**Universidade de São Paulo
Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”**

**Caracterização fisiológica de diferentes genótipos de arroz de terras
altas**

Rogério Lorençoni

**Tese apresentada para obtenção do título de
Doutor em Ciências. Área de concentração:
Fitotecnia**

**Piracicaba
2013**

Rogério Lorençon
Engenheiro Agrônomo

Caracterização fisiológica de diferentes genótipos de arroz de terras altas

Orientador:
Prof. Dr. **DURVAL DOURADO NETO**

**Tese apresentada para obtenção do título de
Doutor em Ciências. Área de concentração:
Fitotecnia**

**Piracicaba
2013**

**Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
DIVISÃO DE BIBLIOTECA - DIBD/ESALQ/USP**

Lorençoni, Rogério
Caracterização fisiológica de diferentes genótipos de arroz de terras altas /
Rogério Lorençoni.- - Piracicaba, 2013.
131 p: il.

Tese (Doutorado) - - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", 2013.

1. *Oryza sativa* 2. Efeito fisiológico 3. *Deficit* hídrico I. Título

CDD 633.18
L868c

"Permitida a cópia total ou parcial deste documento, desde que citada a fonte -O autor"

Ao meu pai, Valter Lorençoni, pelo seu caráter e ensinamentos passados durante a minha formação,
À minha mãe, Isabel Cristina Damázio, pela garra, determinação, carinho e amor com que criou e educou seus filhos, e pelo esforço feito para que eu alcançasse mais este objetivo,

Ao meu irmão Rodrigo Lorençoni, pela ajuda prestada em todas as etapas de minha vida,
A todos meus familiares e amigos, que torceram e contribuíram para o meu sucesso, e
Ao meu orientador Durval Dourado Neto, pela confiança depositada em mim durante meu doutoramento.

DEDICO

AGRADECIMENTOS

Agradeço:

À Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” da Universidade de São Paulo (Departamento de Produção Vegetal e Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia), pela oportunidade de realizar o Doutorado;

Ao meu orientador, Dr. Durval Dourado Neto, por acreditar e estimular o desenvolvimento científico de seus orientados;

Ao pesquisador da Embrapa Arroz e Feijão, Dr. Alexandre Bryam Heinemann, pelo auxílio e dedicação prestados no desenvolvimento deste trabalho;

Ao Professor Ricardo Ferraz de Oliveira, pelo auxílio acadêmico e pessoal prestado durante meu doutoramento;

Aos Professores João Domingues Rodrigues e Elizabeth Orika Ono da UNESP-Botucatu, pelo auxílio nas correções e discussões, sendo imprescindíveis na conclusão desse trabalho;

Ao Professor Hélio Grassi Filho e Carlos Guilherme Silveira Pedreira, pelo empréstimo de equipamentos;

À amiga Camila Klock de Lima, pelo auxílio fundamental na condução dos experimentos;

Aos professores da Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, que dedicam suas vidas à nobre arte de ensinar e também aprender com seus alunos, primando pelo ensino de qualidade e contribuindo na formação de profissionais e cidadãos responsáveis;

Aos meus amigos de pós-graduação, Adilsom Nunes da Silva, Leonardo Cirilo da Silva Soares, Francynês da Conceição Oliveira Macedo, Gabriel Danelluzi, Ronaldo Sakay, Mateus Augusto Donegá, Magda Andreia Tessmer, Gentil Cavalheiro Adoriam, Simone Tony Ruiz Corrêa, Karla Villaça e muitos outros, que fizeram dessa escola uma grande família;

À Embrapa Arroz e Feijão, seus pesquisadores e funcionários que contribuíram indiretamente na realização deste trabalho;

Ao Amigo Gilvano Ebling Brondani, pelo auxílio nas análises estatísticas;

Aos amigos Diego Noleto Luz Pequeno e Valdison da Silva, pelo auxílio fundamental durante as avaliações dos experimentos;

À amiga Dr. Simone da Costa Mello, pela amizade e carinho durante nossa convivência;

À secretária do programa de pós-graduação em fitotecnia Luciane Aparecida Lopes Toledo, carinhosamente chamada de “Lu”, pelo carinho e dedicação com que trata dos assuntos dos alunos do programa de Fitotecnia;

A todos os funcionários que fazem desta Escola uma instituição de excelência, pela dedicação com que tratam do bem estar de seus alunos; e

À CAPES, pela disponibilização da Bolsa de Estudos.

**“Dizem que a vida é para quem sabe viver, mas
ninguém nasce pronto. A vida é para quem é
corajoso o suficiente para arriscar e humilde o
bastante para aprender”.**

(Autor desconhecido)

SUMÁRIO

RESUMO	11
ABSTRACT	13
LISTA DE TABELAS	15
LISTA DE FIGURAS	17
LISTA DE SÍMBOLOS E ABREVIATURAS	21
1 INTRODUÇÃO	23
2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	29
2.1 Importância econômica e social da cultura do arroz	29
2.2 Restrições ao cultivo do arroz irrigado no Rio Grande do Sul	31
2.3 O arroz de terras altas	33
2.4 Deficiência hídrica	35
2.5 Mecanismo de tolerância à seca	38
2.6 Estratégias para minimizar o efeito da deficiência hídrica no arroz de terras altas	40
2.7 Melhoramento genético	42
3 MATERIAL E MÉTODOS	47
3.1 Descrição geral do experimento	47
3.2 Dados meteorológicos	48
3.3 Semeadura e transplante	49
3.4 Manejo da irrigação	50
3.5 Manejo da adubação	53
3.6 Delineamento experimental	53
3.7 Variáveis fisiológicas avaliadas	54
3.7.1 Condutância estomática foliar	54
3.7.2 Taxa de assimilação líquida de dióxido de carbono	54
3.7.3 Concentração interna de dióxido de carbono	54
3.7.4 Transpiração	54
3.7.5 Eficiência de uso da água	55
3.7.6 Conteúdo hídrico foliar relativo	55
3.7.7 Curvas de respostas à alteração da concentração interna de dióxido de carbono	56
3.7.8 Limitação estomática a taxa de assimilação de dióxido de carbono	57
3.7.9 Limitação metabólica à taxa de assimilação de dióxido de carbono	57
3.7.10 Variáveis metabólicas	57

3.7.11	Curvas de respostas à alteração da quantidade de luz	58
4	RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	59
4.1	Taxa de assimilação de dióxido de carbono.....	59
4.2	Taxa de condutância estomática de dióxido de carbono	63
4.3	Concentração interna de dióxido de carbono	68
4.4	Taxa de transpiração foliar	71
4.5	Eficiência de uso da água	75
4.6	Conteúdo hídrico foliar relativo.....	79
4.7	Curvas de respostas à alteração da intensidade de luz	82
4.7.1	Taxa de assimilação de dióxido de carbono.....	82
4.7.2	Condutância estomática de dióxido de carbono	86
4.7.3	Transpiração foliar.....	88
4.8	Curvas de respostas à alteração da concentração de dióxido de carbono	91
5	CONCLUSÕES	107
6	CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	109
	REFERÊNCIAS	111

RESUMO

Caracterização fisiológica de diferentes genótipos de arroz de terras altas

O experimento foi conduzido na Universidade de São Paulo, durante os anos de 2011 e 2012, em Piracicaba, estado de São Paulo. Foram utilizados dez genótipos contrastantes, sendo nove destinados ao cultivo em terras altas (dois modernos e sete tradicionais) e um ao sistema irrigado (moderno). Os genótipos foram cultivados em vasos e mantidos sem restrição hídrica dentro de casa de vegetação até a emissão da folha bandeira. Após a emissão da folha bandeira, oito vasos de cada genótipo contendo uma planta foram mantidos dentro de uma câmara de crescimento (*fitotron*) sob condições climáticas rigorosamente controladas durante oito dias. Nesse período, quatro vasos foram mantidos com estresse e quatro sem. Após cinco e seis dias, foram avaliadas as taxas de assimilação (A), condutância estomática (g_s), concentração interna de CO_2 (C_i), transpiração (E), eficiência de uso da água (EUA) e conteúdo hídrico foliar relativo (CHF). Após sete dias, foram realizadas as curvas de respostas à alteração da intensidade luminosa, onde foram determinados A , g_s , C_i , E e CHF . Após oito dias, foram realizadas as curvas de resposta à alteração de CO_2 , onde foram determinados a limitação estomática (L_s) e metabólica (L_m), condutância mesofílica (g_m) e atividade da Rubisco (V_{cmax} e J_{max}). Aos 5 e 6 dias, constatou-se que, na condição de menor disponibilidade hídrica, o genótipo moderno 'BRS-Primavera' apresentou os menores valores de A , g_s , C_i , E e CHF , e o genótipo tradicional 'Douradão' os maiores valores. O Genótipo moderno 'BRS-Cirrad' também apresentou baixos valores para essas variáveis. Os demais genótipos apresentaram comportamento semelhante. Na condição de maior disponibilidade hídrica, os genótipos modernos ('BRS-Cirrad', 'BRS-Curinga' e 'BRS-Primavera') apresentaram os maiores valores de A , g_s , C_i , E e CHF . Os genótipos tradicionais apresentaram comportamento semelhante entre si. Avaliando o mesmo genótipo sob as duas condições de disponibilidade hídrica, observou-se que os genótipos modernos apresentaram grandes reduções de A , g_s e E em relação aos tradicionais. Constatou-se que o ajuste da g_s influenciou fortemente todas as variáveis observadas, e que a EUA não apresentou boa correlação com a taxa fotossintética. Nas curvas de luz, observou-se que os genótipos modernos apresentaram comportamento superior aos tradicionais na condição de maior disponibilidade hídrica e semelhante na menor condição, evidenciando forte efeito da g_s sobre as taxas de A e E em todos genótipos. Nas curvas de CO_2 , foi observado que na condição de menor disponibilidade hídrica, os genótipos modernos apresentam L_m e L_s superiores e V_{cmax} , J_{max} e g_m similares aos tradicionais. Na condição de maior disponibilidade hídrica, os genótipos modernos ('BRS-Cirrad' e 'BRS-Curinga') apresentaram maiores valores de V_{cmax} e J_{max} e menores valores de L_s . Os genótipos modernos apresentam maior capacidade fotossintética na condição de maior disponibilidade hídrica, no entanto, quando submetidos à condição de menor disponibilidade apresentaram elevadas reduções em relação aos genótipos tradicionais.

Palavras-chave: *Oryza sativa*; Efeito fisiológico; *Deficit* hídrico

ABSTRACT

Physiological characterization of different genotypes of upland rice

The experiment was carried out at University of São Paulo, during the years 2011 and 2012, in Piracicaba, State of São Paulo. Ten contrasting genotypes were used, nine to be cultivated on uplands (two modern and seven traditional) and one (modern) for lowlands (irrigated area). The genotypes were grown in pots and kept without water restriction in the greenhouse until the issue of the flag leaf. After the flag leaf issuance, eight pots of each genotype containing one plant were kept inside of a growth chamber (*phytotron*) under strictly controlled climatic conditions during eight days. During this period, four pots were kept with water stress and four without. After five and six days, assimilation rate (A), stomatal conductance (g_s), internal CO_2 concentration (C_i), transpiration (E), water use efficiency (WUE) and relative leaf water content (RWC) were evaluated. After seven days, responsiveness curves according to light intensity changes were done, which A , g_s , C_i , E and RWC were determined. After eight days, responsiveness curves according to CO_2 changes were done, which stomatal (L_s) and metabolic limitation (L_m), mesophyll conductance (g_m) and Rubisco activity (V_{cmax} and J_{max}) were determined. After five and six days, it was found that, on condition of low water availability, the modern genotype 'BRS-Primavera' showed the lowest values of A , g_s , C_i , E and CHF , and 'Douradão' (traditional genotype) the highest values. 'BRS-Cirrad' (modern genotype) cultivar also showed low values for these variables. Other genotypes showed similar behavior. At condition of the greater water availability, 'BRS-Cirrad', 'BRS-Curinga' and 'BRS-Primavera' (modern genotypes) showed the highest values for A , g_s , C_i , E and CHF . The traditional genotypes behaved similarly to each other. Evaluating the same genotype under two water availability conditions, it was observed that modern genotypes showed large reductions of the A , g_s , and E as compared to traditional. It was found that the adjustment of g_s influenced strongly all observed variables, and the WUE did not show good correlation with photosynthetic rate. On the light curves, the modern genotypes presented superior performance than traditional under largest water availability and similar in lower water availability condition, showing strong effect of g_s on rates of A and E in all genotypes. On the CO_2 curves, under lower water availability condition, it was observed that the modern genotypes presented superior values of L_m and L_s , and similar values of V_{cmax} , J_{max} and g_m when compared to traditional genotypes. Under higher water availability, the modern genotypes ('BRS-Cirrad' and 'BRS-Curinga') presented higher values of V_{cmax} and J_{max} and lower values of L_s . The modern genotypes presented higher photosynthetic capacity under high water availability, however, when subjected to the condition of low water availability showed high reductions compared to traditional genotypes.

Keywords: *Oryza sativa*; Physiological effect; Water deficit

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Análise química do solo utilizado nos vasos	53
Tabela 2 - Resumo da análise da variância para as seguintes variáveis: Taxa de assimilação líquida de CO ₂ (A ; $\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$); Taxa de condutância estomática foliar de CO ₂ (g_s ; $\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$); Concentração interna de CO ₂ (C_i ; $\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{mol}^{-1}$); Taxa de transpiração foliar (E ; $\mu\text{mol} [\text{H}_2\text{O}].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$); Eficiência de uso da água (EUA , $\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{mmol}^{-1} [\text{H}_2\text{O}]$) e Conteúdo hídrico foliar relativo (CHF ; %) dos genótipos de arroz em relação à condição hídrica	59
Tabela 3 - Valores médios da taxa de assimilação líquida de CO ₂ (A ; $\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) dos genótipos de arroz em relação à condição hídrica	60
Tabela 4 - Valores médios da taxa de condutância estomática foliar de CO ₂ (g_s ; $\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) dos genótipos de arroz em relação à condição hídrica	65
Tabela 5 - Valores médios da concentração interna de CO ₂ (C_i ; $\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{mol}^{-1}$) dos genótipos de arroz em relação à condição hídrica	69
Tabela 6 - Valores médios da taxa de transpiração foliar (E ; $\text{mmol} [\text{H}_2\text{O}].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) dos genótipos de arroz em relação à condição hídrica	72
Tabela 7 - Valores médios da eficiência de uso da água (EUA , $\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{mmol}^{-1} [\text{H}_2\text{O}]$) dos genótipos de arroz em relação à condição hídrica	76
Tabela 8 - Valores médios do conteúdo hídrico foliar relativo (CHF ; %) de genótipos de arroz em relação à condição hídrica	81
Tabela 9 - Valores médios e desvio padrão da temperatura das folhas bandeiras dos genótipos que compõem os grupos moderno e tradicional sob diferentes densidades de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos ($DFFFA$, $\mu\text{mol} [\text{quanta}].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) na condição de maior disponibilidade hídrica	91
Tabela 10 - Valores médios estimados para as taxas de assimilação de CO ₂ em uma concentração cloroplastídica (AC_c) e externa (AC_a) de CO ₂ equivalentes a 400 ppm, taxa de assimilação máxima (A_{max}) para uma concentração (C_a) externa equivalente a 1000 ppm, e limitações estomáticas (L_s) e metabólicas (L_m) à taxa de assimilação de CO ₂ dos genótipos de arroz em relação à condição hídrica	95
Tabela 11 - Valores médios estimados por meio das curvas A/C_c para a velocidade máxima de carboxilação (V_{cmax}), taxa de carboxilação máxima limitada pelo transporte de elétrons (J_{max}) e condutância mesofílica (g_m) dos genótipos de arroz em relação à condição hídrica	98

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 - (A) Vista externa da casa de vegetação utilizada na condução do experimento durante a primeira fase do experimento. (B) Sistemas de irrigação instalados acima dos vasos do experimento. (C) Vista das plantas atingindo o final do desenvolvimento vegetativo dentro da casa de vegetação. (D) Estação meteorológica portátil instalada dentro da casa de vegetação..... 48
- Figura 2 - Dados horários das variáveis meteorológicas: (A) Temperatura do ar ($^{\circ}\text{C}$ - máxima, mínima e média); (B) Umidade relativa do ar (% - máxima, mínima e média) e (C) Radiação solar global incidente ($\text{kW} \cdot \text{m}^{-2}$ - média) 49
- Figura 3 - (A) Bandejas contendo areia lavada após a semeadura; (B) Plântulas de arroz com a segunda folha expandida e vaso utilizado para o transplante 50
- Figura 4 - (A) Vasos de plantas (com e sem tensiômetros) antes da entrada no fitotron; (B) Tensiômetro em vaso durante secagem do solo; (C) Monitoramento da tensão de água no vaso; (D) Pesagem dos vasos durante determinação da quantidade de água a ser reposta para manutenção da umidade do solo; (E) Plantas de arroz dentro do fitotron durante avaliações; (F) Condições climáticas controladas dentro do *fitotron* 52
- Figura 5 - Correlação estabelecida entre a taxa de assimilação de CO_2 (A ; $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) e a condutância estomática foliar (g_s ; $\mu\text{mol} [\text{CO}_2] \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) dos genótipos (modernos e tradicionais) de arroz avaliados nas duas condições de disponibilidade hídrica (** Significativo ao nível de 1% de probabilidade - $rc(\alpha = 0,01; gl = 18) = 0,88$). Cada ponto representa o valor médio das observações de cada genótipo nas duas condições de disponibilidade hídrica 68
- Figura 6 - (A) Correlação estabelecida entre a taxa de assimilação de CO_2 (A , $\mu\text{mol} [\text{CO}_2] \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) e a concentração interna de CO_2 (C_i , $\mu\text{mol} [\text{CO}_2] \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) dos genótipos (modernos e tradicionais) de arroz avaliados nas duas condições de disponibilidade hídrica (^{ns} Não significativo ao nível de 5% de probabilidade). (B) Correlação estabelecida entre a concentração interna de CO_2 (C_i , $\mu\text{mol} [\text{CO}_2] \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) e condutância estomática foliar (g_s , $\mu\text{mol} [\text{CO}_2] \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) dos genótipos (modernos e tradicionais) de arroz avaliados nas duas condições de disponibilidade hídrica (^{ns} Não significativo ao nível de 5% de probabilidade).

Cada ponto representa o valor médio das observações de cada genótipo nas duas condições de disponibilidade hídrica 71

Figura 7 - (A) Correlação estabelecida entre a taxa de assimilação de CO_2 (A , $\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) e a taxa de transpiração (E ; $\text{mmol} [\text{H}_2\text{O}].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) dos genótipos (modernos e tradicionais) de arroz avaliados nas duas condições de disponibilidade hídrica (** Significativo ao nível de 1% de probabilidade - $rc(\alpha = 0,01; gl = 18) = 0,83$). (B) Correlação estabelecida entre a taxa de transpiração (E , $\text{mmol} [\text{H}_2\text{O}].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) e a condutância estomática foliar (g_s , $\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) dos genótipos (modernos e tradicionais) de arroz avaliados nas duas condições de disponibilidade hídrica (** Significativo ao nível de 1% de probabilidade - $rc(\alpha = 0,01; gl = 18) = 0,92$). Cada ponto representa o valor médio das observações de cada genótipo nas duas condições de disponibilidade hídrica..... 73

Figura 8 - (A) Correlação estabelecida entre a taxa de assimilação de CO_2 (A , $\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) e a eficiência de uso da água (EUA , $\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{mmol}^{-1} [\text{H}_2\text{O}]$) dos genótipos (modernos e tradicionais) de arroz avaliados nas duas condições de disponibilidade hídrica (^{ns} Não significativo ao nível de 5% de probabilidade). (B) Correlação estabelecida entre a eficiência de uso da água (EUA , $\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{mmol} [\text{H}_2\text{O}]$) e a condutância estomática foliar (g_s , $\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) dos genótipos (modernos e tradicionais) de arroz avaliados nas duas condições de disponibilidade hídrica (^{ns} Não significativo ao nível de 5% de probabilidade). Cada ponto representa o valor médio das observações de cada genótipo nas duas condições de disponibilidade hídrica 78

Figura 9 - (A) Correlação estabelecida entre a taxa de assimilação de CO_2 (A , $\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) e o conteúdo hídrico foliar relativo (CHF , %) dos genótipos (modernos e tradicionais) de arroz avaliados nas duas condições de disponibilidade hídrica (** Significativo ao nível de 1% de probabilidade - $rc(\alpha = 0,01; gl = 18) = 0,81$). Cada ponto representa o valor médio das observações de cada genótipo nas duas condições de disponibilidade hídrica. (B) Correlação estabelecida entre o conteúdo hídrico foliar relativo (CHF , %) e a condutância estomática foliar (g_s , $\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) dos genótipos (modernos e tradicionais) de arroz avaliados nas duas condições de disponibilidade hídrica (^{ns} Não significativo ao nível de 5% de probabilidade, e ** Significativo ao nível de 1% de probabilidade - $rc(\alpha = 0,01; gl = 8) = 0,90$). Os marcadores

fechados e abertos representam o valor médio das observações dos genótipos para as condições de menor e maior disponibilidade hídrica, respectivamente..... 82

Figura 10 - Comparação da taxa de assimilação de CO_2 (A , $\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) em resposta à alteração da densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos ($DFFFA$, $\mu\text{mol} [\text{quanta}].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) entre os grupos de genótipos modernos e tradicionais de arroz em relação à disponibilidade hídrica: (A) manutenção da disponibilidade hídrica do solo equivalente à uma tensão de 40 kPa e (B) manutenção da disponibilidade hídrica do solo próximo à capacidade de campo..... 84

Figura 11 - Correlações estabelecidas entre a taxa de assimilação de CO_2 (A , $\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) e a condutância estomática foliar (g_s ; $\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) dos grupos de genótipos modernos e tradicionais de arroz em resposta à alteração da densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos ($DFFFA$, $\mu\text{mol} [\text{quanta}].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) nas duas condições de disponibilidade hídrica do solo. (A) ** Significativo ao nível de 1% de probabilidade - $rc(\alpha = 0,01; gl = 6) = 0,94$; (B) ** Significativo ao nível de 1% de probabilidade - $rc(\alpha = 0,01; gl = 6) = 0,99$; (C) ** Significativo ao nível de 1% de probabilidade - $rc(\alpha = 0,01; gl = 6) = 0,99$; (D) Significativo ao nível de 1% de probabilidade - $rc(\alpha = 0,01; gl = 6) = 0,99$. Cada ponto representa o valor médio dos genótipos de cada grupo nas duas condições de disponibilidade hídrica em cada uma das intensidades de radiação utilizadas 85

Figura 12 - Comparação da taxa de condutância estomática foliar (g_s , $\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) em resposta à alteração da densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos ($DFFFA$, $\mu\text{mol} [\text{quanta}].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) entre genótipos modernos e tradicionais de arroz em relação à disponibilidade hídrica: (A) manutenção da disponibilidade hídrica do solo equivalente à uma tensão de 40 kPa e (B) manutenção da disponibilidade hídrica do solo próximo à capacidade de campo..... 87

Figura 13 - Comparação da taxa de transpiração (E , $\text{mmol} [\text{H}_2\text{O}].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) em resposta à alteração da densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos ($DFFFA$, $\mu\text{mol} [\text{quanta}].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) entre genótipos modernos e tradicionais de arroz em relação à disponibilidade hídrica: (A) manutenção da disponibilidade hídrica do solo equivalente à uma tensão de 40 kPa e (B) manutenção da disponibilidade hídrica do solo próximo à capacidade de campo 89

Figura 14 - (A) Correlações estabelecidas entre a taxa de transpiração (E , $\text{mmol}[\text{H}_2\text{O}].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) e o $DPV_{\text{Folha-ar}}$ nas duas condições de disponibilidade hídrica; e (B) entre a taxa de transpiração (E ; $\text{mmol}[\text{H}_2\text{O}].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) e a condutância estomática foliar (g_s , $\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) dos grupos (moderno e tradicional) de arroz em resposta à alteração da densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos ($DFFFA$, $\mu\text{mol} [\text{quanta}].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) nas duas condições de disponibilidade hídrica. Cada ponto representa o valor médio dos genótipos de cada grupo em cada uma das intensidades de radiação utilizadas.* e ** Significativo ao nível de 5 e 1% de probabilidade, respectivamente 90

Figura 15 - Curvas de resposta da taxa de assimilação líquida de CO_2 (A , $\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) em função da variação da concentração cloroplastídica de CO_2 (C_c - Pa^{-1}) de genótipos de arroz em relação à disponibilidade hídrica. Cada ponto representa o valor médio de três repetições e seu respectivo desvio padrão. Os marcadores fechados representam plantas submetidas a condição hídrica equivalente 40 kPa de tensão, os marcadores abertos representam plantas submetidas a uma condição hídrica próxima a capacidade de campo. Cada figura representa um genótipo (A: 'Três Meses Branco'; B: 'Batatais'; C: 'Bolinha'; D: 'BRS-Cirrad'; E: 'BRS-Curinga'; F: 'De Morro'; G: 'Douradão' e H: 'BRS-Primavera') 94

LISTA DE SÍMBOLOS E ABREVIATURAS

A	Taxa de assimilação de CO_2 ($\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)
A_{C_a}	Taxa de assimilação de CO_2 referente a uma dada concentração externa de CO_2 ($\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)
A_{C_c}	Taxa de assimilação de CO_2 referente a uma dada concentração cloroplastídica de CO_2 ($\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)
A_{C_i}	Taxa de assimilação de CO_2 referente a uma dada concentração interna de CO_2
A/C_c	Curva de resposta da taxa de assimilação de CO_2 em função da alteração da concentração cloroplastídica de CO_2
A/C_i	Curva de resposta da taxa de assimilação de CO_2 em função da alteração da concentração interna de CO_2
A_{max}	Taxa de assimilação máxima de CO_2 ($\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)
ATP	Adenosina trifosfato
C_a	Concentração externa (ambiente) de CO_2
C_c	Concentração de CO_2 no cloroplasto
CHF	Conteúdo hídrico foliar relativo (%)
C_i	Concentração interna de CO_2 ($\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{mol}^{-1}$)
C_r	Capacidade de retenção de água da amostra de solo (%)
$DFFFA$	Densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos ($\mu\text{mol}.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)
$DPV_{\text{folha-ar}}$	<i>Deficit</i> de pressão de vapor entre a folha e o ar atmosférico
E	Transpiração ($\text{mmol} [\text{H}_2\text{O}].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)
EUA	Eficiência de uso da água ($\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{mmol}^{-1} [\text{H}_2\text{O}]$)
g_m	Condutância mesofilica de CO_2 ($\mu\text{mol}.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)
g_s	Condutância estomática foliar ($\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)
J_{max}	Taxa máxima de regeneração da Rubisco afetada pelo transporte de elétrons ($\mu\text{mol}.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)
kPa	Quilo Pascal
L_m	Limitação metabólica à taxa de assimilação de CO_2 (%)
L_s	Limitação estomática à taxa de assimilação de CO_2 (%)
MMF	Massa de matéria fresca
MMS	Massa de matéria seca

<i>MMT</i>	Massa de matéria túrgida
NADPH	Nicotinamida adenina dinucleotídio de piridina fosfato reduzida
ppm	Parte por milhão de CO ₂
T_{ar}	Temperatura do ar (°C)
T_{f}	Temperatura foliar (°C)
V_{cmax}	Velocidade máxima de carboxilação da Rubisco ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)

1 INTRODUÇÃO

Atualmente, o consumo de arroz no Brasil tem crescido substancialmente, o que tem demandado aumento de produtividade e de áreas produtoras (LORENÇONI, 2009). Entretanto, a produção brasileira encontra-se concentrada na região sul, merecendo destaque o Estado do Rio Grande do Sul, o maior produtor nacional, onde o arroz é produzido essencialmente no sistema de várzeas irrigadas (inundação).

