sub>max</sub> and J<sub>max</sub> to leaf nitrogen, leaf phosphorus, and specific leaf area: a meta-analysis and modeling study.** Ecology and Evolution, 4(16): 3218-3235. 2014.

YAMORI, W; SUZUKI, K; NOGUCHI, K; NAKAI, M e TERASHIMA I. **Effects of rubisco kinetics and rubisco activation state on the temperature dependence of the photosynthetic rate in spinach leaves from contrasting growth temperatures.** Plant, cell and environment. 29, 1659-1670. 2006.

Yuan LY, Du J, Yuan YH, Shu S, Sun J, Guo SR. **Effects of 24-epibrassinolide on ascorbate–glutathione cycle and polyamine levels in cucumber roots under Ca(NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub> stress.** Acta Physiol Plant 35:253–262. 2013.

Zelitch I; Schultes N.P; Peterson R.B; Brown P; Brutnell T.P. **High Glycolate Oxidase Activity Is Required for Survival of Maize in Normal Air.** *Plant Physiology*, Vol. 149, pp. 195–204. January 2009.

ZISKA, L.H.; BUNCE, J. A.; SHIMONO, H.; GEALY, D. R.; BAKER, J. T.; NEWTON, P. C. D.; REYNOLDS, M. P.; JAGADISH, K. S. V.; ZHU, C.; HOWDEN, M.; WILSON, L. T. **Food security and climate change: on the potential to adapt global crop production by active selection to rising atmospheric carbon dioxide.** *Proc. Biol. Sci.*, v. 279, p. 4097-4105, 2012.

Zhu X.G; Long S.P; Ort D.R. **Improving Photosynthetic Efficiency for Greater Yield.** *Annu. Rev. Plant Biol.* 2010. 61:235–61. 2010.