Na safra 2010-2011, este Estado produziu 8,9 milhões de toneladas de arroz em casca, em uma área plantada de 1,3 milhões de hectares, sendo responsável por mais de 70% da produção nacional (IBGE, 2011).

Contudo, durante a última década, não ocorreram incrementos significativos de produtividade no Estado em questão, tornando-se necessário o aumento das áreas de produção. No entanto, de acordo com Ferreira (2004), o aumento da área de produção do arroz irrigado no Estado do Rio Grande do Sul vem sendo limitado por restrições socioambientais, que visam garantir a disponibilidade de água nos centros urbanos (indústrias e domicílios) e restringir a contaminação dos recursos hídricos locais, onde o cultivo do arroz irrigado é a maior fonte poluidora (ANA, 2009).

Vale também ressaltar que a maior concentração da produção nesse local pode ocasionar sérios riscos de desabastecimento do cereal no mercado interno caso ocorram fatores climáticos adversos que limitem a produtividade local.

Diante deste contexto, surge a necessidade da melhoria e ampliação do sistema de produção de arroz de terras altas no Brasil.

O arroz de terras altas moderno, quando cultivado em lavouras bem conduzidas e em áreas favorecidas quanto à distribuição de chuvas, como no Centro-Norte do MT, pode alcançar produtividades superiores a 4 t.ha^{-1} , enquanto que em nível experimental pode-se obter até 6 t.ha^{-1} , no entanto, a média nacional de produtividade do arroz de terras altas é de apenas $1,8 \text{ t.ha}^{-1}$ (PINHEIRO, 2003). Apesar dessa diferença de produtividade também poder ser atribuída às práticas culturais inadequadas, o principal fator limitante é a irregularidade na distribuição da precipitação pluvial, que ocasiona o surgimento de veranicos (CRUSCIOL et al., 1999).

Embora as regiões produtoras de arroz de terras altas apresentem grande variabilidade climática, o veranico é um fenômeno de frequente ocorrência na maioria delas. Esse fenômeno pode promover grandes decréscimos na produção de biomassa,

podendo causar até a perda total da lavoura (MACHADO; LAGÔA, 1994; STONE; PEREIRA, 1994; JODO, 1995; ARF et al., 2000; CRUSCIOL et al., 2003a,b).

Observa-se que, apesar do elevado potencial produtivo, os genótipos modernos de arroz de terras altas apresentam grandes reduções de produtividade quando submetidos a condições hídricas limitantes. Acredita-se que essas reduções de produtividade em decorrência dos veranicos possam estar relacionadas ao processo de melhoramento genético pelo qual esses materiais foram submetidos.

O propósito principal desses melhoramentos era o aumento de produtividade, de maneira que a avaliação e seleção dos materiais ocorreram sob condições hídricas favoráveis, contribuindo assim com a expressão do máximo potencial produtivo dos mesmos. Isso pode ter levado a seleção de materiais com maiores taxas de condutância estomática e consequentemente, maior fotossíntese foliar, como relatado por (JIANG et al., 2002; ZHANG; KOKUBUM, 2004; SASAKI; ISHII, 2004; KUSUMI et al., 2012). Assim, no caso das variedades cultivadas de arroz de terras altas modernas utilizadas no Brasil, parece provável que a baixa tolerância ao *deficit* hídrico também tenha sido selecionada.

A busca por cultivares de arroz mais adaptados à diferentes condições ambientais, por meio do melhoramento de plantas, é a estratégia mais promissora e eficiente para aliviar a insegurança alimentar causada pelas variações climáticas nas regiões produtoras (HEINEMANN et al., 2011).

No entanto, o processo de melhoramento e seleção dessas variedades cultivadas é complexo, pois a produtividade é o resultado de diversos processos fisiológicos envolvidos nos balanços de carbono e hídrico das culturas (TURNER; BEGG, 1981).

Algumas investigações da fisiologia vegetal têm sido criticadas por não desempenharem papel prático na melhoria da produtividade das culturas. Essas críticas devem-se principalmente à falta de coordenação com programas de melhoramento relevantes (EL-SHARKAWY, 2006), à incapacidade de traduzir os resultados de suas investigações em ganhos de produtividade em campo e à falta de técnicas que possam ser aplicadas no melhoramento de plantas.

No entanto, as chances de sucesso de um programa de melhoramento são aumentadas se as respostas fisiológicas das plantas às variações dos fatores ambientais são conhecidas (YOSHIDA, 1975; GUPTA; O' TOOLE, 1986), fornecendo assim, suporte aos melhoristas na identificação de características fisiológicas que permitam

melhor adaptação das plantas às condições de campo (CABUSLAY; ITO; ALEJAR, 2002).

A deficiência hídrica afeta diversos processos fisiológicos, dentre os quais, os relacionados com as trocas gasosas (CO_2 e H_2O), que influenciam diretamente a produção biológica das culturas (MACHADO et al., 1996).

De maneira geral, quando as plantas encontram-se submetidas às condições de alta demanda evapotranspirativa e baixa disponibilidade hídrica, tornam-se dependentes da habilidade de abertura e fechamento do estômato para controlar a perda de água ao mesmo tempo em que capturam o CO_2 para manter seu crescimento. Esse mecanismo de controle é conhecido como ajustamento estomático foliar, e representa a variação da taxa de difusão dos gases de H_2O e CO_2 através do poro estomático, podendo ser utilizado como indicador da deficiência hídrica (Mc DERMIT, 1990).

Modificações do ajustamento estomático foliar promovem alterações nas relações de trocas gasosas das plantas, ocasionando mudanças na eficiência de uso da água (*EUA*), que tem sido um índice fisiológico muito adotado no direcionamento dos programas de melhoramento que visam à obtenção de cultivares mais tolerantes à seca. Isso se deve principalmente a ideia de que a *EUA* esteja associada à resistência à seca e elevada produtividade sob estresse hídrico. No entanto, cultivares com maior *EUA* não resultam obrigatoriamente em maiores produtividades sob condições de *deficit* hídrico.

A priorização da seleção de plantas com maior *EUA* nos processos de melhoramento genético pode levar, muito provavelmente, às reduções de produtividade (BLUM, 2009). Um bom exemplo são algumas variedades cultivadas tradicionais de arroz de terras altas produzidas nas regiões de cerrados até 1980, que apesar de serem mais tolerantes à seca e possuir elevada *EUA*, apresentavam produtividades inferiores às das variedades cultivadas modernas (CERQUEIRA, 2009).

Portanto, quando se trata da obtenção de cultivares mais tolerantes ao *deficit* hídrico, deve-se priorizar a obtenção de mecanismos que permitam as plantas não só sobreviver ao período de seca, mas manter níveis desejáveis de produtividade ao final do cultivo (FUKAI; COOPER, 1995; TERRA, 2008).

De acordo com Yoshida (1975) e Murchie et al., (1999) muito do carbono armazenado nos grãos de arroz durante seu enchimento, originam-se a partir da assimilação de CO_2 da folha bandeira. Dingkuhn et al., (1989) resalta que fatores que

venham a reduzir a taxa de assimilação de CO₂ da folha bandeira durante esse período podem limitar potencialmente o rendimento de grãos da cultura.

Outras alterações em índices fisiológicos relacionados às trocas gasosas têm sido sugeridas como indicadores de tolerância à seca em plantas (NI; PALLARDY, 1991). Dingkuhn et al. (1989), Lafite et al. (2006) e Centrito et al. (2009) relatam diferenças entre genótipos de arroz quanto ao ajuste estomático em resposta ao decréscimo da disponibilidade hídrica.

Variações genotípicas das taxas de condutância estomática foliar, assimilação de CO₂, concentração interna de CO₂, transpiração e atividade do metabolismo fotossintético do arroz, têm sido relatadas na literatura (YOSHIDA, 1975; DINGKUHN, 1991; JODO, 1995; HIRAYAMA; WADA; NEMOTO, 2006; CENTRITO et al., 2009; ADACHI et al., 2011; KUSUMI et al., 2012; GU et al., 2012). Essa variabilidade genética pode ser utilizada pelos programas de melhoramento que visam à obtenção de variedades cultivadas mais adaptadas às condições de deficiência hídrica (MACHADO et al., 1996).

Uma boa estratégia para a consecução deste objetivo é a avaliação e identificação de possíveis variações fisiológicas existentes entre os genótipos desenvolvidos por programas de melhoramento (RANGEL; GUIMARÃES; RABELO, 2011; RABELO et al., 2006) e as variedades tradicionais ou crioulas cultivados por agricultores de pequenas comunidades rurais (ADORIAN, 2010; AREIAS et al., 2006; TERRA, 2008), buscando assim características fisiológicas desejáveis que permitam melhor rendimento do arroz de terras altas sob condições de *deficit* hídrico.

Dessa maneira, a avaliação e comparação de genótipos tradicionais e modernos de arroz de terras altas pode auxiliar na identificação de respostas fisiológicas que estejam associadas à taxa de assimilação de CO₂ sob condições de *deficit* hídrico, ampliando assim as chances de sucesso de programas de melhoramento.

Diante do exposto, foram levantadas as seguintes hipóteses: (i) os genótipos modernos de arroz de terras altas modernos apresentam maiores taxas de condutância estomática e assimilação de CO₂ em relação aos genótipos tradicionais em condições de boa disponibilidade hídrica; (ii) os genótipos tradicionais de arroz de terras altas apresentam menores variações nas taxas de condutância estomática e assimilação de CO₂ em relação aos genótipos modernos quando submetidos às condições hídricas contrastantes; e (iii) a determinação e quantificação das variáveis fisiológicas em diferentes genótipos de arroz pode auxiliar na identificação de respostas que melhor se

correlacionem com a taxa de assimilação de CO₂ da folha bandeira sob condições de *deficit* hídrico.

Este trabalho tem por objetivo avaliar e comparar variáveis fisiológicas (taxa de assimilação líquida de CO₂, condutância estomática foliar, concentração interna de CO₂, taxa de transpiração, eficiência do uso da água, conteúdo hídrico foliar, atividade metabólica e limitação estomática e metabólica à assimilação) de diferentes genótipos de arroz submetidos a duas condições de disponibilidade hídrica do solo.

2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 Importância econômica e social da cultura do arroz

O arroz (*Oryza sativa* L.) é considerado o alimento mais importante para a segurança alimentar do mundo, pois além de fornecer um excelente balanceamento nutricional é uma cultura extremamente rústica, o que faz dela a espécie de maior potencial de aumento de produção para o combate da fome no mundo (BARATA, 2005).

O arroz é o alimento básico da dieta da maior parte da população mundial, e o mais importante na maioria dos países subdesenvolvidos e/ou em desenvolvimento, sendo que a sua cadeia produtiva é capaz de influenciar diretamente na renda, saúde, meio ambiente e no bem estar social dessas populações (LUZZARDI et al., 2005). O arroz é o terceiro cereal mais produzido no mundo, atrás apenas do trigo e do milho, constituindo o alimento básico de aproximadamente 2,4 bilhões de pessoas no planeta (USDA, 2005).

A área plantada de arroz no mundo é de 156.688 milhões de hectares, com uma produção de 650,2 milhões de toneladas (ARROZ BRASILEIRO, 2009b).

“Nenhuma outra atividade econômica alimenta tantas pessoas, sustenta tantas famílias, é tão crucial para o desenvolvimento de tantas nações e apresenta maior impacto sobre o nosso meio ambiente. A produção de arroz alimenta quase a metade do planeta todos os dias, fornece a maior parte da renda para milhões de habitações rurais pobres, pode derrubar governos e cobre 11% da terra agricultável do planeta” (CANTRELL, 2002).

No Brasil, o arroz assume papel de destaque por constituir fonte importante de calorias e de proteínas na dieta alimentar da população (FORNASIERI FILHO; FORNASIERI, 2006). O Brasil está entre os dez principais produtores mundiais de arroz (EMBRAPA, 2005a,b,c), respondendo por aproximadamente, 1,8% da produção mundial e 52% da América do Sul (AZAMBUJA et al., 2004). Apesar de grande produtor o Brasil também se encontra entre os dez maiores importadores, absorvendo

cerca de 5% do volume das exportações mundiais, com um consumo médio entre 74 a 76 kg por habitante ano, tomando-se por base o grão em casca (EMBRAPA, 2005a,b,c).

A lavoura orizícola tem grande importância econômica para o Brasil. O setor arrozeiro destaca-se como o terceiro maior em produção de grãos, atrás apenas da soja e do milho. No ano de 2000, a produção nacional de arroz gerou uma receita de R\$ 3,34 bilhões, que representou 6,7% do valor bruto da produção agrícola nacional (R\$49,75 bilhões), ficando atrás da soja, cana-de-açúcar, milho e café respectivamente (EMBRAPA, 2005a,b,c).

Nesse contexto, a rizicultura ocupa uma posição de destaque no agronegócio brasileiro (FERREIRA; VILAR, 2003). Para se ter uma ideia de sua importância, segundo dados de (ARROZ e PECUÁRIA, 2009), somente no Rio Grande do Sul, entre o período de 1999 a 2002, o setor orizícola movimentou a economia de 133 municípios, mobilizou 18 mil produtores, 300 indústrias, gerando 190 mil empregos diretos e 30 mil indiretos, representou 3% do PIB total do Estado, contribuindo com 20% do ICMS arrecadado nesse período.

Em escala nacional, no período de 2002 a 2006, a produção de arroz correspondeu, em média, a 6,25% da renda agrícola total, e em 2006, movimentou R\$ 4,3 bilhões em receita bruta, mobilizando cerca de 93.000 agricultores em todo o país (COSTA, 2008).

O crescimento acelerado da população mundial está aumentando a demanda do produto em proporções não compatíveis com o crescimento da produção, ou seja, a produção mundial de arroz não vem acompanhando o crescimento do consumo. Nos últimos anos, a produção mundial aumentou 1,09% ao ano, enquanto a população cresceu 1,32% e o consumo 1,27%, havendo grande preocupação em relação à estabilização da produção mundial (SANTOS; RABELO, 2004).

No Brasil vem ocorrendo processo semelhante, o consumo vem aumentando de forma superior ao aumento da demanda. O consumo brasileiro no ano agrícola de 2009/2010 foi de aproximadamente 12,5 mil toneladas (PLANETA ARROZ, 2010), enquanto que a safra foi de 11.661 mil toneladas (IBGE, 2011).

De acordo com os dados da Conab (2009), o Brasil deve importar anualmente mais de um milhão de toneladas de arroz. A lacuna entre a produção e o consumo anual de arroz deverá ser suprida, principalmente pelo Uruguai e Argentina, que exportam arroz para o Brasil desde a década de 90, responsáveis por cerca de 85 a 90% das importações deste cereal (EMBRAPA, 2005a,b,c).

A região Sul do Brasil (RS, SC e PR) é a principal produtora, cuja produção média representa cerca de 80% do total produzido no País. O Rio Grande do Sul é o maior produtor Nacional, respondendo por mais de 70% do arroz irrigado colhido no país (AZAMBUJA et al., 2004), e responsável por mais da metade da produção nacional do grão (EMBRAPA, 2005a,b,c).

No Rio Grande do Sul, a área cultivada com arroz nos últimos anos é de mais de um milhão de hectares e a produtividade média em torno de 6,11 t.ha⁻¹ (IRGA, 2008).

Na safra 2010-2011, o Estado do Rio Grande do Sul produziu 8,9 milhões de toneladas de arroz em casca, em uma área plantada de 1,3 milhões de hectares, sendo responsável por mais de 70% da produção nacional (IBGE, 2011).

2.2 Restrições ao cultivo do arroz irrigado no Rio Grande do Sul

Atualmente, devido às perspectivas de um possível desabastecimento de água potável em um futuro próximo, inúmeros apelos de setores organizados da sociedade têm ocorrido, exigindo um maior controle na gestão dos recursos hídricos nas atividades agrícolas. De acordo com Chaves e Oliveira (2004) aproximadamente 70% de toda a água potável do planeta, utilizada pelo homem, é destinada à irrigação e 40% dos alimentos são produzidos sob este sistema.

Atualmente, em muitos casos, não existe mais opção para ampliar ou até mesmo, continuar a prática da agricultura sob as condições atuais de irrigação (RDH, 2006a), principalmente considerando as questões relacionadas a impactos ambientais decorrentes do uso indiscriminado de defensivos agrícolas (KIJNE, 2006; LIU; LAFITTE; GUAN, 2004; RDH, 2006b).

Segundo dados de Ferreira (2004) em seu relatório: “O Estado Real das Águas no Brasil-2003-2004”, a contaminação das águas de rios, lagos e lagoas no Brasil aumentou cinco vezes nos últimos 10 anos. O relatório também menciona que a atividade agrícola é uma das que mais contribui para a contaminação dos recursos hídricos no estado do Rio Grande do Sul. A utilização de fertilizantes e defensivos nas lavouras de arroz irrigado desse Estado tem causado sérios impactos nos recursos hídricos, principalmente, considerando que a água utilizada na irrigação retorna aos mananciais sem nenhum tipo de tratamento. A orizicultura é uma fonte potencial de poluição e também de redução da disponibilidade hídrica no Estado do Rio Grande do Sul (ANA, 2009).

Tornam-se cada dia mais evidente as imposições de barreiras ao uso da água nos sistemas de cultivo irrigado nas mais diversas localidades do planeta. A utilização dos recursos hídricos nas atividades agrícolas, localizados em regiões com considerável densidade demográfica e/ou próximos aos centros urbanos, está sofrendo reduções. Na Ásia, onde tradicionalmente o arroz é cultivado sob sistema de várzeas irrigadas (inundado), o aumento da população e a crescente urbanização têm gerado significativa redução da disponibilidade de água para irrigação (LAFITTE et al., 2006).

No Estado do Rio Grande do Sul existem problemas graves em relação à disponibilidade de água em algumas bacias hidrográficas, o que tem acarretado um processo de valorização dos recursos hídricos, mobilizando vários dos agentes envolvidos neste processo, levando a criação dos comitês das bacias hidrográficas, que são os responsáveis pelo gerenciamento dos recursos hídricos (ZAFARONI; TAVARES, 2009).

Atualmente, surge a necessidade de se priorizar a utilização da água para fins mais importantes, como o abastecimento dos centros urbanos, gerando uma redução gradativa da água disponível para a irrigação. Em virtude da grande necessidade e da baixa eficiência da irrigação nos sistemas por inundação, a disponibilidade de água para o cultivo do arroz tem sido fator limitante para sua expansão (TOESCHER et al., 1997).

A produção de arroz em várzeas requer, aproximadamente, 2000 litros de água para cada kg de grãos em casca produzido, situando-se entre as culturas mais exigentes em termos de consumo de recursos hídricos (EMBRAPA, 2005a,b,c).

A área cultivada com arroz no Rio Grande do Sul é de aproximadamente 950.000 hectares, consumindo cerca de 15 bilhões de m³ de água por safra (IRGA, 2008). Somente na bacia hidrográfica do sistema Mirim-Mangueira, o cultivo do arroz irrigado é responsável por 99,8% do consumo da disponibilidade hídrica local (ANA, 2009).

Outro importante fator a ser considerado é o risco de desabastecimento do cereal caso ocorram fatores climáticos adversos a uma produtividade satisfatória na região, uma vez que a região é responsável por mais da metade da produção do grão. Nos últimos anos, o surgimento dos fenômenos *El Niño* e o *La Niña*, juntamente com indícios de prováveis mudanças climáticas no planeta, evidencia a necessidade de se expandir o cultivo do grão em outras regiões do país, descentralizando a produção, diminuindo os riscos de um possível desabastecimento. A produção agrícola mundial deve cair mesmo com um pequeno incremento de 1°C ou 2°C na temperatura média

anual, e com variações de até 5°C a produção de arroz e trigo poderia cair à metade em alguns países (FIORAVANTE, 2008).

Uma alternativa viável para se diminuir os riscos de desabastecimento do cereal é a expansão do cultivo de arroz para as Regiões Centro-Oeste, Norte e Nordeste do Brasil, onde o arroz é produzido no sistema de terras altas.

“Vale ressaltar que o Brasil detém vantagem comparativa em relação aos outros países produtores de arroz, por ser o único em que o ecossistema de terras altas apresenta a mesma importância que o irrigado, permitindo ajustar melhor a área cultivada às alterações de demanda do produto” (PINHEIRO, 2002).

2.3 O arroz de terras altas

No ecossistema de terras altas, o arroz é cultivado sem ou com irrigação por aspersão, enquanto no ecossistema de várzea, o cultivo ocorre com ou sem irrigação por inundação. Portanto, a denominação de arroz de terras altas deve-se basicamente ao fato de que nesse sistema de produção o cultivo não ocorre em solos hidromórficos (várzeas irrigadas), e não se utiliza de irrigação por inundação e/ou subirrigação (controlada ou não), comumente utilizada no sistema de várzeas irrigadas. Ao contrário do sistema de várzeas irrigadas, o arroz de terras altas é cultivado em solos de boa drenagem, topografia suave ondulada a moderada, que permite mecanização, sob condições climáticas favoráveis, como temperatura e pluviosidade e podendo ou não lançar mão da utilização de sistemas de irrigação suplementar, como pivô central, autopropelido e canhões de aspersão (ALVAREZ et al., 2006).

A cultura do arroz de terras altas apresenta algumas vantagens quanto ao cultivo quando comparada ao arroz irrigado. A produção do arroz de terras altas é uma alternativa mais rentável e eficiente que o cultivo do arroz de várzeas irrigadas (SPOHR, 2003). Esse sistema de produção apresenta melhor rentabilidade por ser menos exigente em insumos e nível tecnológico, tolerante a solos ácidos, apresentar menores custos de cultivo e maior eficiência de uso da água (PINHEIRO, 2003).

Devido a essas características, o arroz de sequeiro teve um destacado papel como cultura pioneira durante o processo de ocupação agrícola dos cerrados na região central do país, tendo seu pico no período de 1975 a 1985, onde que a cultura chegou a ocupar uma área superior a 4,5 milhões de hectares (PINHEIRO, 2003).

O sistema de exploração utilizado no período de ocupação dos cerrados caracterizava-se pelo baixo custo de produção, devido à baixa adoção das práticas recomendadas, incluindo semeaduras tardias. A significativa ocorrência de veranicos fazia com que a produtividade média da cultura fosse muito baixa, ao redor de 1 t.ha^{-1} (PINHEIRO, 2003).

A baixa tecnologia normalmente utilizada no sistema de produção de terras altas, aliada à deficiência hídrica e alta demanda por água (evapotranspiração) da cultura durante o ciclo de cultivo, reduzem a produtividade e podem causar até a perda total da lavoura (ARF et al., 2000). Esses períodos de estiagem durante o ciclo da cultura causam decréscimo na produção de massa de matéria seca total e na produtividade de grãos (STONE; PEREIRA, 1994; CRUSCIOL et al., 2003a,b).

A baixa produtividade ocasionada pelos veranicos, à dificuldade na abertura de novas áreas, o avanço da pecuária e o maior interesse pelo cultivo de outros grãos, acabaram por levar a uma diminuição da área plantada do arroz de terras altas na região central do país nas últimas duas décadas. Apesar da expressiva redução da área cultivada (cerca de 50%), que hoje perfaz apenas 2,2 milhões de hectares, a produção manteve-se nos mesmos níveis das décadas de 70 e 80, devido às melhorias de práticas culturais adotadas que refletiu no aumento da produtividade para 2 t.ha^{-1} (PINHEIRO, 2003).

Esse aumento da produtividade média é bastante animador; contudo, ainda está muito aquém do que é possível obter no sistema de terras altas. Em lavouras bem conduzidas, em áreas favorecidas quanto à distribuição de chuvas, como no Centro-Norte do MT, pode-se alcançar mais de 4 t.ha^{-1} , enquanto que em nível experimental, tem-se obtido até 6 t.ha^{-1} (PINHEIRO, 2003).

A abertura de novas fronteiras agrícolas continua sendo uma importante atribuição dada ao arroz de terras altas, que normalmente antecede a implantação de pastagens e grandes lavouras como soja e milho na região Centro-Oeste e Norte do país (CEPEA, 2002). Entretanto, nos últimos anos a abertura de novas áreas agrícolas nos cerrados vem sofrendo sérias restrições, devido principalmente ao não enquadramento de muitas propriedades rurais nas exigências dos órgãos ambientais para a liberação das licenças de desmatamentos das vegetações nativas.

Essas restrições acabaram forçando os produtores de arroz a aperfeiçoarem o sistema de produção de terras altas, onde o arroz começou a tomar lugar de destaque e importância dentro dos sistemas de produção de soja, milho e integração lavoura-

pecuária, passando a ser cultura de cultivo contínuo, safrinha e de rotação. Os números apontam para a expansão da produção de arroz de terras altas no Brasil, devido à profissionalização do setor e ao desenvolvimento de tecnologias agrícolas apropriadas (MORAIS et al., 2005).

Atualmente tem ocorrido tendência contrária à ocorrida anteriormente, onde a utilização do arroz como componente de sistemas agrícolas vem ocorrendo de forma gradual, e especialmente nas regiões Centro-Oeste e Norte do país (REIS et al., 2008).

Atualmente cerca de 60% das áreas ocupadas com a orizicultura, no Brasil, localizam-se em terras altas (CRUSCIOL; SORATO; ARF, 2007). Na zona tropical brasileira, o cultivo de arroz de terras altas predomina em relação ao irrigado (MORAIS et al., 2005).

Além da boa produtividade nessas novas condições de cultivo, o arroz de terras altas também promove o melhor desempenho de outras culturas, como a soja e o milho, quando utilizado em rotação e/ou sucessão. Torna-se evidente a grande demanda atual para o uso do arroz de terras altas em plantio direto, sobretudo em regiões favorecidas com boa distribuição da precipitação pluvial ou sob pivô central, com perspectivas de altas produtividades tendo em vista a grande área usada atualmente com plantio direto de milho e soja, onde o arroz se apresenta como uma alternativa de rotação (REIS et al., 2008).

Atualmente, tem-se observado o aumento do plantio em áreas comerciais, a melhoria da qualidade do grão e a consequente redução das diferenças entre o arroz irrigado e o de terras altas, assim como o incremento da produtividade deste, decorrente do desenvolvimento de novas variedades cultivadas (CEPEA, 2002).

Após longo período de declínio da produção de arroz de terras altas no Brasil, novos horizontes estão surgindo com o desenvolvimento de novas variedades cultivadas de arroz adaptadas ao cultivo em terras altas (SOARES et al., 2001).

2.4 Deficiência hídrica

Em qualquer lugar onde as plantas cresçam e se desenvolvam, estão sujeitas à condições de múltiplas adversidades, conhecidas como estresse, que é um termo que pode ser definido como “desvio das condições ótimas para o seu crescimento, desenvolvimento e sobrevivência” (LARCHER, 2006).

As diversas condições ambientais desfavoráveis ao bom desenvolvimento do arroz, dentre elas o *deficit* hídrico, causam perdas de produtividade em todos os continentes (HUANG; XIAO; XIONG, 2007; FISCHER et al., 2003).

A deficiência hídrica é um dos principais fatores de estresse ambiental que influenciam o crescimento das plantas e limitam a produtividade em áreas cultivadas (RABELLO et al., 2006; PIMENTEL, 2004; FLEXAS et al., 2006).

O *deficit* hídrico severo pode reduzir drasticamente o crescimento e o desenvolvimento da planta de arroz, causando grandes perdas de produtividade (TERRA, 2008, ARF et al., 2000), sendo considerado o maior fator limitante para a produção de arroz de terras altas, principalmente onde a disponibilidade de água depende das chuvas (RANGEL, 2008).

O estresse causado pela deficiência hídrica tem efeito em diversos processos bioquímicos, fisiológicos e morfológicos nas plantas (RANGEL, 2008). Sob condições de estresse ambiental, as plantas podem iniciar diversas mudanças moleculares, celulares e fisiológicas para responder e adaptar-se à tais condições (NOGUEIRA et al., 1998; LARCHER, 2006).

A adaptação de plantas às variações ambientais, ou situações ambientais subótimas, envolve a utilização de diversos mecanismos de respostas a estresses múltiplos, que interagem de forma direta e indireta (TERRA, 2008). O estresse hídrico, comum no ecossistema de cerrados é resultado das constantes interações no sistema: “solo-planta-atmosfera” (TUONG; BOUMAN, 2003).

Essas interações induzem o surgimento de modificações morfológicas, fisiológicas e bioquímicas nas plantas que se encontram sob condições estressantes (EMBRAPA, 2005).

As respostas morfológicas, fisiológicas e moleculares das plantas submetidas ao estresse hídrico podem ser complexas, dependendo do genótipo, do estágio de desenvolvimento da planta, além da duração, severidade e natureza do estresse (TERRA, 2008).

Assim, torna-se de grande importância a identificação e a caracterização de genótipos, bem como estudos sobre a interação e sobreposição de mecanismos, tanto do ponto de vista fisiológico quanto bioquímico e molecular (LARCHER, 2006).

A elucidação destes mecanismos facilitará, por certo, o processo de geração de novos materiais genéticos, além de contribuir para o desenvolvimento de técnicas de

seleção capazes de reduzir o tempo e o trabalho para avaliação de fontes genéticas de tolerância a estresses abióticos de seca (TERRA, 2008).

De acordo com Chaves e Oliveira (2004), a sustentabilidade em sistemas de produção de arroz fundamenta-se basicamente na busca por alternativas biológicas ou biotecnológicas, as quais possibilitem a obtenção de indivíduos que apresentem melhor eficiência no uso dos recursos naturais. O conhecimento dos mecanismos genéticos envolvidos nas respostas ao estresse hídrico é importante, pois permite a identificação dos genes expressos nessas condições e a manipulação dessas informações para a obtenção de cultivares mais tolerantes às condições de *deficit* hídrico.

A elucidação dos mecanismos e interações adaptativas das plantas de arroz ao estresse hídrico é de fundamental importância no mapeamento das expressões gênicas, sobretudo na manipulação destas informações para obtenção de indivíduos tolerantes à seca (RANGEL, 2008).

A busca pela caracterização relacionada com tolerância à seca pode ser a via mais rápida para o melhor entendimento dos QTL (*Quantitative Trait Loci*) específicos presentes no genoma dos indivíduos superiores, contribuindo com o melhor entendimento de genes ou regiões genômicas relacionados com mecanismos de tolerância à seca (XU et al., 2005).

No entanto, quando se trata do desenvolvimento de cultivares tolerantes, é importante também ter em mente que as respostas genéticas que ocorrem nas células em resposta ao estresse hídrico se refletem em mudanças em alguns aspectos fisiológicos da planta e que esses aspectos também precisam ser entendidos (RANGEL, 2008).

As plantas tendem a diminuir a perda de água pelo fechamento parcial dos estômatos, o que evita a redução do potencial da água na planta (Ψ) em condições de *deficit* hídrico (MACHADO et al., 2009).

A deficiência hídrica afeta vários processos fisiológicos, dentre os quais, os relacionados com as trocas gasosas (CO_2 e vapor de água) são especialmente sensíveis, afetando diretamente a produção biológica e/ou econômica (MACHADO et al., 1996).

De maneira geral, a alteração da resistência difusiva ao vapor de água e CO_2 , devido ao ajustamento estomático induzido pela variação da disponibilidade hídrica no arroz, pode promover variações nas taxas de transpiração e captura de CO_2 para o processo fotossintético, acarretando diminuição da fotossíntese foliar e aumento da fotorrespiração (SHINOZAKI; YAMAGUCHI-SHINOZAKI, 2007).

A diminuição da disponibilidade de água para a planta reduz a fixação de carbono devido a redução da abertura estomática, reduzindo assim o seu crescimento (CHAVES; OLIVEIRA, 2004).

Dentre tais processos que controlam o crescimento, é de destaque os que ocorrem ao nível da folha, relacionados à captura do carbono e a perda de água pela planta (LARCHER, 2006).

O crescimento e a produtividade de uma planta dependem diretamente do dióxido de carbono líquido fixado (ZELITCH, 1982). O fechamento estomático induz a uma menor absorção de CO₂, gerando efeitos negativos sobre a taxa fotossintética e, consequentemente, reflexos indesejáveis sobre o vigor e a altura da planta, fertilidade do grão de pólen e produtividade, dentre outros (BOTA; MEDRANO; FLEXAS, 2004).

Os efeitos deletérios da seca variam em consequência da sua intensidade, frequência e estágio de desenvolvimento das plantas, ou seja, os prejuízos causados pelo *deficit* hídrico dependem da demanda específica do arroz em cada estágio fenológico e da disponibilidade da água no solo (RANGEL, 2008).

Em trabalhos conduzidos sob condições controladas Stone et al. (1986) observaram que o estresse hídrico com duração de quatro dias, durante a fase reprodutiva, provocou redução de 60 a 87 % na produtividade. Nas fases iniciais do desenvolvimento, o estresse hídrico pode causar retardamento da floração, enquanto que na fase de diferenciação floral poderá aumentar o índice de esterilidade de espiguetas (WADE et al., 1999).

2.5 Mecanismo de tolerância à seca

O conceito de tolerância à seca é bastante amplo, mas está sempre relacionado à capacidade da planta de produzir mesmo sob condições de estresse hídrico em alguma fase do seu ciclo de desenvolvimento (PRICE TOMOS; VIRK, 2002). A planta pode utilizar mecanismos fisiológicos e/ou anatômicos para evitar o efeito do estresse hídrico ou para recuperar-se rapidamente deste efeito (ZHENG et al., 2000; PRICE; TOMOS; VIRK, 2002).

Esses mecanismos desencadeiam uma série de reações fisiológicas de tolerância à seca, relacionadas ao uso moderado da água pela redução da área foliar e controle da perda de água pelas folhas, além da habilidade das raízes em explorar camadas mais profundas do solo (NGUYEN; BABU; BLUM, 1997).

A caracterização do crescimento de raízes de variedades cultivadas de arroz mostraram que a variedade indiana semianã melhorada de terras altas “Bala” teve um desempenho muito bom sob condições de estresse hídrico, apesar de possuir um sistema radicular reduzido (PRICE; TOMOS; VIRK, 1997). Isso evidencia que os mecanismos relacionados ao controle da utilização da água pela parte aérea das plantas de arroz apresentam elevada efetividade no estabelecimento da tolerância ao estresse hídrico.

Dentre os mecanismos existentes de controle do uso da água da parte aérea das plantas de arroz, dois estão evidentemente relacionados com a tolerância à seca, um é o fechamento estomático e outro o enrolamento foliar, sendo que ambos atuam na redução da perda de água pela transpiração (DINGKUNH, 1999).

O enrolamento foliar também reduz a absorção de calor radiante e luz. Essas características também foram descritas por O'Toole e Cruz (1980) que encontrara relações similares entre o potencial hídrico foliar, o fechamento dos estômatos e o enrolamento das folhas em duas variedades diferentes de arroz.

No entanto, dos processos envolvidos na tolerância à seca, os relacionados às trocas gasosas (CO_2 e vapor de água) são especialmente sensíveis, afetando diretamente a produção biológica e/ou econômica, em função da época de sua ocorrência (HSIAO, 1972).

O controle estomático é uma importante propriedade fisiológica pela qual as plantas limitam a perda de água, ocasionando reduções na condutância estomática, diminuindo as trocas gasosas como forma de resposta a diversos fatores, incluindo o estresse hídrico (PAIVA et al., 2005).

O movimento estomático é o meio mais rápido que as plantas dispõem para ajustarem-se as variações ambientais que os órgãos fotossintéticos estão submetidos (PASSIOURA, 1982), respondendo rapidamente em resposta à alteração da umidade do ar ou do solo (TURNER; SCHUELZE; GOLLAN, 1985).

O decréscimo na disponibilidade de água no solo ocasiona queda no potencial da água nas folhas das plantas, levando à perda de turgescência e à redução da condutância estomática (SHALHEVET, 1983).

A redução da taxa de assimilação de CO_2 durante o estresse hídrico deve-se à redução na disponibilidade de CO_2 no interior da folha, causada pelo fechamento dos estômatos em resposta à redução da disponibilidade de água no solo (ROSA; DILLENBURG; FORSETH, 1991).

O aumento da resistência à difusão do gás CO₂ e vapor de água pode ocasionar a redução da taxa assimilação de CO₂. De acordo com Gholz et al. (1990), a disponibilidade de água afeta o crescimento das plantas, por controlar a abertura dos estômatos e, conseqüentemente, a produção de fitomassa. Esse aumento da resistência ao fluxo de CO₂ para o interior das folhas acaba afetando o acúmulo de fotoassimilados, podendo reduzir a produtividade (PAIVA et al.; 2005).

Dingkuhn et al. (1989) demonstraram que o fechamento estomático pode contribuir para uma maior *EUA* em arroz. Turner et al. (1986) mostraram que uma variedade de sequeiro (azucena) resistente à seca fecha seus estômatos sob valores de potencial hídrico menos negativos do que uma variedade de arroz irrigado (IR20) muitas vezes usada como padrão de susceptibilidade à seca em programas de melhoramento.

Garrity e O'Toole (1995) demonstraram a existência de diferenças significativas no resfriamento promovido pela transpiração entre variedades cultivadas de arroz por meio do uso de termometria infravermelho, e seus resultados sugerem diferenças no comportamento dos estômatos, independentemente do estado hídrico em que as plantas se encontravam.

Dingkuhn et al. (1991) observaram diferenças significativas quanto a *EUA* entre diferentes variedades cultivadas de arroz, mesmo quando as plantas se encontravam em solos levemente secos. Essas diferenças nas respostas fisiológicas de plantas de arroz quando submetidas à deficiência hídrica também foram observadas por (YOSHIDA, 1975; JODO, 1995).

Isso evidencia que as respostas ao *deficit* hídrico podem ser genótípicas, ou seja, podem variar entre os genótipos de arroz existentes. Sendo assim, esta variabilidade genética pode ser utilizada nos programas de melhoramento que se objetivem desenvolver variedades cultivadas mais adaptadas às condições de deficiência hídrica (MACHADO et al., 1996, RANGEL, 2008).

2.6 Estratégias para minimizar o efeito da deficiência hídrica no arroz de terras altas

Segundo Heinemann et al. (2011), uma estratégia promissora para minimizar os efeitos da seca sobre o crescimento e a produtividade do arroz de terras altas durante o período de produção seria a utilização de genótipos adaptados as diferentes condições ambientais existentes na região de produção do arroz de terras altas no cerrado.

A busca por variedades cultivadas de arroz melhor adaptadas à condição de estresse hídrico, por meio do melhoramento de plantas também tem sido reconhecida como a estratégia mais promissora e eficiente para aliviar a insegurança alimentar causada pela seca e/ou escassez de água (HUANG; XIAO; XIONG, 2007; ZOU et al., 2007).

De acordo com Wassmann et al. (2009), a identificação e a seleção de germoplasma de arroz com alta capacidade de produzir em ambientes limitados de água, tornaram-se características prioritárias para o melhoramento genético.

O lançamento de novas variedades cultivadas para plantio é o principal indicador da eficiência de um programa de melhoramento genético (RANGEL; GUIMARÃES; RABELO, 2011). No entanto, colocar em disponibilidade genótipos produtivos e com características de tolerância a estresses abióticos, especialmente quanto à deficiência hídrica, é um desafio contínuo para os programas de melhoramento, pois a seca é a maior fonte de instabilidade da produtividade de grãos em áreas sujeitas a tal condição (LAZAR; SALISBURY; WORRALL, 1995).

Para Nguyen et al. (1997), o maior desafio dos programas de melhoramento de arroz de terras altas é a promoção da estabilidade da produção sob condições de *deficit* hídrico.

Até o momento, pouco sucesso tem sido obtido na melhoria da resistência ao estresse, devido à maioria dos traços relativos à resistência ao estresse hídrico possuírem base genética complexa, controlada e influenciada pela expressão diferencial de uma rede de genes (SHINOZAKI; YAMAGUCHI-SHINOZAKI, 2007).

Apesar dos esforços realizados por pesquisadores de diferentes países, o desenvolvimento de variedades cultivadas de arroz de terras altas resistentes à seca ainda não tem sido bem sucedido. Isso se deve, basicamente, a grande diversidade de ambientes de cultivo desta cultura, das interações complexas entre genótipos e ambientes, da complexidade da base fisiológica para tolerância à seca e das dificuldades em se determinar os critérios apropriados para basear a criação de novos materiais (TERRA, 2008). Segundo o mesmo autor, o desenvolvimento de novos genótipos de arroz adaptados às condições edafoclimáticas estressantes não é tarefa fácil, uma vez que a seleção de alguns caracteres de importância agrônômica pode influenciar em outros caracteres indesejáveis.

No entanto, Venuprasad et al. (2007), avaliando a eficácia de uma seleção de populações de arroz de terras altas para maior produtividade sob condições de seca, resultante de cruzamentos entre genótipos de arroz irrigado e de terras altas, concluíram que em uma população derivada de genitores altamente tolerante à seca ocorreram ganhos de produtividade.

Kumar et al. (2008) também verificaram que o uso de doadores altamente tolerantes à seca como parentes em cruzamentos com variedades altamente produtivas mas susceptíveis ao estresse hídrico resultou em uma elevada frequência de genótipos combinando alto potencial produtivo com boa tolerância ao estresse hídrico. Sendo assim, a escolha dos genitores é muito importante para a obtenção de materiais de arroz produtivos e tolerantes à seca (ADORIAN, 2010).

A principal estratégia utilizada para a consecução deste objetivo consiste na avaliação de variedades cultivadas já existentes e criadas por programas de melhoramento (RANGEL; GUIMARÃES; RABELO, 2011) e de variedades cultivadas tradicionais ou crioulas, utilizados por agricultores de pequenas comunidades rurais (ADORIAN, 2010; FONSECA et al., 2004; RABELO, 2008; TERRA, 2008). Dessa maneira, a avaliação e a identificação de materiais com elevada tolerância à seca entre os materiais de terras altas já existentes podem ampliar a chance de sucesso de programas de melhoramento genético na busca de materiais superiores para serem utilizados nos cruzamentos.

Portanto, a avaliação e a identificação de materiais mais tolerantes à seca, entre os materiais existentes disponíveis, são ferramentas importantes que pode potencializar a obtenção de novos genótipos de terras altas mais tolerantes e produtivos. Sendo assim, torna-se evidente da importância da avaliação de variedades cultivadas (RANGEL; GUIMARÃES; RABELO, 2011) e tradicionais na identificação de mecanismos de tolerância (AREIAS et al., 2006).

2.7 Melhoramento genético

O objetivo principal de um programa de melhoramento é a obtenção de variedades cultivadas mais produtivas e que contenham características específicas que possibilitem o seu cultivo, com sucesso, em determinados locais (RANGEL, 2008). O melhoramento genético é uma ferramenta muito importante para a obtenção de plantas mais tolerantes e mais produtivas sob condições restritivas, uma vez que os estresses abióticos podem reduzir significativamente a produtividade das lavouras e limitar os

locais onde espécies comercialmente importantes podem ser cultivadas (RABELO et al., 2006).

Para atingir este objetivo, o processo de melhoramento utiliza-se da recombinação genética e posteriormente da seleção dos materiais superiores entre todos os obtidos. Por meio do cruzamento entre dois genótipos que contenham as características específicas de interesse, os alelos dentro de todos os locos são recombinados e uma progênie contendo grande número de indivíduos apresentando variação entre si é obtida, permitindo assim que aqueles que apresentarem o melhor desempenho em relação às características desejadas sejam selecionados (Mc COUCH, 2004).

O melhoramento genético foi um dos principais responsáveis pelo aumento verificado na produtividade do arroz no Brasil até o início da década de 80. No entanto, a partir deste período os ganhos genéticos obtidos com a cultura foram pequenos, o que tem sido atribuído à baixa variabilidade existente entre as variedades cultivadas utilizadas no processo de cruzamentos (ABADIE et al., 2005).

A base genética das linhagens de um programa de melhoramento deve ser monitorada, pois linhagens aparentadas podem apresentar variabilidade restrita e alto fator de risco quanto à tolerância a estresses bióticos e abióticos (BRESEGHELLO; RANGEL; MORAIS, 1999).

Os programas de melhoramento geralmente utilizam as mesmas linhagens adaptadas como parentais nos processos de obtenção de novas variedades cultivadas, o que pode provocar um estreitamento da sua base genética, podendo diminuir os ganhos genéticos e torná-las susceptíveis a estresses bióticos e abióticos (RANGEL, 2008).

O processo de domesticação das espécies cultivadas e a própria seleção exercida nos programas de melhoramento promoveram a redução da base genética das linhagens e variedades cultivadas modernas (GUR; ZAMIR, 2004).

Durante a domesticação uma forte pressão de seleção foi exercida sobre poucas características que eram consideradas importantes para o cultivo, como, por exemplo, maior aderência dos grãos à panícula, hábito de crescimento compacto, perda da inibição de germinação, entre outros, o que provocou uma grande perda de variabilidade de alelos e reduziu a base genética das populações subsequentes (TANKSLEY; Mc COUCH, 1997).

Contudo, o desenvolvimento de variedades cultivadas de arroz de terras altas mais tolerantes à seca ainda é uma das alternativas mais promissoras e de maiores chances de sucesso para o aumento da produtividade do arroz de terras altas sob condições de disponibilidade hídrica reduzida. Entretanto, esse é um processo trabalhoso e dependente, dentre outros fatores, da existência de variabilidade genética do arroz. A existência de variabilidade genética para as características de interesse aumenta as chances de serem encontrados genótipos superiores. Portanto, para que a seleção seja eficiente, a divergência entre os dois genótipos parentais deve ser a maior possível, aumentando assim as chances para que a recombinação seja maximizada (RANGEL, 2008).

Essa variabilidade genética pode ser utilizada nos programas de melhoramento que objetivam desenvolver variedades cultivadas mais adaptadas às condições de deficiência hídrica (MACHADO et al., 1996; RANGEL, 2008).

No desenvolvimento de variedades cultivadas, os melhoristas têm utilizado a variabilidade genética existente no germoplasma introduzido, naquele proveniente de expedições de coletas feitas em lavouras de pequenos agricultores do país e, principalmente, no germoplasma melhorado pelos programas internos de melhoramento genético (FONSECA et al., 2004).

Os diversos genótipos de arroz existentes apresentam diferenças significativas quanto a condutância estomática, eficiência do uso da água e outras respostas fisiológicas quando submetidos à deficiência hídrica (YOSHIDA, 1975; JODO, 1995; DINGKUHN et al., 1991; ZENG et al., 2007).

Ao analisarem características das trocas gasosas de 30 variedades crioulas de arroz de terras altas da região do Himalaia Central Indiano, Agnihotri et al. (2003) observaram a existência de grande variabilidade da taxa fotossintética, condutância estomática, *EUA* e uma série de parâmetros relacionados, concluindo ainda que, a elevada taxa fotossintética, condutância estomática e a *EUA* foram invariavelmente associados com as variedades de melhores produtividades.

Variedades tradicionais de arroz de terras altas, mesmo que apresentem baixa produtividade, não podem ser descartadas de um programa de melhoramento genético, pois podem possuir várias características desejáveis (ADORIAN, 2010).

Segundo Mc Couch (2004), a importância das variedades tradicionais (materiais utilizados durante longos períodos de tempo, geralmente por pequenos agricultores, e que passaram por um processo de seleção empírico) e das espécies silvestres como fonte

essencial de variabilidade para o melhoramento de plantas já é há muito tempo conhecida.

A diversidade de variedades tradicionais (*landraces*), crioulas e silvestres em arroz vem sendo estudada por diversos pesquisadores (CARGNIN et al., 2010; GUIMARÃES; STONE; NEVES, 2008).

Zeng et al. (2007) analisaram 692 acessos *landraces* por meio de descritores morfológicos e marcadores moleculares, concluindo que estes materiais possuem ampla diversidade genética com muitas características interessantes para uso em melhoramento genético.

Os genótipos tradicionais são resultado do processo de evolução dos primeiros genótipos que foram introduzidas pelos colonizadores. Esses genótipos devem conter o efeito de inúmeras oportunidades de variação genética, devido principalmente à misturas eventuais de sementes e cruzamentos naturais ocorridos (ADORIAN, 2010).

Evidencia-se assim a importância do uso de genótipos modernos lançados por programas de melhoramento (RANGEL, 2008), bem como de tradicionais cultivados em pequenas comunidades rurais, para a elucidação de mecanismos fisiológicos associados à tolerância à seca que possam ser utilizados nos programas de melhoramento (AREIAS et al., 2006).

3 MATERIAL E MÉTODOS

Para a determinação dos índices fisiológicos relacionados às trocas gasosas de diferentes genótipos de arroz de terras altas, um experimento foi instalado em casa de vegetação no Laboratório de Fisiologia de Plantas sob Condições de Estresse e Neurofisiologia de Plantas da Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” (ESALQ-USP). O experimento teve duração de sete meses, sendo conduzido entre o período de outubro de 2011 a maio de 2012.

3.1 Descrição geral do experimento

O experimento foi realizado na Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” ESALQ-USP, em Piracicaba (coordenadas geográficas: 22° 43’ 31’’ de latitude sul, 47° 38’ 57’’ de longitude oeste, e altitude de 547 metros).

Foram utilizados dez genótipos contrastantes de arroz, mantidos em vasos e submetidos a duas condições de disponibilidade hídrica do solo (manutenção da umidade do solo próximo à capacidade de campo e manutenção da umidade do solo equivalente a uma tensão de 40 kPa).

Os genótipos utilizados contrastavam quanto à duração do ciclo, número de perfilhos, potencial produtivo, tipo de grão, arquitetura de planta e tipo de cultivo (arroz de terras altas e irrigado).

Dentre os genótipos utilizados, três são caracterizados como pertencentes ao grupo moderno, dos quais, dois são destinados ao cultivo em terras altas (‘BRS-Primavera’ e ‘BRS-Curinga’) e um ao cultivo irrigado (‘BRS-Cirrad’). Os demais genótipos (sete) são todos caracterizados como pertencentes ao grupo tradicional (‘Três Meses Branco’, ‘Agulha Ligeiro’, ‘Batatais’, ‘Beira Campo’, ‘Bolinha’, ‘De Morro’ e ‘Douradão’), sendo ambos destinados ao cultivo em terras altas.

O experimento foi dividido em duas fases, sendo que a primeira fase foi conduzida dentro de casa vegetação e, a segunda fase foi conduzida dentro de câmara de crescimento (*fitotron*). A primeira fase compreendeu todo o desenvolvimento vegetativo das plantas (Figura 1C), e a segunda fase compreendeu a fase inicial do desenvolvimento reprodutivo. Após completarem a primeira fase, as plantas foram retiradas da casa de vegetação e colocadas dentro da câmara de crescimento.

A casa de vegetação apresentava cobertura plástica transparente com proteção UV (Figura 1A) e contava com dois sistemas de irrigação (microaspersão e nebulização)

independentes, instalados acima das bancadas onde as plantas eram mantidas (Figura 1B).

Figura 1 - (A) Vista externa da casa de vegetação utilizada na condução do experimento durante a primeira fase do experimento. (B) Sistemas de irrigação instalados acima dos vasos do experimento. (C) Vista das plantas atingindo o final do desenvolvimento vegetativo dentro da casa de vegetação. (D) Estação meteorológica portátil instalada dentro da casa de vegetação

3.2 Dados meteorológicos

Durante o período em que os vasos foram mantidos dentro da casa de vegetação, os dados climatológicos foram monitorados e coletados a cada 15 minutos, utilizando-se uma estação meteorológica portátil, instalada a 1,8 metros de altura do solo próxima as bancadas onde os vasos se localizavam (Figura 1D). Foram coletados os valores máximos, mínimos e médios da temperatura do ar, umidade relativa do ar e radiação solar global incidente sobre as plantas (Figura 2).

Figura 2 - Dados horários das variáveis meteorológicas: (A) Temperatura do ar (C° - máxima, mínima e média); (B) Umidade relativa do ar (%) - máxima, mínima e média) e (C) Radiação solar global incidente (kW. m⁻² - média)

3.3 Semeadura e transplante

A semeadura foi realizada em bandejas plásticas (0,5 x 0,35 x 0,1 m), preenchidas com 15 kg de areia lavada (Figura 3A). Foram semeadas aproximadamente 300 sementes de um mesmo genótipo por bandeja. As sementes foram distribuídas uniformemente sob o substrato e posteriormente cobertas com 3 kg de areia, perfazendo uma camada sobre as sementes de aproximadamente 2 cm.

Quando as plântulas apresentaram a segunda folha expandida, foi realizado o transplante de 3 mudas para os vasos definitivos (Figura 3B). Foram utilizados vasos com 4 litros de volume, que receberam 3,6 kg solo previamente homogeneizado e adubado. Quando as plantas apresentaram a quarta folha expandida, foi realizado o desbaste deixando-se apenas uma planta por vaso.

Figura 3 - (A) Bandejas contendo areia lavada após a semeadura; (B) Plântulas de arroz com a segunda folha expandida e vaso utilizado para o transplante

3.4 Manejo da irrigação

A irrigação foi conduzida de maneira diferenciada em cada uma das fases do experimento.

Da semeadura até a emergência das plântulas de arroz, a irrigação foi realizada diariamente, por meio da aplicação de quantidade de água suficiente para manter a umidade do substrato das caixas em torno de 60% da sua capacidade de retenção.

A capacidade de retenção de água do substrato foi determinada a partir de 10 amostras de (1 kg) da areia, que foram colocadas em funis contendo papel de filtro. Cada funil foi colocado sobre um recipiente volumétrico (béquer de 1000 ml) vazio. Em cada amostra foram adicionados 500 ml de água, e após ter cessado o escoamento o volume de água derramado no recipiente foi quantificado. Por meio de uma relação estabelecida entre a quantidade de água aplicada e escoada, determinou-se a quantidade referente a 60% da capacidade de retenção de água de cada amostra, de acordo com a equação:

$$C_r = (A - B).0,6 \quad (1)$$

em que C_r é o valor médio do conteúdo de água correspondente a 60 % da capacidade de retenção das amostras de solo; A é o volume de água aplicada sobre a amostra (500 mL) e B é o valor médio do volume de água coletada de cada amostra após o termino do escoamento.

Da emergência até as plântulas apresentarem a segunda folha expandida (fase de muda), foram realizadas irrigações diárias suficientes para manter o substrato saturado.

Quando as plântulas atingiram segunda folha expandida, foi realizado o transplante das mudas para os vasos. Os vasos foram colocados sobre bancadas de metal (2,5 x 1,0 x 0,85 m) dispostas embaixo dos bicos de micro aspersão (Figura 2B).

Do transplante até as plantas emitirem todas as folhas bandeiras expandidas, foram realizados diariamente, por meio do sistema de irrigação (micro aspersão e nebulização), seis turnos de irrigação com duração de vinte minutos cada, perfazendo uma aplicação diária total de aproximadamente 30 mm de lâmina de água. Essa quantidade de água foi suficiente para manter a umidade do solo nos vasos sempre próximo à capacidade de campo.

Conforme as plantas emitiam as folhas bandeiras expandidas, as mesmas eram transferidas para uma bancada na qual permaneciam durante um dia. Os vasos que receberiam o tratamento com menor disponibilidade hídrica não receberam irrigação e os vasos que receberiam o tratamento com maior disponibilidade foram irrigados normalmente. Durante esse período, os vasos que receberiam a menor disponibilidade hídrica, tiveram a tensão de água do solo monitorada utilizando-se um tensiômetro, instalado a 10 cm de profundidade (Figura 4A).

Cada vaso recebeu um tensiômetro, que foi introduzido no solo dos vasos por meio de um buraco feito com auxílio de um cano de metal de diâmetro menor em relação ao tensiômetro, de maneira a permitir um maior contato do tensiômetro com o solo e evitar o surgimento de uma interface ar-água entre a pedra porosa do tensiômetro e o solo (Figura 4B).

A tensão da água do solo foi monitorada a cada 30 minutos com auxílio de um tensímetro digital (*Bringer Pressure Gauge*) até atingir 40 ± 2 kPa (Figura 4C). Após a tensão ser atingida, os tensiômetros foram retirados e os vasos pesados em balança digital (Figura 4D).

Cada vaso recebeu uma etiqueta com o valor de seu respectivo peso. Após a pesagem e etiquetagem os vasos de ambos os tratamentos foram colocados dentro de uma câmara de crescimento (*Fitotron*: modelo E15, Conviron, Winnipeg, Canadá) (Figura 4E), sob condições climáticas controladas (fotoperíodo de 12 horas, das 06:00 às 18:00 h), intensidade luminosa de aproximadamente $500 \mu\text{mol} [\text{quanta}].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, umidade relativa do ar de $50\% \pm 3\%$, e temperatura do ar de $25^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$) (Figura 4F).

Figura 4 - (A) Vasos de plantas (com e sem tensiômetros) antes da entrada no fitotron; (B) Tensiômetro em vaso durante secagem do solo; (C) Monitoramento da tensão de água no vaso; (D) Pesagem dos vasos durante determinação da quantidade de água a ser reposta para manutenção da umidade do solo; (E) Plantas de arroz dentro do fitotron durante avaliações; (F) Condições climáticas controladas dentro do *fitotron*

Os vasos foram mantidos dentro do *fitotron* por um período de 8 dias, sendo que os 5 primeiros dias foram para a aclimação das plantas, e os 3 últimos para realização das avaliações. Durante esse período, os vasos com menor disponibilidade hídrica foram pesados 4 vezes ao dia, determinando-se a quantidade de água necessária para se reestabelecer seu peso ao valor especificado nas etiquetas. Os vasos com maior

disponibilidade também foram irrigados 4 vezes ao dia, no entanto, eram aplicadas quantidades de água suficientes para manter a umidade do solo próxima da capacidade de campo.

3.5 Manejo da adubação

Entre a semeadura e o transplante das mudas, foram aplicadas doses de 90 mL solução nutritiva a cada dois dias. A solução nutritiva utilizada continha as seguintes concentrações dos fertilizantes: 615 mg.L⁻¹ de (Ca(NO₃)₂); 208 mg.L⁻¹ de KNO₃; 179 mg.L⁻¹ de MKP; 176 mg de K₂SO₄; 444 mg.L⁻¹ de MgSO₄ e 50 mg.L⁻¹ de *Conmicros* como fonte de micronutrientes.

Entre o transplante e a emissão das folhas bandeiras, foram realizadas várias adubações, sendo uma no plantio e outras por cobertura a cada dois dias. A adubação de plantio foi realizada no solo dos vasos antes do transplante de acordo com a análise química (Tabela 1). Foram aplicadas as doses de 6 g e 3 g dos fertilizantes 4-14-8 e Yoorin Master por vaso, correspondendo às doses de 1250 e 600 kg.ha⁻¹, respectivamente.

A adubação de cobertura foi realizada a cada dois dias, onde foram aplicado doses de 90 ml da mesma solução nutritiva utilizada na adubação realizada entre a semeadura e o transplante das mudas.

Tabela 1 - Análise química do solo utilizado nos vasos

K	Ca	Mg	Al	H+Al	SB	CTC	pH	P	S	Cu	B	Fe	Mn	Zn	V	M.O.
mmol.c.dm ⁻³								mg.dm ⁻³							%	g.dm ⁻³
1,9	25	10	0	0	37,3	37,3	5,7	9	38	1,5	0,15	8	4,5	0,8	100	13

3.6 Delineamento experimental

O delineamento experimental utilizado foi blocos casualizados com quatro repetições e 20 tratamentos arranjados em um esquema fatorial 10 x 2 (10 genótipos e 2 condições de disponibilidade hídrica). Cada unidade experimental foi constituída por uma planta, realizando-se três leituras por planta. Os resultados obtidos foram submetidos à análise de variância (ANOVA) e as médias comparadas entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

3.7 Variáveis fisiológicas avaliadas

3.7.1 Condutância estomática foliar

Avaliada por meio da determinação da taxa instantânea de difusão do CO_2 (g_s , $\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) através do poro estomático. Foi realizada no terço central da folha bandeira do colmo principal aos 5 e 6 dias de aclimação dentro do *fitotron*.

As leituras foram realizadas entre 9:00 e 11:00 horas da manhã, com auxílio de um analisador de gases por infravermelho (*Infrared Gas Analyzer* - IRGA, modelo LI-6400 da Li-Cor, Lincoln, NE, USA.) (Figura 4E).

O equipamento foi regulado para utilizar concentrações de $400 \text{ mol}.\text{mol}^{-1} \text{ CO}_2$ no ar da referência utilizado na câmara de fotossíntese do IRGA. A densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (*DFFFA*) utilizada foi de $1000 \mu\text{mol} [\text{quanta}].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. O tempo mínimo de equilíbrio estabelecido para a realização das leituras foi de 5 minutos, quando o Coeficiente de Variação (CV) encontrava-se abaixo de 1% ($\text{CV} < 1\%$). As leituras foram repetidas três vezes.

3.7.2 Taxa de assimilação líquida de dióxido de carbono

Avaliada por meio da determinação instantânea da taxa de assimilação líquida de CO_2 (A , $\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) pela planta. Foi realizada com auxílio do IRGA seguindo as mesmas especificações utilizadas na determinação da condutância estomática foliar.

3.7.3 Concentração interna de dióxido de carbono

Avaliada por meio da determinação instantânea da concentração interna de CO_2 (C_i , $\mu\text{mol}.\text{mol}^{-1}$) dentro da câmara subestomática. Foi realizada com auxílio do IRGA seguindo as mesmas especificações utilizadas na determinação da condutância estomática foliar.

3.7.4 Transpiração

Avaliada por meio da determinação instantânea da taxa de difusão de vapor de água (transpiração - E , $\text{mol} [\text{H}_2\text{O}].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) da câmara subestomática para o ambiente externo. Foi realizada com auxílio do IRGA seguindo as mesmas especificações utilizadas na determinação da condutância estomática foliar.

3.7.5 Eficiência de uso da água

A Eficiência de uso da Água (*EUA*; $\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{mmol} [\text{H}_2\text{O}]$) foi determinada por meio da razão estabelecida entre as taxas instantâneas de assimilação líquida de CO_2 (*A*) e transpiração (*E*) obtidos pelo IRGA utilizando-se a seguinte equação:

$$EUA = \frac{A}{E} \quad (2)$$

em que *EUA* é a eficiência de uso da água intrínseca, *E* é a transpiração, e *A* é a assimilação líquida de CO_2 .

3.7.6 Conteúdo hídrico foliar relativo

Determinação do percentual de água existente no mesófilo foliar em relação à sua capacidade máxima de acúmulo e foi calculado por meio de uma relação estabelecida entre as massas de matéria fresca (*MMF*), túrgida (*MMT*) e seca (*MMS*) de três pedaços de tecido foliar (± 1 g) retirados do terço médio das folhas bandeiras avaliadas.

A *MMF* foi obtida por meio da pesagem de cada pedaço de tecido em balança digital analítica. Cada pedaço foi cortado e imediatamente pesado, de maneira a evitar desidratação do tecido. Após a pesagem, cada pedaço de tecido foi acondicionado em recipientes plásticos fechados contendo 100 mL de água deionizada, onde ficaram embebidos por um período de 24 horas no escuro dentro de geladeira à temperatura de 4°C.

Após esse período, cada pedaço de tecido foi pesado para a determinação da sua *MMT*, sendo então levados para secagem em estufa de secagem com circulação forçada de ar a uma temperatura de 65°C por um período de 72 horas para ser realizado a determinação de sua *MMS*. Os cálculos foram determinados de acordo com a seguinte equação:

$$CHF = \left[\frac{(MMF - MMS)}{(MMT - MMS)} \right] \cdot 100 \quad (3)$$

em que *CHF* é o conteúdo hídrico foliar relativo, *MMF* é o valor médio da massa de matéria fresca, *MMT* é o valor médio da massa de matéria túrgida e *MMS* é o valor médio da massa de matéria seca.

3.7.7 Curvas de respostas à alteração da concentração interna de dióxido de carbono

Correspondem à determinação instantânea das taxas de assimilação líquida de CO₂ (A) em respostas a variações da concentração interna de CO₂ (C_i). As avaliações foram realizadas com auxílio do IRGA aos 8 dias de aclimação dentro do *fitotron*. As leituras foram realizadas no terço central da folha bandeira do colmo principal. As avaliações ocorreram entre às 09:00 e 16:00 horas. As concentrações de externas de CO₂ utilizadas foram (400, 200, 100, 50, 100, 200, 300, 400, 600, 800 e 1000 µmol [CO₂].mol⁻¹) no ar da referência utilizado na câmara de fotossíntese do IRGA.

A densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA) utilizada foi de 1000 µmol [quanta].m⁻².s⁻¹. A primeira medida foi feita em 400 µmol [CO₂].mol⁻¹, diminuindo-se gradativamente a concentração de CO₂ até atingir a concentração mínima de 50 µmol [CO₂].mol⁻¹. A partir desse ponto retornou-se para a concentração inicial (400 µmol CO₂ mol⁻¹) e em seguida aumentou-se gradativamente até atingir a concentração final de 1000 µmol [CO₂].mol⁻¹. O controle gradativo das concentrações de CO₂ foi realizado utilizando-se um cilindro de 12 g de CO₂ instalado no *mixer* de gases do equipamento.

O tempo mínimo de equilíbrio estabelecido em cada ponto da curva foi de 5 minutos e as leituras eram realizadas quando coeficiente total de variação atingiu valores inferiores a 1% (CV < 1%). Os valores crescentes da curva obtidos entre as concentrações de 50 µmol [CO₂].mol⁻¹ e 1000 µmol [CO₂].mol⁻¹ foram submetidos ao aplicativo proposto por (SHARKEY, et al., 2007), onde a concentração interna (C_i) de CO₂ foi transformada em concentração cloroplastídica (C_c) de CO₂. Os valores gerados pelo aplicativo foram então ajustados às curvas de regressão sigmoidal gerada pelo programa Curve Expert 1.4.

$$y = \frac{(a \cdot b + c \cdot x^d)}{(b + x^d)} \quad (4)$$

em que a, b, c e d são os parâmetros ajustados.

A partir das curvas de regressão, foram estimadas as seguintes variáveis: (i) Taxa de assimilação líquida de CO₂ equivalente à uma concentração cloroplastídica (A/C_c) de 400 µmol [CO₂].mol⁻¹; (ii) Taxa de assimilação líquida de CO₂ equivalente à uma concentração externa (A/C_a) de 400 µmol [CO₂].mol⁻¹; (iii) Taxa de assimilação máxima (A_{max}) equivalente à uma concentração externa de 1000 µmol [CO₂].mol⁻¹;

(iv) Limitação estomática (L_s) à taxa de assimilação de CO_2 ; e (v) Limitação metabólica (L_m) à taxa de assimilação de CO_2 . A partir dos valores estimados foram realizadas comparações entre os genótipos.

3.7.8 Limitação estomática a taxa de assimilação de dióxido de carbono

A Limitação estomática a taxa de assimilação de CO_2 (L_s ; %) foi determinada por meio da seguinte equação:

$$L_s = \left[\left(\frac{AC_c - AC_a}{AC_a} \right) \right] \cdot 100 \quad (5)$$

em que L_s é o valor da limitação estomática, AC_c é o valor médio da taxa de assimilação de CO_2 equivalente a uma concentração cloroplastídica de $400 \mu\text{mol} [\text{CO}_2] \cdot \text{mol}^{-1}$, AC_a é o valor médio da taxa de assimilação de CO_2 equivalente a uma contração externa de $400 \mu\text{mol} [\text{CO}_2] \cdot \text{mol}^{-1}$. AC_c representa a taxa de assimilação de CO_2 onde não ocorre limitação estomática.

3.7.9 Limitação metabólica à taxa de assimilação de dióxido de carbono

A limitação metabólica à taxa de assimilação de CO_2 (L_m ; %) foi determinada de maneira semelhante à Limitação estomática, utilizando-se a mesma equação, porém com variáveis diferenciadas:

$$L_m = \left[\left(\frac{A - B}{A} \right) \right] \cdot 100 \quad (6)$$

em que L_m é o valor da limitação metabólica, A é o valor médio da taxa de assimilação de CO_2 de 3 plantas sem estresse, quando sua concentração cloroplastídica de CO_2 equivale a $400 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$. B é o valor médio da taxa de assimilação de 3 plantas com estresse, quando sua concentração cloroplastídica de CO_2 equivale a $400 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$.

3.7.10 Variáveis metabólicas

Foram determinadas a Velocidade máxima de carboxilação da Rubisco (V_{cmax}), Taxa máxima de regeneração da Rubisco afetada pelo transporte de elétrons (J_{max}) e Condutância mesofílica de CO_2 (g_m). Os valores foram estimados pelo aplicativo proposto por (SHARKEY et al., 2007) a partir dos valores obtidos nas curvas de respostas à alteração da concentração interna de dióxido de carbono.

3.7.11 Curvas de respostas à alteração da quantidade de luz

Correspondem à determinação instantânea das taxas de assimilação líquida de CO_2 (A), condutância estomática de CO_2 (g_s) e transpiração (E) em resposta a alteração da intensidade luminosa ($DFFFA$). As avaliações foram realizadas com auxílio do IRGA, aos 7 dias de aclimação dentro do *fitotron*. As leituras foram realizadas no terço central da folha bandeira do colmo principal. As avaliações ocorreram entre às 9:00 e 16:00 horas.

A concentração de CO_2 utilizada foi de $400 \mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{mol}^{-1}$. As leituras foram obtidas por meio da diminuição gradativa da radiação dentro da câmara de fotossíntese nas seguintes $DFFFA$: (1600; 1200; 800; 600; 400; 200; 100; 50 e $0 \mu\text{mol} [\text{quanta}].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$). O tempo mínimo de equilíbrio estabelecido em cada ponto da curva foi de 5 minutos e as leituras realizadas quando o coeficiente de variação atingia valor inferior a 1% ($\text{CV} < 1\%$).

Foram avaliadas duas plantas de cada genótipo, e os valores obtidos de cada genótipo foram agrupados de acordo com o tipo (moderno e tradicional), formando uma curva para cada grupo.

Os dados de cada grupo foram submetidos ao programa Curve Expert 1.4, onde os valores observados foram ajustados à curva de regressão exponencial de terceiro grau:

$$y = a(b - \exp(-c.x)) \quad (7)$$

em que a , b e c são os parâmetros ajustados. A partir das curvas geradas, foram realizadas comparações visuais entre os dois grupos.

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

O resumo da análise de variância das variáveis: taxa de assimilação de CO₂ (*A*), taxa de condutância estomática de CO₂ (*g_s*), concentração interna de CO₂ (*C_i*), taxa de transpiração (*E*), eficiência de uso da água (*EUA*) e conteúdo hídrico foliar (*CHF*) realizadas aos 5 e 6 dias após aclimação é apresentado na Tabela 2.

Tabela 2 - Resumo da análise da variância para as seguintes variáveis: Taxa de assimilação líquida de CO₂ (*A*; μmol [CO₂].m⁻².s⁻¹); Taxa de condutância estomática foliar de CO₂ (*g_s*; μmol [CO₂].m⁻².s⁻¹); Concentração interna de CO₂ (*C_i*; μmol [CO₂].mol⁻¹); Taxa de transpiração foliar (*E*; μmol [H₂O].m⁻².s⁻¹); Eficiência de uso da água (*EUA*, μmol [CO₂].mmol⁻¹ [H₂O]) e Conteúdo hídrico foliar relativo (*CHF*; %) dos genótipos de arroz em relação à condição hídrica

Causa da variação	GL	Quadrado médio					
		<i>A</i> ⁽¹⁾	<i>g_s</i> ⁽¹⁾	<i>C_i</i> ⁽¹⁾	<i>E</i> ⁽¹⁾	<i>EUA</i> ⁽¹⁾	<i>CHF</i> ⁽²⁾
Genótipo(G)	9	0,802**	0,015**	5,996**	0,542**	0,264**	0,001**
Condição Hídrica (E)	1	14,251**	0,209**	2,811**	4,619**	0,011 ^{ns}	0,056**
G x E	9	0,520**	0,023**	7,052**	0,512**	0,259**	0,001**
Resíduo	217	0,061	0,001	0,404	0,021	0,020	0,001
Média	-	10,67	0,20	272,80	3,47	3,22	90,03
CV _{exp} (%)	-	7,48	4,17	3,85	7,49	7,40	0,72

^{ns} valor não significativo ao nível de 5% de probabilidade de erro, pelo teste F. * e ** valor significativo ao nível de 5% e 1% de probabilidade de erro, respectivamente pelo teste F. ⁽¹⁾ dados transformados por $(n+0,5)^{0,5}$ e ⁽²⁾ dados transformados por Log₁₀ (*n*), respectivamente pelo teste de Hartley ao nível de 5% de probabilidade de erro. *n* = dado amostrado. GL = graus de liberdade, CV_{exp} = coeficiente de variação experimental

4.1 Taxa de assimilação de dióxido de carbono

Na condição de menor disponibilidade hídrica observa-se que os genótipos tradicionais ‘Douradão’ e ‘Batatais’ apresentaram os maiores valores em relação aos demais, no entanto, diferiram significativamente apenas do ‘Agulha Ligeiro’ e ‘BRS-Primavera’ (Tabela 3). Diferenças significativas da taxa de assimilação entre genótipos de arroz submetidos a condições hídricas limitantes também foram relatadas por (YOSHIDA, 1975; DINGKUHN et al., 1989; DINGKUHN, 1991; JODO, 1995; LAFITE et al., 2006; CENTRITTO et al., 2009). Embora constatadas diferenças, percebe-se que a variação entre os valores médios do ‘Douradão’ e ‘Batatais’ (superiores) e os valores médios do ‘Agulha Ligeiro’ e ‘BRS-Primavera’ (inferiores)

foram de apenas 28%. Os demais genótipos apresentaram valores de assimilação de CO₂ semelhantes (Tabela 3).

De maneira geral, pode-se constatar que, sob condições de disponibilidade hídrica reduzida, ambos os genótipos apresentaram comportamento fotossintético semelhante. Similaridade de respostas quanto à taxa de assimilação em genótipos de arroz contrastantes sob condições hídricas limitantes foram relatadas por (TURNER et al., 1986; MACHADO et al., 1996). Os valores de assimilação de CO₂ variaram entre 6,8~10 $\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Esses valores encontram-se dentro da variação observada por Centritto et al. (2009) ao avaliaram as trocas gasosas em 8 genótipos contrastantes de arroz (5 de terras altas e 3 de irrigado) submetidos à uma condição de *déficit* hídrico moderado e severo.

Tabela 3 - Valores médios da taxa de assimilação líquida de CO₂ (A; $\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) dos genótipos de arroz em relação à condição hídrica

Genótipo	Condição hídrica	
	40 kPa de tensão	Próximo à capacidade de campo
‘Três Meses Branco’	9,37±2,0 ABb	11,40±0,6 CDEa
‘Agulha Ligeiro’	7,57±0,2 BCb	11,80±2,7 CDEa
‘Batatais’	9,94±1,7 Ab	11,31±0,6 DEa
‘Beira Campo’	9,68±1,9 ABa	10,70±3,0 CDa
‘Bolinha’	9,25±2,1 ABb	11,40±0,6 CDEa
‘BRS-Cirrad’	9,70±1,1 ABb	16,88±2,1 Aa
‘BRS-Curinga’	9,79±2,2 ABb	14,28±1,0 ABa
‘De Morro’	8,21±0,8 ABCb	9,83±1,8 Ea
‘Douradão’	10,04±1,0 Ab	12,82±1,1 BCa
‘BRS-Primavera’	6,80±1,4 Cb	12,62±1,8 BCDA

Nas colunas, médias seguidas pela mesma letra maiúscula, e nas linhas, médias seguidas por mesma letra minúscula não diferem significativamente pelo teste de Tukey ao nível de 5% de probabilidade de erro

Na condição de maior disponibilidade hídrica o genótipo moderno ‘BRS-Cirrad’ apresentou valores superiores em relação aos demais. Os genótipos ‘BRS-Curinga’ e ‘BRS-Primavera’ também apresentaram elevadas taxas de assimilação em relação aos demais, exceto em relação ao Douradão. Os demais genótipos apresentaram valores semelhantes, não diferindo significativamente entre si (Tabela 3).

Observa-se que sob condições hídricas não limitantes, os genótipos modernos apresentam taxas fotossintéticas superiores aos tradicionais. De acordo com Yoshida

(1975) e Murchie et al. (1999) a maior parte do carbono armazenado nos grãos de arroz são originados na fase de enchimento de grão pela assimilação de CO₂ da folha bandeira. Tal fato ajuda a explicar porque as variedades cultivadas modernas, quando cultivados sob condições de boa disponibilidade hídrica, apresentam produtividades superiores aos tradicionais (CEPEA, 2002; PINHEIRO, 2003).

Os valores de assimilação de ambos os genótipos variaram aproximadamente de 9,83~16,88 $\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (Tabela 3). Esses valores encontram-se abaixo dos descritos para outros genótipos de arroz irrigado e de sequeiro avaliados sob condições hídricas não limitantes (TURNER et al., 1986; MACHADO; LAGÔA 1994; MACHADO et al., 1996; FALQUETO, 2007; MORADI; SMAIL, 2007). No entanto, Centrito et al. (2009) encontrou valores semelhantes ao avaliar o comportamento de 8 genótipos de arroz contrastantes (terras altas e irrigados) mantidos sob condições de boa disponibilidade hídrica.

Em genótipos de arroz de terras altas e irrigado cultivados no Brasil, Machado e Lagôa (1994) e Machado et al. (1996) encontraram valores de até 27 $\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. No entanto, embora essa inferioridade possa estar relacionada a variações genéticas, parece mais provável que fatores ambientais tenham sido determinantes nas taxas de assimilação inferiores em relação aos valores descritos por (MACHADO; LAGÔA, 1994; MACHADO et al., 1996). Uma possível causa para ocorrência desses menores valores, parece estar relacionada com as condições controladas de luz (400~500 $\mu\text{mol} [\text{quanta}].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) de temperatura (25°C) utilizadas dentro do *fitotron*. Lorençoni et al. (2010), ao avaliar o desempenho de simulações do crescimento e desenvolvimento de plantas de arroz do genótipo de terras altas ('BRS-Primavera') menciona que temperaturas na faixa de 28~32°C são ideais para o crescimento e desenvolvimento do arroz de terras altas. Machado e Lagoa (1994) e Machado et al., (1996) relatam que a intensidade luminosa necessária para atingir o ponto de saturação em arroz variaram entre 800~1200 $\mu\text{mol} [\text{quanta}].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Observa-se assim que tanto a temperatura quanto a intensidade de luz utilizadas neste experimento podem ter limitado os valores de assimilação de CO₂ em ambos os genótipos, o que poderia invalidar os valores obtidos, impossibilitando a comparação entre os mesmos.

No entanto, de acordo com Hubbart et al. (2007), parece provável que as variedades cultivadas modernas apresentam ampla adaptação a variações da disponibilidade de luz, podendo apresentar capacidade fotossintética superior aos

tradicionais mesmo sob diferentes condições de disponibilidade de luz. Evidências semelhantes também são descritas por Falqueto et al. (2007) que ao compararem a taxa fotossintética de dois genótipos de arroz irrigado com potenciais produtivos contrastantes (alto e baixo), perceberam que a diferença de produtividade entre os genótipos parece ter sido determinada em princípio por diferenças na eficiência com a qual a energia luminosa foi absorvida e convertida em carboidratos. Tal fato ajuda a explicar os maiores valores de assimilação apresentados pelos genótipos modernos em relação aos tradicionais, mesmo sob condições de baixas disponibilidade de luz.

Evidencia-se assim que, independente da intensidade de radiação, as maiores taxas de assimilação apresentadas pelos genótipos modernos ('BRS-Cirrad', 'BRS-Curinga' e 'BRS-Primavera') foram determinadas em princípio por sua maior capacidade fotossintética em relação aos demais. Outros estudos também tem considerado a melhoria da capacidade produtiva de uma variedade cultivada em consequência do aumento da taxa fotossintética (KURODA; KUMURA, 1990; JIANG et al., 2002; ZHANG; KOKUBUM, 2004).

De acordo com Sasaki e Ishii (2004), ao avaliarem 32 genótipos de arroz melhorados geneticamente entre os anos de 1882-1976 cultivados no Japão, observaram correlação significativamente positiva entre a taxa fotossintética e o ano de liberação da variedade cultivada, indicando que as variedades cultivadas modernas apresentam desempenho fotossintético superior as tradicionais.

Ao se comparar o mesmo genótipo sob as duas condições de disponibilidade hídrica observa-se que todos os genótipos apresentaram reduções da taxa de assimilação de CO₂, exceto para o 'Beira Campo' (Tabela 3). Reduções da assimilação de CO₂ sob diminuição da disponibilidade hídrica tem sido amplamente relatada em arroz por diversos autores (TURNER, et al., 1986, KONDO et al., 2000) e outras culturas (WONG; COWAN; FARQUHAR, 1979; TURNER; BEGG, 1981; FARQUHAR; SARKEY, 1982). Embora constatadas reduções significativas nos genótipos, percebe-se que os genótipos modernos apresentaram os maiores percentuais de redução da taxa de assimilação de CO₂ em relação aos tradicionais.

A redução média dos genótipos modernos foi de aproximadamente 40,8%, sendo muito superior a apresentada pelos tradicionais, que foi de apenas 18,8%. Percebe-se que, apesar das maiores taxas de assimilação sob condições de boa disponibilidade hídrica, os genótipos modernos apresentam elevadas reduções fotossintéticas quando submetidos à condições de menor disponibilidade hídrica. Esse comportamento indica a

maior susceptibilidade dos genótipos modernos ao *deficit* hídrico em relação aos demais. Levando-se em conta que a taxa fotossintética da folha bandeira é a principal determinante da produtividade em arroz (MURCHIE et al, 1999), e que os fatores que reduzem a taxa de fotossíntese da folha bandeira durante este período podem limitar a produção de grãos (DINGKUN et al., 1989), torna-se claro porque apesar do maior potencial produtivo, as variedades cultivadas modernas de arroz de terras altas podem apresentar elevados decréscimos de produtividade quando submetidas a condições de *deficit* hídrico (CRUSCIOL et al., 1999; ARF et al., 2000; CRUSCIOL et al., 2003a,b).

Esse comportamento parece estar relacionado com o processo de melhoramento pelo qual os genótipos modernos foram submetidos. O objetivo principal dos programas de melhoramento que deram origem aos genótipos modernos de arroz de terras altas atualmente utilizados foi a obtenção de materiais com elevado potencial produtivo, sendo realizados sob condições hídricas não limitantes, de maneira a favorecer a expressão de todo potencial produtivo dos genótipos avaliados. No entanto, em contrapartida, observa-se que os genótipos modernos apresentam elevadas reduções de produtividade sob condições hídricas limitantes, ou seja, são pouco tolerantes ao *deficit* hídrico.

No caso dos genótipos tradicionais, o processo de seleção empírico foi realizado baseando-se na escolha dos materiais mais adaptados as condições locais de cultivo. Levando-se em conta que os veranicos são fenômenos de ocorrência frequente em quase todas as regiões produtoras de arroz de terras altas, não é de se estranhar que os materiais tradicionalmente selecionados apresentem menor potencial produtivo mesmo sob condições de boa disponibilidade hídrica, e maior tolerância ao estresse hídrico (menores reduções de produtividade) quando submetidos a condições de *deficit* hídrico.

Contudo, essas são hipóteses que precisam de uma verificação mais aprofundada. Destaca-se que, entender como a fotossíntese foliar foi alterada pelo melhoramento genético pode auxiliar na busca de maneiras de melhorar o desempenho fotossintético da cultura sob condições de *deficit* hídrico.

4.2 Taxa de condutância estomática de dióxido de carbono

Na condição de menor disponibilidade hídrica, observa-se que o genótipo tradicional ‘Douradão’ apresentou a maior taxa de condutância estomática de CO₂ (g_s), diferindo significativamente do genótipo tradicional ‘Agulha Ligeiro’ e dos modernos ‘BRS-Primavera’ e ‘BRS-Cirrad’, que apresentaram os menores valores (Tabela 4).

Variações genotípicas da condutância estomática em arroz sob condições hídricas limitantes também são descritas por (DINGKUN et al., 1989; DINGKUN, 1991; LAFITE et al., 2006; CENTRITTO et al., 2009). Os demais genótipos apresentaram comportamento semelhante, não diferindo entre si (Tabela 4).

O maior valor do genótipo ‘Douradão’ está em conformidade com a taxa de assimilação, que também foi superior aos demais (Tabela 3). Tal comportamento demonstra a efetividade da condutância estomática sobre sua taxa de assimilação. Segundo Wong et al. (1979), as variações da taxa de assimilação sob condições de *deficit* hídrico são resultantes do ajustamento da condutância estomática induzido pelo estresse hídrico. Outros trabalhos tem demonstrado correlações positivas entre assimilação e condutância estomática de arroz sob condições de *deficit* hídrico (CHAVES, 1991; MACHADO; LAGÔA, 1994; MACHADO et al., 1996; CENTRITTO et al., 2009; HIRASAWA et al., 2010). Tal comportamento está em conformidade com a forte correlação positiva obtida entre a taxa de assimilação de CO₂ e a condutância estomática foliar de ambos os genótipos para as duas condições de disponibilidade hídrica (Figura 5).

O maior valor de condutância estomática apresentado pelo genótipo ‘Douradão’ evidencia sua maior tolerância ao estresse hídrico em relação aos demais. De acordo com Epamig, a variedade cultivada ‘Douradão’ apresenta elevada resistência à seca, sendo capaz de manter bons índices de produtividade em relação às demais variedades de arroz de terras altas cultivadas no mesmo período, mesmo sob condições de menor disponibilidade hídrica. Já nos genótipos modernos ‘BRS-Primavera’ e ‘BRS-Cirrad’, as menores condutâncias podem indicar a maior susceptibilidade ao *deficit* hídrico.

Os valores da condutância de ambos genótipos, variaram entre 0,09~0,2 $\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Esses valores se encontram abaixo dos descritos por (MACHADO; LAGÔA, 1994; MACHADO et., 1996; CENTRITTO et al., 2009). Tal fato pode estar relacionado as menores condições de luminosidade impostas dentro do *fitotron*, o que pode ter levado as plantas a fotoaclimação, acarretando reduções na condutância estomática e taxa de assimilação.

Hubbart et al. (2007) mencionam que plantas de arroz cultivados sob irradiâncias de 300 $\mu\text{mol} [\text{quanta}].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ apresentam menores taxas de fotossíntese máxima (A_{max}) em comparações a plantas cultivadas sob irradiância de

1500 $\mu\text{mol} [\text{quanta}].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Fotoaclimação em arroz tem sido descritas em condições de campo (MURCHIE et al., 2002) e de laboratório (MURCHIE et al., 2005).

Na condição de maior disponibilidade hídrica os genótipos modernos ‘BRS-Curinga’, ‘BRS-Cirrad’ e ‘BRS-Primavera’ apresentaram valores superiores aos demais, sendo que o ‘BRS-Curinga’ e o ‘BRS-Cirrad’ foram significativamente superiores aos tradicionais. Diferenças significativas de condutância estomática entre variedades de arroz mantidas sob condições hídricas não limitantes também são relatadas por (OHSUMI et al., 2007, 2008). Os genótipos tradicionais apresentaram valores semelhantes, não diferindo significativamente entre si (Tabela 4). As variações da condutância estomática observadas em todos os genótipos estão de acordo com a taxa de assimilação de CO_2 (Tabela 4).

Observa-se que a condutância estomática exerce forte efeito sobre a taxa de assimilação independente da condição de disponibilidade hídrica (Figura 5). Correlações positivas entre taxa de assimilação e condutância estomática sob condições hídricas não limitantes têm sido relatadas em arroz por (TURNER, et al., 1986, KONDO et al., 2004) e outras culturas (WONG; COWAN; FARQUHAR, 1979; TURNER; BEGG, 1981; FARQUHAR; SARKEY, 1982).

Tabela 4 - Valores médios da taxa de condutância estomática foliar de CO_2 (g_s ; $\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) dos genótipos de arroz em relação à condição hídrica

Genótipo	Condição hídrica	
	40 kPa de tensão	Próximo à capacidade de campo
‘Três Meses Branco’	0,14±0,04 ABCDb	0,26±0,05 CDa
‘Agulha Ligeiro’	0,12±0,01 BCDA	0,16±0,05 EFa
‘Batatais’	0,17±0,03 ABCa	0,17±0,02 EFa
‘Beira Campo’	0,17±0,02 ABCa	0,19±0,05 DEFa
‘Bolinha’	0,18±0,02 ABb	0,23±0,05 CDEa
‘BRS-Cirrad’	0,10±0,02 CDb	0,38±0,07 ABa
‘BRS-Curinga’	0,16±0,03 ABCb	0,41±0,10 Aa
‘De Morro’	0,15±0,01 ABCDa	0,14±0,02 Fa
‘Douradão’	0,20±0,05 Ab	0,27±0,12 CDa
‘BRS-Primavera’	0,09±0,01 Db	0,31±0,16 BCa

Nas colunas, médias seguidas pela mesma letra maiúscula, e nas linhas, médias seguidas por mesma letra minúscula não diferem significativamente pelo teste de Tukey ao nível de 5% de probabilidade de erro.

Tal comportamento ajuda explicar a maior capacidade produtiva dos genótipos modernos em relação aos tradicionais. Segundo Taylaram et al. (2011), a alta capacidade de produção do genótipo de arroz irrigado Tanakari é devido à sua elevada condutância estomática.

Kusumi et al. (2012), ao comparar trocas gasosas de uma planta de arroz mutante, que não apresenta fechamento estomático sob alta concentração interna de CO₂, com uma planta de arroz selvagem (com fechamento estomático), concluíram que sob condições bem irrigadas, a condutância estomática é o principal determinante da taxa fotossintética em arroz.

Dessa maneira, é de esperar que as maiores taxas de condutância estomática e assimilação dos genótipos modernos em relação aos tradicionais, devam resultar em maiores índices de produtividade em condições de campo sem *deficit* hídrico.

De acordo com Breseguelo et al. (2006) a variedade cultivada ‘BRS-Curinga’ apresenta elevadas produtividades em relação aos demais genótipos lançados pela Embrapa no mesmo período, tanto em sistema de cultivo de várzeas irrigadas, quanto de terras altas, apresentando boa resistência à seca e elevada estabilidade de produção de grãos sob condições de menor disponibilidade hídrica. Já o genótipo ‘BRS-Cirrad’ é um híbrido destinado ao cultivo em várzeas irrigadas com alta capacidade produtiva, podendo atingir produtividades de até 13 toneladas por hectare (PEIXOTO, 2010).

No entanto, o genótipo moderno ‘BRS-Primavera’, apesar de também apresentar valores superiores aos genótipos tradicionais foi significativamente inferior ao genótipo ‘BRS-Curinga’ e não diferiu dos genótipos tradicionais ‘Bolinha’, ‘Douradão’ e ‘Três Meses Branco’. Tal fato pode estar relacionado com o objetivo do processo de melhoramento pelo qual foi submetido e também com a data de seu lançamento.

O genótipo ‘BRS-Primavera’ foi lançado como cultivar em 1994, sendo a primeira variedade cultivada moderna de arroz de terras altas lançadas no Brasil, tendo como objetivo principal a melhoria da qualidade do grão (agulhinha) produzido em terras altas no Brasil e não a produtividade (LANA; FERREIRA; BARRIGOSSO, 2003). Segundo dados de Nascente et al. (2011), ao avaliarem o desenvolvimento e a produtividade de várias variedades cultivadas modernas de arroz de terras altas brasileiros sob diferentes sistemas de manejo, observaram que a variedade cultivada ‘BRS-Primavera’ apresentou as menores produtividades em relação aos demais.

Evidências semelhantes foram descritas por Sasaki e Ishii (2004), que encontraram correlação positiva entre a taxa fotossintética e o ano de liberação de 32 genótipos de arroz melhorados geneticamente no Japão.

Os valores da condutância em ambos os genótipos variaram entre 0,14-0,41 $\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Esses valores encontram-se de acordo com observações de Centritto et al. (2009), que encontraram valores semelhantes ao avaliarem as trocas gasosas de vários genótipos de arroz contrastantes, mantidos sob diferentes condições de disponibilidade hídrica.

Ao se comparar o mesmo genótipo sob as duas condições de disponibilidade hídrica, observa-se que, com exceção do ‘Batatais’ e ‘De Morro’, os demais genótipos apresentam reduções da condutância estomática de CO_2 na condição de menor disponibilidade hídrica (Tabela 4). Reduções da taxa de condutância estomática sob diminuição da disponibilidade hídrica em arroz é amplamente conhecida (MACHADO; LAGÔA, 1994; MACHADO et al., 1996; KONDO et al., 2004; CENTRITTO et al., 2009).

O genótipo ‘De Morro’ apresentou comportamento diferenciado (menor condutância estomática na condição de maior disponibilidade hídrica). O que ajuda a explicar seus baixos valores de assimilação (Tabela 3), que além inferior aos demais, apresentou pequeno aumento em relação aos demais na condição de maior disponibilidade hídrica quando comparado a condição de menor disponibilidade (Tabela 3). Reduções significativas da g_s foram observadas em todos os genótipos modernos, no entanto, nos genótipos tradicionais tal comportamento só foi observado no ‘Bolinha’, ‘Três Meses Branco’ e ‘Douradão’ (Tabela 3). A redução média dos genótipos modernos foi de 68,5% ($\pm 6,7\%$), já nos genótipos tradicionais (exceto para ‘Batatais’ e ‘De Morro’, que não apresentaram reduções), a redução média foi de apenas 25,8% ($\pm 11,5\%$). Tal comportamento evidencia maior susceptibilidade ao *deficithídrico* dos genótipos modernos em relação aos tradicionais.

Figura 5 - Correlação estabelecida entre a taxa de assimilação de CO₂ (A ; $\mu\text{mol [CO}_2\text{].m}^{-2}\text{.s}^{-1}$) e a condutância estomática foliar (g_s ; $\mu\text{mol. [CO}_2\text{].m}^{-2}\text{.s}^{-1}$) dos genótipos (modernos e tradicionais) de arroz avaliados nas duas condições de disponibilidade hídrica (** Significativo ao nível de 1% de probabilidade - $r_{c(\alpha=0,01; gl=18)} = 0,88$). Cada ponto representa o valor médio das observações de cada genótipo nas duas condições de disponibilidade hídrica

4.3 Concentração interna de dióxido de carbono

Na condição de menor disponibilidade hídrica o genótipo tradicional ‘Beira Campo’ apresentou os maiores valores, seguido pelo ‘De Morro’, ‘Douradão’ e ‘Bolinha’. Observa-se que os genótipos tradicionais apresentaram as maiores concentrações interna de CO₂ (C_i), ao passo que os modernos apresentaram as menores (Tabela 5).

O genótipo ‘BRS-Cirrad’ apresenta valores significativamente inferiores aos demais, enquanto que o ‘BRS-Curinga’ e ‘BRS-Primavera’ não diferem apenas do ‘Agulha Ligeiro’ e ‘Batatais’. De maneira geral, observa-se que esse comportamento está em conformidade com a taxa de condutância estomática (Tabela 4). A princípio, a menor C_i dos genótipos modernos parece ser resultante das reduzidas taxas de condutância estomática de CO₂, que restringem a difusão do CO₂ atmosférico para dentro do mesófilo foliar.

Segundo Kaiser (1987) e Cornic (2000), a redução da C_i , como consequência do aumento da limitação estomática tem sido considerada por alterar do metabolismo fotossintético, podendo promover reduções da taxa de assimilação. No entanto, esse padrão de resposta não é apresentado por todos os genótipos. Como o genótipo ‘BRS-Cirrad’ apresentou a menor C_i , e baixa condutância estomática de CO₂, era de se esperar que sua taxa de assimilação fosse inferior aos demais, o que não foi observado (Tabela 3).

Comportamento inverso é apresentado pelo genótipo ‘Beira Campo’, que apesar de apresentar a maior C_i superior aos demais (Tabela 5), não apresentou altas taxas de assimilação (Tabela 3). Essas diferenças de comportamento parecem evidenciar a existência de possíveis variações genótípicas quanto ao aproveitamento fotossintético do CO_2 . No entanto, de acordo com Lowlor (2002), sob condições de menor disponibilidade hídrica, tanto a respiração mitocondrial quanto a fotorrespiração podem se elevar, liberando CO_2 , o que pode promover o aumento da concentração interna de CO_2 , ao mesmo tempo em que ocorre a redução da taxa de assimilação. Assim, uma investigação mais detalhada seria necessária para quantificar os efeitos da C_i sobre a taxa de assimilação, bem como a origem do CO_2 interno.

Tabela 5 - Valores médios da concentração interna de CO_2 (C_i ; $\mu\text{mol } [CO_2].\text{mol}^{-1}$) dos genótipos de arroz em relação à condição hídrica

Genótipo	Condição hídrica	
	40 kPa de tensão	Próximo à capacidade de campo
‘Três Meses Branco’	257,25±16,36 Cb	294,83±10,30 Aa
‘Agulha Ligeiro’	269,58±23,93 BCa	264,16±26,97 Ba
‘Batatais’	272,75±29,12 BCa	256,33±15,79 BCa
‘Beira Campo’	302,00±7,04 Aa	303,33±16,43 Aa
‘Bolinha’	285,08±26,42 ABa	278,83±13,00 ABa
‘BRS-Cirrad’	220,08±19,82 Db	297,50±10,97 Aa
‘BRS-Curinga’	255,83±11,39 Cb	305,08±13,22 Aa
‘De Morro’	289,50±14,88 ABa	264,66±10,07 Bb
‘Douradão’	288,66±16,58 ABa	266,91±45,78 Bb
‘BRS-Primavera’	250,55±12,77 Ca	233,08±41,46 Cb

Nas colunas, médias seguidas pela mesma letra maiúscula, e nas linhas, médias seguidas por mesma letra minúscula não diferem significativamente pelo teste de Tukey ao nível de 5% de probabilidade de erro.

Na condição de maior disponibilidade hídrica, os genótipos ‘BRS-Curinga’, ‘Beira Campo’, ‘BRS-Cirrad’ e ‘Três Meses Branco’ apresentaram as maiores C_i (Tabela 5). Já o genótipo ‘BRS-Primavera’ apresentou as menores concentrações, diferindo significativamente dos demais, exceto do ‘Batatais’ (Tabela 5).

Apesar das altas concentrações de CO_2 , o genótipo ‘Beira Campo’ não apresentou elevadas taxas de assimilação. Comportamento contrário é observado no

genótipo ‘BRS-Primavera’, que apesar da baixa C_i , apresentou elevados valores de assimilação (Tabela 3). Os demais genótipos (tradicionais) apresentaram valores intermediários, sendo que alguns diferiram significativamente entre si (Tabela 5).

Devido às condições ambientais utilizadas não propiciar aumentos de fotorrespiração, a elevada C_i do genótipo ‘Beira Campo’ e sua baixa taxa de assimilação, também verificada na condição com menor disponibilidade hídrica, indicam um baixo aproveitamento fotossintético do CO_2 . Já o genótipo ‘BRS-Primavera’, que apesar de apresentar a menor C_i em relação aos demais genótipos, apresentou elevadas taxas de assimilação (Tabela 3), demonstrando assim elevado aproveitamento fotossintético do CO_2 . Dessa maneira, a menor C_i de ‘BRS-Primavera’ parece ser resultante de sua elevada taxa de assimilação que consome parte do CO_2 interno, reduzindo assim sua C_i .

Comparando-se o mesmo genótipo sob as duas condições de disponibilidade hídrica observa-se que apenas os genótipos ‘Três Meses Branco’, ‘BRS-Cirrad’ e ‘BRS-Curinga’ apresentaram valores significativamente inferiores na condição de maior disponibilidade hídrica (Tabela 5). Os demais genótipos além de não diferirem significativamente, apresentaram as menores C_i na condição de maior disponibilidade hídrica.

De maneira geral, observa-se que independente da condição hídrica ou do grupo (moderno ou tradicional), ocorre variabilidade genética do aproveitamento de CO_2 fotossintético entre os genótipos avaliados. Tal comportamento é evidenciado ao analisarmos as correlações estabelecidas entre a taxa de assimilação de CO_2 e a concentração interna de CO_2 de ambos os genótipos nas duas condições de disponibilidade hídrica, onde não se observa a existência de correlação significativa entre A e C_i (Figura 6A). Observa-se também que a C_i apresenta pequena correlação com a condutância estomática foliar independente da condição hídrica (Figura 6B).

Figura 6 - (A) Correlação estabelecida entre a taxa de assimilação de CO_2 (A , $\mu\text{mol } [\text{CO}_2].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) e a concentração interna de CO_2 (C_i , $\mu\text{mol } [\text{CO}_2].\text{mol}^{-1}$) dos genótipos (modernos e tradicionais) de arroz avaliados nas duas condições de disponibilidade hídrica (^{ns} Não significativo ao nível de 5% de probabilidade). (B) Correlação estabelecida entre a concentração interna de CO_2 (C_i , $\mu\text{mol } [\text{CO}_2].\text{mol}^{-1}$) e condutância estomática foliar (g_s , $\mu\text{mol } [\text{CO}_2].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) dos genótipos (modernos e tradicionais) de arroz avaliados nas duas condições de disponibilidade hídrica (^{ns} Não significativo ao nível de 5% de probabilidade). Cada ponto representa o valor médio das observações de cada genótipo nas duas condições de disponibilidade hídrica

4.4 Taxa de transpiração foliar

Na condição de menor disponibilidade hídrica, observam-se diferenças significativas entre as taxas de transpiração (E) entre os genótipos (Tabela 6). Variações genotípicas da E em plantas de arroz submetidas a condições hídricas limitantes também são relatadas (DINGKUNH et al., 1989; DINGKUNH, 1991; LAFITE et al., 2006 e CENTRITTO et al., 2009).

O maior valor foi apresentado pelo genótipo Douradão, que foi significativamente superior a maioria dos genótipos (Tabela 6). Já os genótipos ‘BRS-Primavera’ e ‘BRS-Cirrad’ apresentaram os menores valores, diferindo significativamente da maioria dos genótipos (Tabela 6). Os demais genótipos não apresentaram grandes variações entre si, embora alguns tenham se diferenciado significativamente.

De maneira geral, observa-se que em ambos os genótipos (tradicionais e modernos), os valores da transpiração estão em concordância com a condutância estomática (Tabela 4). Tal comportamento evidencia a efetividade da condutância estomática sobre o fluxo transpiratório, que de acordo com Wong et al. (1979), sob condições de *deficit* hídrico, as alterações da E são relacionadas ao ajustamento da condutância estomática induzido pelo estresse hídrico. Tal constatação é observada na

correlação estabelecida entre a taxa de assimilação de CO₂ e a transpiração de todos os genótipos avaliados nas duas condições de disponibilidade hídrica (Figura 7A).

A maior *E* do genótipo ‘Douradão’ indica que seus estômatos mantiveram-se mais abertos, o que é confirmado por suas elevadas taxas de condutância estomática de CO₂ (Tabela 4). Já nos genótipos modernos ‘BRS-Cirrad’ e ‘BRS-Primavera’, efeito inverso é observado, onde os mesmos mantiveram seus estômatos mais fechados, o que resultou em menores *E* (Tabela 6) e condutância estomática de CO₂ (Tabela 4).

Tabela 6 - Valores médios da taxa de transpiração foliar (*E*; mmol [H₂O].m⁻².s⁻¹) dos genótipos de arroz em relação à condição hídrica

Genótipo	Condição hídrica	
	40 kPa de tensão	Próximo à capacidade de campo
‘Três Meses Branco’	2,74±0,67 CDb	4,03±0,64 BCa
‘Agulha Ligeiro’	2,64±0,20 DEb	3,30±0,68 CDEa
‘Batatais’	3,39±0,59 ABCa	3,03±0,26 DEa
‘Beira Campo’	2,95±0,23 BCDB	3,91±0,99 BCa
‘Bolinha’	3,65±0,45 ABb	4,58±0,63 Ba
‘BRS-Cirrad’	2,04±0,45 EFb	5,49±0,43 Aa
‘BRS-Curinga’	3,19±0,51 ABCDB	5,87±0,65 Aa
‘De Morro’	2,68±0,25 CDa	2,64±0,31 Ea
‘Douradão’	3,88±0,53 Aa	4,06±1,26 BCa
‘BRS-Primavera’	1,93±0,46 Fb	3,49±0,81 CDa

Nas colunas, médias seguidas pela mesma letra maiúscula, e nas linhas, médias seguidas por mesma letra minúscula não diferem significativamente pelo teste de Tukey ao nível de 5% de probabilidade de erro

Os valores da *E* em ambos os genótipos variaram entre 1,93~3,95 mmol [H₂O].m².s⁻¹. Esses valores encontram-se abaixo dos descritos em arroz por (MACHADO; LAGÔA, 1994; MACHADO et al., 1996). Os menores valores aqui observados podem ser atribuídos às condições ambientais controladas (*fitotron*), não permitindo grandes elevações da condutância estomática e *deficit* de pressão de vapor entre a folha e o ar, ao contrário do observado nos experimentos de Machado e Lagôa, (1994) e Machado et al. (1996), os quais foram avaliados em condições de campo e casa de vegetação, estando sujeitos à maiores variações climáticas. Segundo Cowan (1982) a transpiração é influenciada pela condutância estomática foliar e *deficit* de pressão de vapor de água entre folha e ar $DPV_{folha-ar}$.

Na condição de maior disponibilidade hídrica os genótipos modernos ‘BRS-Curinga’ e Cirrad apresentaram valores significativamente superiores aos demais, e os genótipos tradicionais ‘De Morro’ e ‘Batatais’ valores significativamente inferiores (Tabela 6). Variações genotípicas da E em arroz sob condições de boa disponibilidade hídrica são descritas por (OHSUMI et al, 2007, 2008). A E de ambos os genótipos está em concordância com a condutância estomática (Tabela 4). Tal comportamento é evidenciado pela estreita correlação positiva existente entre as duas variáveis para todos os genótipos, nas duas condições de disponibilidade hídrica (Figura 7B).

Tal fato explica as maiores E observadas nos genótipos modernos ‘BRS-Curinga’ e ‘BRS-Cirrad’ em relação aos tradicionais (Tabela 6). O comportamento inverso é observado nos genótipos tradicionais ‘De Morro’ e ‘Batatais’, que mantiveram seus estômatos mais fechados, reduzindo sua condutância estomática de CO_2 (Tabela 4) e taxa de transpiração (Tabela 6). Machado e Lagôa (1994), ao avaliarem plantas de arroz cultivadas sem deficiência hídrica, relatam ocorrência de forte correlação positiva entre a condutância estomática com a transpiração. Dessa maneira, fica claro a efetividade da condutância estomática sobre a taxa de transpiração aqui observada.

Figura 7 - (A) Correlação estabelecida entre a taxa de assimilação de CO_2 (A , $\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) e a taxa de transpiração (E ; $\text{mmol} [\text{H}_2\text{O}].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) dos genótipos (modernos e tradicionais) de arroz avaliados nas duas condições de disponibilidade hídrica (** Significativo ao nível de 1% de probabilidade - $r_{c(\alpha=0,01; gl=18)} = 0,83$). (B) Correlação estabelecida entre a taxa de transpiração (E , $\text{mmol} [\text{H}_2\text{O}].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) e a condutância estomática foliar (g_s , $\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) dos genótipos (modernos e tradicionais) de arroz avaliados nas duas condições de disponibilidade hídrica (** Significativo ao nível de 1% de probabilidade - $r_{c(\alpha=0,01; gl=18)} = 0,92$). Cada ponto representa o valor médio das observações de cada genótipo nas duas condições de disponibilidade hídrica

A E em ambos os genótipos variaram entre 2,64~5,87 mmol [H₂O].m⁻².s⁻¹. Esses valores encontram-se abaixo dos descritos para arroz (MACHADO; LAGÔA, 1994; MACHADO et al., 1996). Tais diferenças podem ser atribuídas às condições ambientais controladas do *fitotron* que resultaram em baixos valores de condutância estomática e pequena variação do $DPV_{folha-ar}$.

Comparando o mesmo genótipo sob as duas condições de disponibilidade hídrica foram observadas reduções significativas da E tanto nos genótipos tradicionais (3 Messes Branco, ‘Agulha Ligeiro’, ‘Beira Campo’ e ‘Bolinha’), quanto nos modernos (‘BRS-Cirrad’, ‘BRS-Curinga’ e ‘BRS-Primavera’). As reduções observadas nos genótipos tradicionais e modernos variaram entre 20~32 e 45~62%, respectivamente. Observa-se que as maiores reduções ocorreram nos genótipos modernos, o que pode evidenciar um maior efeito do ajustamento estomático desses genótipo em relação aos tradicionais (Tabela 3).

Essas diferenças de valores entre as duas condições são inferiores as observadas por (MACHADO; LAGÔA 1994, MACHADO et al., 1996), que relatam reduções na taxa de transpiração de até 90% em plantas de arroz submetidas à 10 dias de deficiência hídrica. No entanto, parece provável que as elevadas quedas observadas por esses autores estejam associadas provavelmente a maior intensidade do estresse hídrico em relação ao aqui aplicado, uma vez que a taxa de assimilação por eles relatada também reduziu drasticamente, tornando-se nula.

As menores variações aqui observadas podem estar associadas a condições climáticas controladas, bem como a manutenção da umidade do solo equivalente à uma tensão de 40 kPa.

Segundo Stone et al. (1986), ao avaliar a produtividade de diferentes genótipos de arroz sob diferentes condições de umidade em campo, não foram observadas reduções significativas de produtividade em plantas submetidas a tensões próximas de 40 kPa, sugerindo que em umidades equivalentes a essa tensão não ocorreriam estresse hídrico.

Contudo, embora as reduções tenham sido inferiores as observadas por Machado e Lagôa (1994) e Machado et al. (1996), percebe-se que ocorreram quedas significativas de transpiração mesmo com manutenção da umidade do solo em uma tensão equivalente a 40 kPa (Tabela 6). Parece provável que o volume reduzido dos vasos utilizados pode ter promovido uma redução da quantidade de água disponível, secagem mais rápida do

solo e confinamento radicular das plantas, o que pode ter acarretado as reduções na transpiração aqui observadas (Tabela 6).

De maneira geral, constata-se que os genótipos modernos apresentaram as maiores reduções de E em relação aos tradicionais para a condição de menor disponibilidade hídrica, quando comparado com a condição de maior disponibilidade hídrica, demonstrando maior susceptibilidade aos efeitos do *deficit* hídrico.

Observa-se que todos os genótipos apresentaram forte correlação positiva entre a taxa de assimilação de CO_2 e a taxa de transpiração nas duas condições de disponibilidade hídrica (Figura 7A). A taxa de transpiração também apresentou forte correlação positiva com a condutância estomática (Figura 7B). Tal comportamento indica a efetividade do mecanismo de ajustamento estomático sobre as taxas de transpiração e assimilação de CO_2 .

4.5 Eficiência de uso da água

Na condição de menor disponibilidade hídrica o genótipo ‘BRS-Cirrad’ apresentou os maiores valores, sendo significativamente superior aos demais. Os genótipos ‘Douradão’ e ‘Bolinha’ apresentaram os menores valores, diferindo significativamente do ‘Três Meses Branco’, ‘BRS-Cirrad’ e ‘BRS-Primavera’.

Os demais genótipos apresentaram valores intermediários, não diferindo significativamente entre si (Tabela 7). Variações genotípicas da EUA em arroz sob condições hídricas limitantes também são descritas por (YOSHIDA, 1975; DINGKUHN et al., 1991; JODO, 1995; PENG et al., 1998; IMPA et al., 2005). De acordo com Zhao (2004), a EUA instantânea ou intrínseca é definida em termos fisiológicos como a razão estabelecida entre a taxa de fixação de carbono e a taxa de transpiração (A/E). Dessa maneira, as variações significativas aqui observadas já eram esperadas, pois variações significativas também foram observadas entre os genótipos nas taxas de assimilação de CO_2 (Tabela 3) e transpiração (Tabela 6).

Assim, a maior EUA observada no genótipo ‘BRS-Cirrad’, pode ser atribuída principalmente a sua baixa taxa de transpiração (Tabela 6), uma vez que sua taxa de assimilação de CO_2 não foi superior aos demais (Tabela 3). Já nos genótipos ‘Bolinha’ e Douradão, a distinção da efetividade das variáveis é mais difícil, pois ambos os genótipos apresentaram valores relativamente elevados para a assimilação de CO_2 (Tabela 3) e transpiração (Tabela 6). Esse fato parece decorrer da elevada influência da condutância estomática sobre as taxas de assimilação de CO_2 e transpiração, que

promoveu aumentos e reduções das duas taxas em paralelo. Comportamento semelhante foi observado nos demais genótipos.

Observa-se que a variação da *EUA* ocorre tanto entre, quanto dentro dos grupos tradicional e moderno, evidenciando ampla faixa de respostas. Segundo Jalaluddin e Price (1994), plantas de arroz submetidas a condições hídricas limitantes, tendem a apresentarem grandes variações de eficiência do uso da água, abertura estomática e taxa fotossintética. Os valores de *EUA* em ambos os genótipos variaram entre 2,58~4,85 $\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$. Esses valores são superiores aos observados por Kondo et al. (2004). Tal superioridade pode estar relacionada aos baixos valores de transpiração aqui observados (Tabela 6).

Tabela 7 - Valores médios da eficiência de uso da água (*EUA*, $\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{mmol}^{-1} [\text{H}_2\text{O}]$) dos genótipos de arroz em relação à condição hídrica

Genótipo	Condição hídrica	
	40 kPa de tensão	Próximo à capacidade de campo
‘Três Meses Branco’	3,45±0,32 Ba	2,88±0,37 BCb
‘Agulha Ligeiro’	2,88±0,23 BCb	3,64±0,72 Aa
‘Batatais’	3,06±0,85 BCa	3,74±0,27 Aa
‘Beira Campo’	3,26±0,48 BCa	2,73±0,20 BCb
‘Bolinha’	2,61±0,83 Ca	2,52±0,28 Ca
‘BRS-Cirrad’	4,86±0,50 Aa	3,07±0,21 ABCb
‘BRS-Curinga’	3,15±0,85 BCa	2,45±0,20 Cb
‘De Morro’	3,09±0,35 BCb	3,69±0,21 Aa
‘Douradão’	2,64±0,44 Cb	3,45±0,99 ABa
‘BRS-Primavera’	3,58±0,57 Ba	3,71±0,64 Aa

Nas colunas, médias seguidas pela mesma letra maiúscula, e nas linhas, médias seguidas por mesma letra minúscula não diferem significativamente pelo teste de Tukey ao nível de 5% de probabilidade de erro

Na condição de maior disponibilidade hídrica, os genótipos ‘Batatais’, ‘BRS-Primavera’, ‘De Morro’ e ‘Agulha Ligeiro’ apresentaram os maiores valores respectivamente, no entanto, diferiram significativamente apenas do ‘BRS-Curinga’ e ‘Bolinha’, que apresentaram os menores valores. Os demais genótipos não apresentaram diferenças significativas entre si (Tabela 7).

Variações genotípicas da eficiência de uso da água em arroz sob condições hídricas não limitantes foram descritas por (DINGKUN et al., 1991; PENG et al., 1998; IMPA et al., 2005). Os valores da *EUA* observados nos genótipos ‘Batatais’,

‘BRS-Primavera’, ‘De Morro’ e ‘Agulha Ligeiro’ parecem ter sido determinados principalmente por suas baixas taxas de transpiração (Tabela 6), uma vez que os mesmos não apresentaram as maiores taxas de assimilação (Tabela 3). No caso do genótipo ‘Bolinha’ e Douradão, que apresentaram menores *EUA*, a determinação da variável mais efetiva é mais difícil. No Douradão, tanto sua taxa de assimilação de CO₂, quanto sua taxa de transpiração foram significativamente superiores aos demais, dificultando a identificação da variável determinante na *EUA*. Comportamento similar é observado no ‘Bolinha’, que também apresentou taxa de assimilação de CO₂ e transpiração relativamente elevadas, embora não significativamente superior aos demais.

Os valores médios da *EUA* de todos os genótipos variaram 2,64~4,86 $\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{mmol}^{-1} [\text{H}_2\text{O}]$. Esses valores encontram-se acima dos observados por Kondo et al. (2004). Tal superioridade pode estar relacionada aos baixos valores de transpiração aqui observados em relação aos observados pelos autores.

Ao se avaliar o mesmo genótipo sob as duas condições de disponibilidade hídrica observam-se variações significativas da *EUA* em alguns genótipos (Tabela 6). Os genótipos ‘Três Meses Branco’, ‘Beira Campo’, ‘BRS-Cirrad’ e ‘BRS-Curinga’ apresentaram *EUA* significativamente superiores na condição de menor disponibilidade hídrica, já os genótipos ‘Agulha Ligeiro’ e ‘Douradão’ apresentaram valores significativamente inferiores (Tabela 7). Os demais genótipos não apresentaram variações significativas.

Figura 8 - (A) Correlação estabelecida entre a taxa de assimilação de CO_2 (A , $\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) e a eficiência de uso da água (EUA , $\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{mmol}^{-1} [\text{H}_2\text{O}]$) dos genótipos (modernos e tradicionais) de arroz avaliados nas duas condições de disponibilidade hídrica (^{ns} Não significativo ao nível de 5% de probabilidade). (B) Correlação estabelecida entre a eficiência de uso da água (EUA , $\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{mmol}^{-1} [\text{H}_2\text{O}]$) e a condutância estomática foliar (g_s , $\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) dos genótipos (modernos e tradicionais) de arroz avaliados nas duas condições de disponibilidade hídrica (^{ns} Não significativo ao nível de 5% de probabilidade). Cada ponto representa o valor médio das observações de cada genótipo nas duas condições de disponibilidade hídrica

Percebe-se que o genótipo ‘BRS-Cirrad’ apresentou os maiores índices de EUA na condição de menor disponibilidade hídrica, o que poderia indicar sua maior tolerância ao estresse hídrico em relação aos demais, contudo, observa-se que o genótipo Douradão, que obteve a menor EUA , apresentou as maiores taxas de assimilação. Outro fato interessante a ser observado, é que na condição de menor disponibilidade hídrica, o genótipo ‘BRS-Cirrad’ apresentou as maiores reduções de assimilação (57%) em relação aos demais (Tabela 3).

Esse comportamento sugere que a eficiência de uso da água não apresenta boa correlação com a taxa de assimilação de CO_2 , demonstrando que a taxa de assimilação de CO_2 tende a reduzir com a elevação da eficiência de uso da água. A correlação estabelecida entre a eficiência de uso da água e a condutância estomática foliar, embora não significativa, demonstra que o aumento da condutância estomática foliar promove a redução da eficiência do uso da água (Figura 8B). Tal comportamento difere do observado por Agnihotri et al. (2003) que analisou características de trocas gasosas de 30 variedades crioulas de arroz de terras altas da região do Himalaia Central Indiano, concluindo que as maiores EUA foram invariavelmente associados às variedades com melhores produtividades. No entanto, Dingkuhn et al. (1989) demonstram que a elevação da EUA em arroz ocorre principalmente em virtude da redução da abertura estomática, como observado nos genótipos aqui avaliados.

A *EUA* tem sido um índice fisiológico muito adotado no direcionamento dos programas de melhoramento que visam à obtenção de cultivares mais tolerantes à seca. Isso se deve principalmente a ideia de que uma maior *EUA* esteja associada com elevada resistência à seca e produtividade sob condições de *deficithídrico* (WRIGHT et al., 1993; JONES, 1993).

No entanto, comportamento contrário foi observado nos genótipos aqui avaliados. Contudo, Blum (2009) também discute que plantas com maior *EUA* não resultam necessariamente em maiores produtividades, argumentando que a fotossíntese está intimamente relacionada com a taxa de transpiração e condutância estomática foliar, de maneira que a redução dessas duas variáveis pode levar muito provavelmente à reduções da taxa fotossintética e produtividade.

A *EUA* é definida como a razão entre as taxas de assimilação de CO_2 e a transpiração ocorrida durante um determinado período de tempo (SINCLAIR; TANNER; BENNETT, 1984), de maneira que as plantas podem elevar a *EUA* pelo aumento da taxa de assimilação de CO_2 ou redução da taxa de transpiração, ou ambos. Esses processos são regulados pela condutância estomática (COWAN, 1982). Quando a água é um fator limitante, a condutância estomática diminui como resultado do fechamento estomático. O fechamento estomático tem um maior efeito sobre a fotossíntese do que a transpiração, devido à resistência adicional associada com a difusão de CO_2 em relação ao H_2O na folha (COWAN, 1982). Assim, um aumento da *EUA* causada por fechamento estomático resulta na diminuição da assimilação de carbono. A redução da condutância estomática induz a uma menor absorção de CO_2 , gerando efeitos negativos sobre a taxa fotossintética e, conseqüentemente, reflexos indesejáveis sobre a produtividade (BOTA; MEDRANO; FLEXAS, 2004).

Dessa maneira, a utilização de outros índices fisiológicos com melhores correlações com a taxa fotossintética faz-se necessária para o direcionamento dos programas de melhoramento genético que buscam obter genótipos mais adaptados a condições de cultivo de terras altas.

4.6 Conteúdo hídrico foliar relativo

Na condição de menor disponibilidade hídrica observa-se que os genótipos ‘Douradão’ e ‘Bolinha’, apresentaram o maior conteúdo hídrico foliar relativo (*CHF*), diferindo estatisticamente do ‘BRS-Primavera’ e ‘Agulha Ligeiro’ que apresentaram os menores valores. Os demais genótipos não apresentaram diferenças significativas entre

si (Tabela 10). O menor *CHF* dos genótipos ‘BRS-Primavera’ e ‘Agulha Ligeiro’ estão em conformidade com os baixos valores de condutância estomática foliar (Tabela 4) e transpiração (Tabela 6).

De maneira geral, sob condições de conteúdo hídrico foliar reduzido, as plantas tendem a reduzir a abertura estomática, promovendo o ajustamento estomático da transpiração, o que pode acarretar reduções na taxas de condutância estomática foliar e transpiração (COSTA; MARENCO, 2007). Segundo Wong et al. (1979), reduções na taxa de assimilação também podem surgir como consequência do ajustamento da condutância estomática induzido pelo estresse hídrico.

Também foi observado que os genótipos ‘BRS-Primavera’ e ‘Agulha Ligeiro’ também apresentaram valores de assimilação inferiores aos demais (Tabela 3). Efeito contrario foi observado no genótipo Douradão, onde o maior *CHF* resultou em taxa de assimilação superior aos demais (Tabela 3). Nos demais genótipos, observa-se que os valores intermediários de *CHF* também resultaram em valores intermediários de assimilação (Tabela 3), condutância estomática (Tabela 3) e transpiração (Tabela 6). Tais observações demonstram que sob a condição de menor disponibilidade hídrica, as respostas fisiológicas dos genótipos podem estar intimamente ligadas ao *CHF*. Forte correlação positiva foi observada entre a taxa de assimilação de CO₂ e o *CHF* de ambos os genótipos nas duas condições de disponibilidade hídrica (Figura 9A). De acordo com Kramer e Boyer (1995) o conteúdo hídrico foliar relativo representa a condição de turgescência celular, de maneira que a sua alteração influencia diretamente as taxas de trocas gasosas foliares. Isso é evidenciado pela forte correlação positiva encontrada entre o *CHF* e a condutância estomática foliar dos genótipos para a condição de menor disponibilidade hídrica (Figura 9B).

Na condição de maior disponibilidade hídrica não foram observadas diferenças significativas entre os genótipos, indicando que sobre condições hídricas não limitantes o *CHF* manteve-se elevado, independente de genótipo ou grupo. No entanto, embora não significativo, o menor *CHF* apresentado pelo genótipo ‘De Morro’ (Tabela 10) pode ter contribuído para as menores taxas de assimilação de CO₂ (Tabela 3), condutância estomática (Tabela 4) e transpiração (Tabela 6) em relação aos demais.

De maneira geral, nos demais genótipos esse comportamento não é observado, indicando que sob condições de elevado conteúdo hídrico foliar, pouco ou nenhum efeito é exercido sobre as relações de trocas gasosas. Tal constatação é demonstrada

pela correlação estabelecida entre o conteúdo hídrico foliar relativo e a condutância estomática foliar para a condição de maior disponibilidade hídrica (Figura 9B).

Comparando o mesmo genótipo sob as duas condições de disponibilidade hídrica percebe-se que todos os genótipos apresentaram reduções significativas do conteúdo hídrico foliar na condição de menor disponibilidade hídrica (Tabela 8).

Tais observações estão em conformidade com os valores da taxa de assimilação (Tabela 3) e condutância estomática (Tabela 4), que também apresentaram reduções significativas na condição menor disponibilidade hídrica. Esse comportamento diverge do observado em Concenço et al. (2007), que ao avaliar plantas jovens de arroz mantidas sob diferentes condições de umidade do solo, não observaram reduções significativas do conteúdo de hídrico foliar nos solos mais secos, relatando também que não foram observadas diminuições significativas da atividade metabólica sob condição de menor disponibilidade hídrica do solo.

Contudo, parece provável que o padrão de resposta observado em Concenço et al. (2007) esteja relacionado à idade fenológica da planta. Os danos causados pelo estresse hídrico em plantas de arroz podem variar em função da intensidade e duração do estresse, bem como a idade fenológica da planta (RANGEL, 2008).

Tabela 8 - Valores médios do conteúdo hídrico foliar relativo (*CHF*; %) de genótipos de arroz em relação à condição hídrica

Genótipo	Condição hídrica	
	40 kPa de tensão	Próximo à capacidade de campo
‘Três Meses Branco’	88,22±1,36ABb	92,57±1,72Aa
‘Agulha Ligeiro’	83,44±2,23CDb	92,43±1,02Aa
‘Batatais’	87,99±2,29ABb	93,48±1,54Aa
‘Beira Campo’	87,42±2,95ABb	91,52±0,68Aa
‘Bolinha’	89,20±2,40Ab	93,96±1,55Aa
‘Cirrad’	85,13±2,77BCDb	94,19±0,48Aa
‘Curinga’	88,54±3,37 ABb	93,00±1,66Aa
‘De Morro’	86,91± 2,45ABCb	92,20±1,74Aa
‘Douradão’	90,21±1,36Ab	94,72±1,35Aa
‘Primavera’	81,84±3,35Db	93,71±1,17Aa

Nas colunas, médias seguidas pela mesma letra maiúscula, e nas linhas, médias seguidas por mesma letra minúscula não diferem significativamente pelo teste de Tukey ao nível de 5% de probabilidade de erro.

Em trabalhos conduzidos sob condições controladas, Stone et al. (1986) observaram que durante a fase reprodutiva do arroz, um estresse hídrico com duração de apenas quatro dias pode provocar reduções de 60 a 87% na produtividade final. Tal fato é decorrente do aumento de esterilidade das espiguetas e da redução da taxa fotossintética da folha bandeira. Grande parte dos açúcares e outros compostos presentes nos grãos de arroz são produzidos e sintetizados na folha bandeira, sendo que esta apresenta a maior atividade fotossintética (YOSHIDA, 1981; MURCHIE et al., 1999), de maneira que pequenas reduções do *CHF* podem acarretar grandes reduções nas atividades metabólicas.

Figura 9 - (A) Correlação estabelecida entre a taxa de assimilação de CO_2 (A , $\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) e o conteúdo hídrico foliar relativo (*CHF*, %) dos genótipos (modernos e tradicionais) de arroz avaliados nas duas condições de disponibilidade hídrica (** Significativo ao nível de 1% de probabilidade - $r_{c(\alpha=0,01; gl=18)} = 0,81$). Cada ponto representa o valor médio das observações de cada genótipo nas duas condições de disponibilidade hídrica. (B) Correlação estabelecida entre o conteúdo hídrico foliar relativo (*CHF*, %) e a condutância estomática foliar (g_s , $\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) dos genótipos (modernos e tradicionais) de arroz avaliados nas duas condições de disponibilidade hídrica (^{ns} Não significativo ao nível de 5% de probabilidade, e ** Significativo ao nível de 1% de probabilidade - $r_{c(\alpha=0,01; gl=8)} = 0,90$). Os marcadores fechados e abertos representam o valor médio das observações dos genótipos para as condições de menor e maior disponibilidade hídrica, respectivamente

4.7 Curvas de respostas à alteração da intensidade de luz

4.7.1 Taxa de assimilação de dióxido de carbono

Na condição de menor disponibilidade hídrica, em ambos os grupos (moderno e tradicional) a taxa de assimilação de CO_2 aumentou exponencialmente (Associação Exponencial de 3º grau) até valores de 300~400 $\mu\text{mol} [\text{quanta}].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ para depois estabilizar-se em maiores intensidades de radiação, observando-se semelhança de resposta entre os grupos (Figura 10A).

Os valores de saturação lumínica da assimilação de CO₂ observados são semelhantes aos descritos por Machado et al. (1996). Os valores médios máximos de assimilação de CO₂ em ambos os grupos foram próximos de 13~14 $\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$.

Machado et al. (1996) ao compararem as trocas gasosas de duas variedades de arroz de terras altas (uma moderna: IAC 201 e uma tradicional: IAC 165) submetidas a suspensão da irrigação por um período de cinco dias também relatam não encontrar diferenças significativas de assimilação entre as variedades quanto a alteração da intensidade luminosa.

Turner et al. (1986) ao avaliarem as trocas gasosas de sete variedades de arroz (irrigado e de terra altas) submetidos a condições de estresse hídrico, não encontraram diferenças quanto à condutância estomática e fotossíntese foliar entre as variedades. Valores similares aos observados neste trabalho são descritos em Centritto et al. (2009) ao compararem as trocas gasosas de oito genótipos contrastantes de arroz (cinco de terras altas e três de irrigado) submetidos à condição de *deficit* hídrico.

Observa-se que as taxas de assimilação em ambos os grupos apresentaram forte correlação positiva com a condutância estomática foliar (Figura 11). Correlações positivas entre a assimilação e condutância estomática sob condições de déficit hídrico são descritas para arroz (ISHIHARA; SATO, 1987; HIRASAWA et al., 1988; MACHADO; LAGÔA, 1994; MACHADO et al., 1996; CENTRITTO et al., 2009) e outras espécies de metabolismo C₃ (KAISER, 1987; CHAVES, 1991; SACCARDY et al., 1996; THOMPSON; ANDREWS; MULHOLLAND, 2007).

De acordo com Wong et al. (1979), sob condições de estresse hídrico moderado, as reduções da taxa de assimilação de CO₂ devem-se ao ajustamento da condutância estomática induzido pelo estresse hídrico.

Figura 10 - Comparação da taxa de assimilação de CO_2 (A , $\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) em resposta à alteração da densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos ($DFFFA$, $\mu\text{mol} [\text{quanta}].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) entre os grupos de genótipos modernos e tradicionais de arroz em relação à disponibilidade hídrica: (A) manutenção da disponibilidade hídrica do solo equivalente a uma tensão de 40 kPa e (B) manutenção da disponibilidade hídrica do solo próximo à capacidade de campo

Na condição de maior disponibilidade hídrica (Figura 10B), observou-se que a taxa de assimilação de CO_2 de ambos os grupos, aumentou exponencialmente (Associação Exponencial de 3º grau) até valores de 700~800 $\mu\text{mol} [\text{quanta}].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ para depois estabilizar-se em maiores intensidades de radiações. Esse comportamento está em conformidade com os descritos para arroz (ISHIHARA; SAITO, 1987; MACHADO; LAGÔA, 1994; MACHADO et al., 1996; CENTRITTO et al., 2009) e outras espécies de plantas C_3 (MACHADO et al., 1993; MACHADO et al., 1994; ERISMANN e al., 2006).

Nas menores intensidades de radiação, os dois grupos apresentaram comportamento semelhante, no entanto, com o aumento da intensidade luminosa, o grupo moderno apresenta tendência de superioridade (Figura 11). O teto máximo observado na taxa de assimilação de CO_2 nos grupos tradicional e moderno variaram entre 15 e 20 $\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, respectivamente.

Este comportamento difere do observado por Machado et al. (1996) ao compararem o efeito da alteração da $DFFFA$ na taxa de assimilação de CO_2 de dois cultivares de arroz de terras altas submetidos a condições hídricas não limitantes, não constatando diferenças entre as variedades cultivadas. No entanto, Centritto et al. (2009) ao avaliarem o efeito de diferentes condições hídricas do solo em oito genótipos de arroz diferentes (5 de terras altas e 3 de irrigado), encontraram variações similares as observadas neste trabalho, relatando a existência de variabilidade genotípica quanto à

taxa de assimilação de CO₂ e condutância estomática sob condições hídricas não limitantes.

Figura 11 - Correlações estabelecidas entre a taxa de assimilação de CO₂ (A , $\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) e a condutância estomática foliar (g_s , $\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) dos grupos de genótipos modernos e tradicionais de arroz em resposta à alteração da densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos ($DFFFA$, $\mu\text{mol} [\text{quanta}].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) nas duas condições de disponibilidade hídrica do solo. (A) ** Significativo ao nível de 1% de probabilidade - $r_{c(\alpha=0,01; gl=6)} = 0,94$; (B) ** Significativo ao nível de 1% de probabilidade - $r_{c(\alpha=0,01; gl=6)} = 0,99$; (C) ** Significativo ao nível de 1% de probabilidade - $r_{c(\alpha=0,01; gl=6)} = 0,99$; (D) Significativo ao nível de 1% de probabilidade - $r_{c(\alpha=0,01; gl=6)} = 0,99$. Cada ponto representa o valor médio dos genótipos de cada grupo nas duas condições de disponibilidade hídrica em cada uma das intensidades de radiação utilizadas

Observou-se que o grupo moderno apresentou tendência de maior capacidade de assimilação de CO₂ em relação ao grupo tradicional. Tal fato também tem sido evidenciado em estudos recentes, que demonstram uma maior capacidade fotossintética por unidade de área foliar dos genótipos modernos de arroz em relação aos tradicionais (ZHANG; KOKUBUM, 2004; SASAKI; ISHII, 2004; ADACHI et al., 2011; KUSUMI et al., 2012).

No entanto, devido as condições de luminosidade utilizadas dentro do *Fitotron* serem inferiores a ocorrente em condições naturais, as diferenças de respostas observadas entre os grupos podem estar relacionadas à diferenças de fotoaclimação entre genótipos. Um amplo dinamismo de respostas à fotoaclimação em cereais tem sido relatado (BAILEY et al., 2001), podendo variar de acordo com a espécie e variedade (MURCHIE; HORTON, 1997; MURCHIE et al., 2002), parecendo muito provável que tal variabilidade possa estar relacionada a uma base genética (HUBBART et al., 2007). Variações genótípicas da fotoaclimação em arroz tem sido descritas em condições de campo (MURCHIE et al., 2002) e laboratório (MURCHIE et al., 2005).

Segundo Hubbart et al. (2007), uma das consequências de diferentes níveis de fotoaclimação em arroz é a alteração da taxa de fotossíntese máxima, relatando que as variedades cultivadas modernas podem apresentar ampla adaptação às variações da disponibilidade luminosa e elevada capacidade fotossintética sob diferentes intensidades de luz.

Foram observadas fortes correlações positivas entre a taxa de assimilação de CO_2 e a condutância estomática foliar em ambos os grupos ($r = 0,99^{**}$) (Figura 11), evidenciando assim, que a condutância estomática teve papel preponderante sobre a taxa de assimilação nas condições hídricas não limitantes.

Quando se compara a taxa de assimilação de cada grupo, sob as duas condições de disponibilidade hídrica percebe-se que, embora o grupo dos genótipos modernos apresente maior taxa de assimilação de CO_2 sob condição de maior disponibilidade hídrica, um elevado decréscimo ocorre na condição de menor disponibilidade hídrica em relação ao grupo dos genótipos tradicionais, que apresentaram as menores reduções (Figura 10).

De maneira geral, sob condições de *deficit* hídrico e elevadas intensidades de radiação, as plantas tendem a reduzir a taxa de transpiração por meio do ajustamento estomático, o que pode ocasionar redução da condutância estomática. A redução da condutância estomática pode causar o aumento da temperatura foliar e redução da disponibilidade de CO_2 , restringindo assim a taxa de assimilação de CO_2 e promovendo o aumento da fotorrespiração. Contudo, observa-se que efeito tendeu a ser mais intenso no grupo moderno do que no tradicional.

4.7.2 Condutância estomática de dióxido de carbono

Na condição de menor disponibilidade hídrica, ambos os grupos apresentaram respostas semelhantes da condutância estomática à alteração da *DFFFA*, aumentando exponencialmente (Associação Exponencial de 3º grau) até valores de 300~400 $\mu\text{mol} [\text{quanta}].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ para depois estabilizar-se em maiores irradiâncias (Figura 12A).

Observações semelhantes quanto ao ponto de saturação luminosa da condutância estomática em arroz foram descritas por Saito e Ishihara (1987), Machado e Lagôa (1994) e Machado et al. (1996). Em ambos os grupos, o teto observado foi de aproximadamente 0,2~0,3 $\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, sendo semelhantes em todas as intensidade de irradiâncias (Figura 12A). Os tetos observados são inferiores aos valores

máximos de condutância descritos por Saito e Ishihara (1987), Machado e Lagôa (1994), Hubbart et al. (2007) e Centritto et al. (2009). No entanto, parece provável que os menores valores aqui observados estão relacionados com as condições climáticas controladas (*fitotron*) impostas no experimento, como mencionado anteriormente.

Figura 12 - Comparação da taxa de condutância estomática foliar (g_s , $\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) em resposta à alteração da densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos ($DFFFA$, $\mu\text{mol} [\text{quanta}].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) entre genótipos modernos e tradicionais de arroz em relação à disponibilidade hídrica: (A) manutenção da disponibilidade hídrica do solo equivalente à uma tensão de 40 kPa e (B) manutenção da disponibilidade hídrica do solo próximo à capacidade de campo

Na condição de maior disponibilidade hídrica observa-se que, independente do grupo, a taxa de condutância estomática aumentou exponencialmente (Associação Exponencial de 3º grau) até valores de 300~400 $\mu\text{mol} [\text{quanta}].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, para depois praticamente estabilizar-se em maiores intensidades de radiação (Figura 12B).

Descrições semelhantes do ponto de saturação lumínica da condutância estomática são apresentados por vários autores (SAITO; ISHIHARA, 1987; MACHADO; LAGÔA, 1994; MACHADO et al., 1996), indicando que a condutância estomática pode estabilizar-se em radiações menores do que as necessárias para atingir-se a saturação da assimilação de CO_2 .

Os tetos da condutância estomática observados nos dois grupos foram de aproximadamente 0,3 e 0,45 $\mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ para o grupo tradicional e moderno, respectivamente. Nota-se que o grupo moderno apresentou tendência de superioridade tanto nas menores, quanto maiores intensidades de radiação (Figura 12B). Diferenças significativas de condutância estomática entre variedades de arroz mantidas sob

condições hídricas não limitantes também tem sido relatadas por (OHSUMI et al. 2007, 2008).

Esses valores são inferiores aos observados por Saito e Ishihara (1987) e Machado e Lagôa (1994). A ocorrência de valores de condutância estomática baixos mesmo sob condições hídricas não limitantes pode estar relacionado às condições climáticas utilizadas. De acordo com Erismann et al. (2006) sob condições climáticas bem controladas, os valores da condutância estomática em amendoim e outras espécies de plantas C_3 tendem a ser inferiores a $6 \mu\text{mol} [\text{CO}_2].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$.

Comparando o mesmo grupo sob as duas condições de disponibilidade hídrica percebe-se que o grupo moderno apresentou as maiores reduções de condutância estomática em relação ao tradicional (Figura 12). Provavelmente, esse comportamento esteja ligado à uma maior sensibilidade dos genótipos modernos a reduções da disponibilidade hídrica em relação aos tradicionais.

4.7.3 Transpiração foliar

Na condição de menor disponibilidade hídrica, ambos os grupos apresentaram aumento da taxa de transpiração exponencial (Associação Exponencial de 3º grau), apresentando semelhanças entre si. No entanto, percebe-se que há tendência de comportamento diferenciado das curvas e os pontos de saturação luminica entre os dois grupos (Figura 13A).

O grupo tradicional apresentou aumento da taxa de transpiração até valores de aproximadamente $400 \mu\text{mol} [\text{quanta}].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, para depois praticamente estabilizar-se em maiores intensidades de radiação (Figura 13A).

Já o grupo moderno apresentou crescimento inicial mais lento em comparação ao tradicional, apresentando menores valores até radiações de aproximadamente $800 \mu\text{mol} [\text{quanta}].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, tornando-se então superior e tendendo a estabilizar-se apenas em maiores intensidades luminosas (Figura 13A). Os menores valores da transpiração do grupo moderno em relação ao tradicional em radiações inferiores a $800 \mu\text{mol} [\text{quanta}].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ podem estar associados ao menor *deficit* de pressão de vapor folha-ar ($DPV_{\text{folha-ar}}$) do grupo moderno em relação ao tradicional (Tabela 11).

Apesar das diferenças observadas entre os grupos serem pequenas, observa-se tendência da transpiração do grupo moderno ser superior ao tradicional em radiações acima do ponto de saturação lumínica (Figura 13A).

Figura 13 - Comparação da taxa de transpiração (E , $\text{mmol [H}_2\text{O]}.m^{-2}.s^{-1}$) em resposta à alteração da densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos ($DFFFA$, $\mu\text{mol [quanta]}.m^{-2}.s^{-1}$) entre genótipos modernos e tradicionais de arroz em relação à disponibilidade hídrica: (A) manutenção da disponibilidade hídrica do solo equivalente a uma tensão de 40 kPa e (B) manutenção da disponibilidade hídrica do solo próximo à capacidade de campo

Na condição de maior disponibilidade hídrica o grupo moderno apresentou tendência de superioridade em todas irradiâncias, no entanto, com o aumento da intensidade luminosa tal tendência torna-se mais pronunciada. Ambos os grupos apresentaram aumento exponencial (Associação Exponencial de 3º grau) da taxa de transpiração até valores de 700~800 $\mu\text{mol [quanta]}.m^{-2}.s^{-1}$, para então, praticamente estabilizar-se em maiores intensidades de radiação.

Esse comportamento difere dos observados por vários autores (KAMOTA; BAN; SHYMURA, 1974; COWAN, 1982; MACHADO; LAGÔA, 1994; MACHADO et al., 1996), que relatam aumento linear na taxa de transpiração com o aumento da intensidade de radiação. Contudo, observa-se que a taxa de transpiração aumentou até a radiações do ponto de saturação lumínica da condutância (Figura 12B) para depois estabilizar-se (Figura 13).

De acordo com Cowan (1982), a transpiração é uma relação dependente da condutância estomática (g_s) e do *deficit* de pressão de vapor folha-ar atmosférico ($DPV_{\text{folha-ar}}$). Dessa maneira, a estabilização da condutância estomática nas maiores intensidades luminosas, bem como geração de menores $DPV_{\text{folha-ar}}$ devido as condições climáticas controladas, ajudam a explicar a não linearidade do aumento da taxa de transpiração. Correlações positivas entre a taxa de transpiração e a condutância estomática, e a taxa de transpiração e o *deficit* de pressão de vapor entre folha e ar foram encontradas em ambos os grupos (Figura 14).

Os tetos observados para a taxa de transpiração foram de aproximadamente 5~6 e 3~4 mmol [H₂O].m⁻².s⁻¹, para os grupo moderno e tradicional, respectivamente. Esses valores encontram-se abaixo dos descritos por (MACHADO; LAGÔA, 1994; MACHADO et al., 1996; CENTRITTO et al., 2009).

Tal diferença parece ser decorrente do controle climático do *fitotron*. Observa-se que o grupo moderno apresenta menores valores médios de temperatura foliar em relação ao tradicional em todas as intensidades de radiação (Tabela 11).

Segundo Oliveira et al. (2005) a capacidade refrigerativa da transpiração foliar faz com que a temperatura da folha seja um indicativo da taxa transpiratória. Vieira Junior et al. (2007) argumentam que incrementos na taxa de transpiração resultam invariavelmente em redução na temperatura foliar. Evidencia-se assim, tendência de superioridade transpirativa do grupo moderno em relação ao tradicional em todas as intensidades de radiação.

Figura 14 - (A) Correlações estabelecidas entre a taxa de transpiração (E , mmol[H₂O].m⁻².s⁻¹) e o $DPV_{\text{Folha-ar}}$ nas duas condições de disponibilidade hídrica; e (B) entre a taxa de transpiração (E ; mmol[H₂O].m⁻².s⁻¹) e a condutância estomática foliar (g_s , μmol [CO₂].m⁻².s⁻¹) dos grupos (moderno e tradicional) de arroz em resposta à alteração da densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos ($DFFFA$, μmol [quanta].m⁻².s⁻¹) nas duas condições de disponibilidade hídrica. Cada ponto representa o valor médio dos genótipos de cada grupo em cada uma das intensidades de radiação utilizadas. * e ** Significativo ao nível de 5 e 1% de probabilidade, respectivamente

Tabela 9 - Valores médios e desvio padrão da temperatura das folhas bandeiras dos genótipos que compõem os grupos moderno e tradicional sob diferentes densidades de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (*DFFFA*, $\mu\text{mol} [\text{quanta}].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) na condição de maior disponibilidade hídrica

<i>DFFFA</i> ($\mu\text{mol} [\text{quanta}].\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)	Temperatura foliar média (°C)	
	Umidade próxima à capacidade de campo	
	Moderno	Tradicional
1600	26,47±1,03	26,85±1,07
1200	26,27±1,05	26,74±1,17
800	25,84±1,24	26,39±1,42
400	25,26±1,63	26,01±1,81
200	24,83±1,90	25,70±2,09
100	24,67±1,95	25,55±2,20
50	24,62±1,95	25,44±2,21
0	24,89±1,77	25,53±2,09

4.8 Curvas de respostas à alteração da concentração de dióxido de carbono

A fotossíntese em plantas é composta por processos biológicos interconectados, localizados em diferentes compartimentos das células eucarióticas fotossintetizantes (SHARKEY et al., 2007; PINHEIRO; CHAVES, 2011).

Processos biofísicos que incluem o transporte de CO_2 através da folha e estômato, processos bioquímicos localizados nas membranas dos tilacóides dos cloroplastos, estroma, mitocôndria e citosol das células determinam a taxa de assimilação de CO_2 nas plantas (SHARKEY et al., 2007).

Os processos biofísicos ou difusivos dizem respeito a resistências (estomáticas e mesofílicas) oferecidas a difusão de CO_2 , desde a atmosfera até os sítios de carboxilação nos cloroplastos. Já os processos bioquímicos dizem respeito a resistências da atividade do metabolismo fotossintético ocorridas durante a fixação de CO_2 dentro das células fotossintetizantes (GEBER; DAWSON, 1997; FLEXAS et al., 2008).

A compreensão destes processos faz-se necessária no auxílio à dissecação fisiológica da complexidade da fotossíntese foliar em resposta ao *deficit* hídrico (SERRAJ et al., 2008).

Curvas de CO_2 (taxa de assimilação de CO_2 - A - pela concentração interna de CO_2 - C_i) são ferramentas capazes de auxiliar na determinação de algumas informações

relevantes sobre possíveis limitações à difusão de CO_2 e atividade bioquímica do aparato fotossintético de plantas submetidas ao *deficit* hídrico.

No entanto, alguns dos modelos utilizados na determinação das limitações obtidas por meio de curvas (A/C_i), como o proposto por Farquhar et al. (1980), não levam em conta os efeitos da condutância mesofílica (g_m) na determinação da concentração de CO_2 no sítio de carboxilação dentro do cloroplasto (C_c), assumindo que a g_m é infinita e concentração interna de CO_2 dentro da câmara subestomática (C_i) é igual a concentração de CO_2 dentro do cloroplasto (C_c), o que não corresponde a realidade (PIMENTEL et al., 2011; MARTINS, 2011).

Assim, as possíveis limitações da condutância mesofílica de CO_2 (g_m) não incorporadas nos cálculos de A/C_i podem resultar em diferenças entre C_i e C_c . Atualmente, sabe-se que os valores de condutância mesofílica de algumas plantas podem ser tão baixos quanto aos da condutância estomática (MANter; KERRIGAN, 2004; FILHO, 2009). Além disso, apenas um número limitado de espécies vegetais teve sua g_m quantificada, nas quais foi observada grande amplitude de valores, que variaram entre $25\sim 400 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (VON CAEMMERER; EVANS, 1991; LLOYD et al., 1992; LORETO et al., 1992; EPRON et al., 1995).

Como consequência dessas diferenças entre C_i e C_c , Epron et al. (1995) mostraram que as estimativas das taxas de carboxilação máxima limitada pela quantidade, atividade e cinética da Rubisco ($V_{c\text{max}}$ e J_{max}) em curvas A/C_i podem ser menores do que aquelas determinadas a partir de curvas A/C_c . Dessa maneira, os dados obtidos a partir das curvas A/C_i foram ajustados de acordo com aplicativo proposto por (SHARKEY et al., 2007), no qual são determinados os efeitos da condutância mesofílica (g_m) sobre as taxas de carboxilação, que podem ser utilizados para a conversão dos valores de concentração interna (C_i) de CO_2 em concentração cloroplastídica de CO_2 (C_c), permitindo assim, a construção de novas curvas de assimilação (A/C_c).

Na condição de menor disponibilidade hídrica foram observadas variações de valores entre os genótipos quanto à taxa de assimilação de CO_2 estimada para uma concentração cloroplastídica de CO_2 (A/C_c) equivalente a 400 ppm (Tabela 10). O genótipo moderno 'BRS-Cirrad' apresentou os maiores valores, seguido pelo 'BRS-Curinga', sendo que ambos apresentaram tendência de superioridade aos demais, ao passo que o genótipo 'BRS-Primavera' apresentou os menores valores em relação

aos demais. Os demais genótipos (tradicionais) apresentaram valores similares, com pouca variação entre si (Tabela 10).

Na determinação da taxa de assimilação de CO_2 estimada para uma concentração externa ou ambiente (AC_a) equivalente a 400 ppm de CO_2 , apenas o genótipo 'BRS-Primavera' apresentou valores inferiores aos demais genótipos, que não apresentaram grandes diferenças entre si (Tabela 10). Na taxa de assimilação de CO_2 máxima ($A_{\max}$) para uma concentração externa equivalente a 1000 ppm de CO_2 também foram observadas variações, sendo que os genótipos 'BRS-Cirrad', 'BRS-Curinga' 'Três Meses Branco' e 'Bolinha' apresentaram os maiores valores, enquanto que o 'BRS-Primavera' apresentou os menores valores. Os demais genótipos apresentaram pouca diferença entre si (Tabela 10).

Pode-se observar que, apesar dos genótipos 'BRS-Cirrad' e 'BRS-Curinga' apresentarem tendência de superioridade de AC_c , AC_a e $A_{\max}$, não foram observadas diferenças significativas desses genótipos em relação aos demais quanto à taxa de assimilação de CO_2 (A) realizada aos 5 e 6 dias após o início da aplicação dos tratamentos (Tabela 3). No entanto, o genótipo 'BRS-Primavera', que apresentou menor AC_c , AC_a e $A_{\max}$ (Tabela 10), demonstrou comportamento semelhante ao observado na taxa de assimilação (A) realizada aos 5 e 6 dias após o início da aplicação dos tratamentos, sendo significativamente inferior aos demais (Tabela 3).

Figura 15 - Curvas de resposta da taxa de assimilação líquida de CO_2 (A , $\mu\text{mol} [\text{CO}_2] \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) em função da variação da concentração cloroplastídica de CO_2 (C_c - Pa^{-1}) de genótipos de arroz em relação à disponibilidade hídrica. Cada ponto representa o valor médio de três repetições e seu respectivo desvio padrão. Os marcadores fechados representam plantas submetidas a condição hídrica equivalente 40 kPa de tensão, os marcadores abertos representam plantas submetidas a uma condição hídrica próxima a capacidade de campo. Cada figura representa um genótipo (A: 'Três Meses Branco'; B: 'Batatais'; C: 'Bolinha'; D: 'BRS-Cirrad'; E: 'BRS-Curinga'; F: 'De Morro'; G: 'Douradão' e H: 'BRS-Primavera')

Tabela 10 - Valores médios estimados para as taxas de assimilação de CO₂ em uma concentração cloroplastídica (AC_c) e externa (AC_a) de CO₂ equivalentes a 400 ppm, taxa de assimilação máxima (A_{max}) para uma concentração (C_a) externa equivalente a 1000 ppm, e limitações estomáticas (L_s) e metabólicas (L_m) à taxa de assimilação de CO₂ dos genótipos de arroz em relação à condição hídrica

Genótipo	40 kPa de tensão				
	AC _c	AC _a	A _{max}	L _s	L _m
	μmol [CO ₂].m ⁻² .s ⁻¹			%	
‘Três Meses Branco’	18,32±0,45	13,95±0,42	23,47±2,16	23,84±0,55	14,56
‘Batatais’	17,85±0,60	13,25±0,25	22,15±1,35	25,74±1,49	16,95
‘Bolinha’	18,41±0,88	14,68±0,46	24,37±1,91	20,19±2,12	12,37
‘BRS-Cirrad’	21,15±1,43	14,44±0,64	24,68±1,05	31,61±2,88	29,54
‘BRS-Curinga’	19,47±0,46	14,16±0,27	25,05±0,76	27,27±1,53	21,23
‘De Morro’	17,11±0,47	12,54±0,22	20,06±1,18	26,69±0,88	16,38
‘Douradão’	18,01±1,02	13,69±1,02	21,84±2,13	24,02±1,64	18,91
‘BRS-Primavera’	12,86±0,68	9,59±0,42	15,30±0,90	25,42±0,87	45,93
Genótipo	Próximo à capacidade de campo				
	AC _c	AC _a	A _{max}	L _s	L _m
	μmol [CO ₂].m ⁻² .s ⁻¹			%	
‘Três Meses Branco’	21,44±1,10	17,47±1,27	28,14±2,31	18,60±2,26	0,00
‘Batatais’	21,50±1,58	17,08±1,19	31,47±1,94	20,05±0,45	0,00
‘Bolinha’	21,00±1,26	16,57±0,71	29,03±1,64	21,01±1,69	0,00
‘BRS-Cirrad’	30,01±0,27	24,37±0,29	40,28±0,54	18,81±0,86	0,00
‘BRS-Curinga’	24,89±0,30	19,87±0,82	35,85±1,10	19,64±1,53	0,00
‘De Morro’	20,46±1,14	15,39±0,75	27,97±1,62	24,74±1,59	0,00
‘Douradão’	22,20±1,01	18,40±0,81	28,95±2,32	17,12±1,57	0,00
‘BRS-Primavera’	23,79±1,37	18,41±0,93	28,04±1,41	22,65±1,76	0,00

Esse comportamento pode estar relacionado à possíveis limitações à taxa de assimilação de CO₂ impostas pela alteração da condutância estomática. A condutância estomática varia em virtude do movimento de abertura e fechamento dos estômatos, que por sua vez, pode diferir entre genótipos para uma mesma condição hídrica. Variações genotípicas da condutância estomática para uma mesma condição hídrica foram descritas por Yoshida (1975), Dingkuhn et al. (1989), Dingkuhn (1991), Jodo (1995), Lafite et al. (2006) e Centritto et al. (2009).

Os efeitos da condutância estomática sobre a taxa de assimilação podem ser quantificados por ajustes dos dados AC_c a regressões não lineares, onde são estimadas taxas de assimilação de CO_2 correspondentes a uma dada concentração de CO_2 ambiente (C_a) e cloroplastídica (C_c). No momento que a concentração interna de CO_2 (C_i) atinge o mesmo valor da concentração externa (C_a), a taxa de assimilação de CO_2 encontra-se num valor que representa a ausência da limitação estomática à entrada de CO_2 ambiente para o interior das folhas, permitindo assim, a quantificação da limitação estomática (L_s) imposta a assimilação.

Na determinação da L_s observa-se que os genótipos modernos ‘BRS-Cirrad’ e ‘BRS-Curinga’ apresentaram valores superiores aos demais (Tabela 10). As maiores L_s desses genótipos parecem ter restringido suas taxas de assimilação, não os permitindo apresentar valores superiores aos demais (Tabela 3).

A limitação estomática tem sido descrita como a principal causa da redução na assimilação de carbono em girassol (PANKOVIC et al., 1999), videiras (MEDRANO et al., 2002) e outras culturas (CHAVES, 1991; CORNIC, 2000; CORNIC e FRESNEAU, 2002; CARVALHO; SILVA, 2011). Contudo, alguns autores como Sharkey (1990) e Lowor (2002), têm atribuído as reduções ocorridas na taxa de assimilação sob condições de *deficit* hídrico leve à moderado não só a redução da abertura dos estômatos, mas também ao aumento da resistência à difusão de CO_2 através do mesófilo foliar, enquanto que outros tem evidenciado fortes correlações da redução do conteúdo hídrico foliar relativo com a redução da taxa da atividade metabólica celular (KAISER, 1987; 1993; MAROCO et al., 2002; PARRY et al., 2002; LAWLOR; CORNIC, 2002; LAWLOR, 2002; ZHOU; LAN; ZHANG, 2007).

Assim, a redução da A sob redução do conteúdo hídrico foliar relativo também pode se dar como consequência da redução da condutância mesofílica (g_m) promovida pelo aumento da limitação ao transporte de CO_2 a partir de espaços intercelulares através das paredes celulares, membrana, citosol, membrana do cloroplasto e do estroma (VON CAEMMERER; EVANS, 1991), bem como pela redução da atividade metabólica celular dentro dos cloroplastos (ESCALONA; FLEXAS; MEDRANO, 1999; FLEXAS; ESCALONA; MEDRANO, 1999; PANKOVIC et al., 1999; LAWLOR, 2002; ZHOU; LAN; ZHANG, 2007) promovida pela redução da atividade da Rubisco (MAROCO et al., 2002; PARRY et al., 2002), regeneração da RuBP (GIMÉNEZ; MITCHELL; LAWLOR, 1992; GUNASEKERA; BERKOWITZ, 1993) e redução da síntese de ATP (LAWLOR; CORNIC, 2002; LOWLOR, 2002).

Comparando-se os valores da taxa de carboxilação máxima (V_{cmax}) observa-se que os genótipos ‘Bolinha’ e ‘BRS-Curinga’ apresentaram valores superiores aos demais, que não variaram muito entre si. No entanto, o genótipo ‘BRS-Primavera’ apresentou valores inferiores aos demais. Os valores de V_{cmax} observados variaram de 72,6 até 113,9 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ para o ‘BRS-Primavera’ e ‘Bolinha’, respectivamente.

Na determinação da taxa de carboxilação máxima limitada pelo transporte de elétrons (J_{max}), o genótipo ‘BRS-Primavera’ apresentou os menores valores em relação aos demais, que não diferiram entre si (Tabela 11). Embora não tenham sido constatadas grandes diferenças entre os genótipos, o ‘BRS-Cirrad’ e ‘BRS-Curinga’ apresentaram valores superiores. Os valores da J_{max} variaram de 76,05 a 119,46 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ para o ‘BRS-Primavera’ e ‘BRS-Cirrad’, respectivamente. Valores de V_{cmax} e J_{max} semelhantes aos aqui observados foram descritas por Gu et al. (2012) ao compararem a atividade metabólica de 13 linhagens de arroz contrastantes, sob diferentes condições de disponibilidade hídrica.

Percebe-se que os genótipos ‘BRS-Cirrad’ e ‘BRS-Curinga’ apresentaram pequena tendência de superioridade da atividade metabólica em relação aos demais genótipos, enquanto que o genótipo ‘BRS-Primavera’ apresenta os menores valores. Tal comportamento está em concordância com os valores da taxa de assimilação realizado aos 5 e 6 dias após a aplicação dos tratamentos (Tabela 3) e com os valores estimados de AC_c , AC_a e A_{max} (Tabela 10). Na determinação da condutância mesofílica (g_m), os genótipos tradicionais ‘Três Meses Branco’, ‘Douradão’ e o genótipo moderno ‘BRS-Primavera’ apresentaram tendência de superioridade aos demais, que não variaram muito entre si (Tabela 11). Os valores variaram entre 0,99 à 1,63 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}.\text{Pa}^{-1}$ para o ‘Bolinha’ e ‘Douradão’, respectivamente.

De maneira geral, percebe-se que a maior redução da taxa de assimilação máxima (A_{max}) do genótipo ‘BRS-Primavera’ em relação aos demais é causada, principalmente, por fatores metabólicos. Alguns autores, como Flexas et al. (1999) e Pankovic et al. (1999) consideram que a atividade metabólica diminui progressivamente com as quedas do conteúdo hídrico foliar relativo, de maneira que, os menores valores do conteúdo hídrico foliar relativo observado no genótipo ‘BRS-Primavera’ em relação aos demais (Tabela 8), ajuda a explicar suas menores taxas metabólicas. Tal constatação também pode ser confirmada por sua elevada limitação metabólica (L_m) e baixos valores de V_{cmax} , J_{max} em relação à maioria dos genótipos. Em outras espécies, a ocorrência de

valores reduzidos de V_{cmax} e J_{max} sob condições de estresse hídrico também tem sido atribuída, principalmente, à limitação metabólica (L_m), que pode decorrer da redução da concentração interna de CO_2 (WILSON et al., 2000; XU; BALDOCCHI, 2003). Esse comportamento parece estar relacionado a baixa concentração interna de CO_2 (Tabela 5), resultante da baixa condutância estomática (Tabela 4), restringindo assim, a quantidade do substrato CO_2 disponível no sítio de carboxilação.

Tabela 11 - Valores médios estimados por meio das curvas A/C_c para a velocidade máxima de carboxilação (V_{cmax}), taxa de carboxilação máxima limitada pelo transporte de elétrons (J_{max}) e condutância mesofílica (g_m) dos genótipos de arroz em relação à condição hídrica

40 kPa de tensão			
Genótipo	V_{cmax}	J_{max}	g_m
	$\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$		$\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}.\text{Pa}^{-1}$
‘Três Meses Branco’	87,02±12,88	109,10±7,38	1,47±0,22
‘Batatais’	95,43±12,71	115,18±11,62	1,07±0,11
‘Bolinha’	113,87±3,43	114,23±14,70	0,99±0,16
‘BRS-Cirrad’	96,15±6,78	119,46±6,60	1,10±0,07
‘BRS-Curinga’	108,50±6,87	116,49±7,56	1,07±0,10
‘De Morro’	96,41±15,24	112,60±14,41	1,05±0,16
‘Douradão’	90,48±10,48	113,15±12,54	1,63±0,31
‘BRS-Primavera’	72,55±10,44	76,05±9,64	1,28±0,31
Próximo à capacidade de campo			
Genótipo	V_{cmax}	J_{max}	g_m
	$\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$		$\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}.\text{Pa}^{-1}$
‘Três Meses Branco’	126,3±13,98	139,58±22,01	2,01±0,23
‘Batatais’	119,27±1,94	163,83±13,81	1,46±0,28
‘Bolinha’	116,95±8,86	121,52±13,04	1,28±0,17
‘BRS-Cirrad’	153,45±9,19	210,39±12,38	1,75±0,18
‘BRS-Curinga’	144,40±7,10	199,49±6,00	1,58±0,12
‘De Morro’	132,79±6,77	157,01±4,49	1,01±0,10
‘Douradão’	126,64±17,68	140,27±10,94	2,43±0,47
‘BRS-Primavera’	128,84±23,04	143,54±12,90	2,02±0,18

A redução da concentração interna de CO_2 (C_i) como consequência do aumento da limitação estomática, têm sido considerada por promover a redução de ambos, A e C_c .

dentro do mesofilo foliar, que acabam inibindo o metabolismo (KAISER, 1987; DOWNTON et al., 1988; CORNIC, 2000). Contudo, percebe-se que a menor taxa de condutância estomática (g_s) não resultou em menor condutância mesofílica (g_m), o que não era esperado. A redução da condutância mesofílica em decorrência da redução da disponibilidade hídrica é uma resposta amplamente conhecida (CORNIC et al., 1989; DELFINE; LORETO; ALVINO, 2001; FLEXAS et al., 2002; WARREN, 2004). No entanto, no presente caso, parece que a condutância mesofílica (g_m) pode ser determinada por outros fatores, além da disponibilidade de CO_2 . Alguns autores tem evidenciado que o *deficit* hídrico pode acarretar algumas alterações morfológicas no mesofilo foliar, alterando assim, suas taxas de difusão de CO_2 (HANBA et al., 2001). Segundo Flexas et al. (2008) e Galmés et al. (2011), o valor da condutância mesofílica (g_m) pode ser influenciado até mesmo pela área foliar específica.

Nos genótipos ‘BRS-Cirrad’ e ‘BRS-Curinga’ a limitação estomática (L_s) e metabólica (L_m) foram superiores aos demais (Tabela 10), indicando que ambas as limitações podem estar atuando em conjunto na redução da taxa fotossintética máxima, A_{max} , no entanto, com maior efetividade da limitação estomática. Essa maior efetividade é confirmada ao compararmos os valores da L_s e L_m , onde o valor médio da L_s foi 14,5% superior ao da L_m . De acordo com alguns autores (CHAVES, 1991; LOWLOR, 2002), durante o início do stress hídrico, a limitação estomática tem sido considerada como a principal responsável pelo declínio da fotossíntese. Já os genótipos (tradicionais) apresentaram limitações estomáticas (L_s), em média, (32,35%) superiores aos valores da limitação metabólica (L_m), indicando que a redução da taxa de assimilação máxima, A_{max} , pode ter sido decorrente principalmente de fatores difusivos. Na condutância mesofílica (g_m), uma maior variação foi verificada entre os genótipos tradicionais (Tabela 16). Os genótipos ‘BRS-Cirrad’ e ‘BRS-Curinga’ apresentaram valores de condutância mesofílica (g_m) intermediários (Tabela 11).

Na condição de maior disponibilidade hídrica observa-se que os genótipos modernos, ‘BRS-Cirrad’, ‘BRS-Curinga’ e ‘BRS-Primavera’, apresentaram os maiores valores de AC_c , AC_a e A_{max} , em relação aos demais (Tabela 10). Os demais genótipos (tradicionais) não apresentaram grandes diferenças entre si. Essas observações estão em conformidade com os valores da taxa de assimilação de CO_2 (A) realizada aos 5 e 6 dias após a aplicação dos tratamentos (Tabela 3), onde o ‘BRS-Cirrad’, ‘BRS-Curinga’ e ‘BRS-Primavera’ foram significativamente superiores aos demais, exceto para o

‘Douradão’. Essa parece ser uma forte evidência de que o maior potencial produtivo dos genótipos modernos de arroz em relação aos tradicionais está intimamente relacionado à maior capacidade fotossintética, como constatado por em outros trabalhos (KURODA; KUMURA, 1990; JIANG et al., 2002; ZHANG; KOKUBUM, 2004; SASAKI; ISHII, 2004).

Quanto a L_s , foram observadas diferenças entre os genótipos, no entanto, apenas o ‘De Morro’, apresentou elevados valores em relação aos demais (Tabela 10). A maior L_s apresentada pelo genótipo ‘De Morro’ está em conformidade com os menores valores observados nas suas taxas de assimilação (Tabela 3) e condutância estomática foliar (Tabela 4). Já os genótipos ‘BRS-Cirrad’ e ‘BRS-Curinga’ apresentaram tendência de L_s inferiores aos demais. Essas observações estão de acordo com os elevados valores de condutância estomática (g_s) (Tabela 4) e concentração interna de CO_2 (C_i) (Tabela 5) desses genótipos em relação aos demais. Os demais genótipos apresentaram valores intermediários para a L_s , também apresentando valores intermediários para A (Tabela 3), g_s (Tabela 4) e C_i (Tabela 5). Observa-se assim que, a L_s de ambos os genótipos, parece estar intimamente relacionada com a g_s e A observada nas leituras realizadas aos 5 e 6 dias após o início dos tratamentos. Segundo Chaves (1991) e Cornic (2000), na ausência de *deficit* hídrico e no início do estresse hídrico a limitação estomática tem sido considerada a principal responsável pela taxa de variação da taxa fotossintética. Correlações positivas entre assimilação e condutância estomática sob condições hídricas não limitantes têm sido amplamente relatadas em arroz (TURNER, et al., 1986; KONDO et al., 2004) e outras culturas (WONG; COWAN; FARQHAR, 1979; TURNER; BEGG, 1981; FARQHAR; SARKEY, 1982). Segundo Taylaram et al. (2011), a alta capacidade de produção do genótipo moderno de arroz Tanakari é atribuída a sua maior condutância estomática. Adachi et al. (2011) fazem constatações semelhantes para outro genótipo moderno de arroz de alta produtividade.

Kusumi et al. (2012) ao compararem as trocas gasosas de uma planta de arroz mutante, que não apresenta fechamento estomático sob alta concentração interna de CO_2 com uma planta de arroz selvagem (com fechamento estomático), concluíram que sob condições bem irrigadas a condutância estomática é o principal determinante da taxa fotossintética em arroz.

De acordo com Lawlor (2002), em uma condição padrão bem hidratada (sem estresse) não devem ocorrer limitações metabólicas, de maneira que os valores da L_m na condição de maior disponibilidade hídrica foram assumidos como zero. Contudo, os

efeitos da condutância estomática e concentração interna de CO_2 sobre a taxa de assimilação também estão intimamente relacionadas com a atividade do metabolismo fotossintético, tal como, velocidade máxima de carboxilação (V_{cmax}) e taxa de carboxilação máxima limitada pelo transporte de elétrons (J_{max}) (WILSON et al., 2000; XU; BALDOCCHI, 2003).

Variações genotípicas do metabolismo fotossintético foliar de diferentes genótipos de arroz, mantidos sob condições hídricas não limitantes, têm sido relatados por Taylaram et al. (2011), Adachi et al. (2011) e Gu et al. (2012).

Na determinação das variáveis metabólicas foram observadas variações de valores entre os genótipos. Os genótipos ‘BRS-Cirrad’ e ‘BRS-Curinga’ apresentaram tendência de V_{cmax} superiores aos demais, que não variaram muito entre si (Tabela 11).

Os genótipos ‘BRS-Cirrad’ e ‘BRS-Curinga’ também tendência de superioridade da J_{max} , enquanto que o ‘BRS-Primavera’, ‘Três Meses Branco’ e ‘Douradão’ apresentaram valores inferiores. Os demais genótipos não apresentaram grandes variações entre si (Tabela 11).

Os maiores valores apresentados pelo ‘BRS-Cirrad’ e ‘BRS-Curinga’ estão em concordância com os valores observados na taxa de assimilação de CO_2 (Tabela 3), condutância estomática (Tabela 4) e concentração interna de CO_2 (Tabela 5).

Percebe-se assim que, as maiores taxas metabólicas e, conseqüentemente, maiores taxas fotossintéticas dos genótipos modernos em relação aos tradicionais, podem ser atribuídas as suas menores limitações estomáticas, ou seja, maiores condutâncias estomáticas como demonstrados por Kuroda e Kumura (1990), Jiang et al. (2002), Zhang e Kokubum (2004), Sasaski e Ishii (2004), Taylaram et al. (2011) e Adachi et al. (2011).

No entanto, a condutância mesofílica (g_m) desses genótipos não foram superiores aos demais (Tabela 11), o que não era esperado. Parece provável que a g_m dos genótipos modernos ‘BRS-Cirrad’ e ‘BRS-Curinga’, mesmo sendo inferior aos demais, foi suficiente para atender sua demanda de CO_2 no cloroplasto.

Ao compararmos o mesmo genótipo sob as duas condições de disponibilidade hídrica percebe-se que ambos os genótipos, com exceção do ‘Bolinha’, apresentaram reduções das variáveis AC_c , AC_a , A_{max} e L_s na condição de menor disponibilidade hídrica.

As reduções dessas variáveis estão de acordo com as reduções observadas na taxa de assimilação (Tabela 3) e condutância estomática (Tabela 4) realizada aos 5 e 6 dias após o início da aplicação dos tratamentos. Essas reduções indicam que, apesar da tensão do estresse hídrico aplicada (40 kPa) ser considerada leve (por não promover efeitos de significativos de estresse hídrico) em arroz (STONE et al., 1986), todos os genótipos, exceto o ‘Bolinha’ sofreram efeitos do estresse hídrico mais severos do que o esperado. Esse efeito de severidade pode ter sido provocado pelo volume reduzido de solo nos vasos utilizados, que possivelmente causou restrição do desenvolvimento radicular, como discutido anteriormente.

No entanto, comparando-se os valores de AC_c , AC_a e A_{max} , entre as duas condições de disponibilidade hídrica, observa-se que os genótipos modernos apresentaram maiores reduções em relação aos tradicionais para a condição de menor disponibilidade (Tabela 10).

Percebe-se que as maiores variações de valores ocorrem entre os genótipos modernos. Tal comportamento pode indicar maior susceptibilidade dos genótipos modernos ao *deficit* hídrico, porém com ampla faixa de variação. O genótipo ‘BRS-Primavera’ apresentou as maiores reduções (mais susceptível) e o ‘BRS-Curinga’ as menores (menos susceptível). Nascente et al. (2011) ao avaliarem a resposta produtiva de vários genótipos modernos de arroz de terras altas lançados no Brasil cultivados sob diferentes sistemas de manejo de solo e irrigação, constataram que o genótipo ‘BRS-Primavera’ apresentou a menor produtividade em relação aos demais sob menores disponibilidades hídricas.

De acordo com Soares et al. (2008), o genótipo ‘BRS-Curinga’ se apresenta como a variedade cultivada moderna de menor susceptibilidade ao estresse hídrico em comparação a outras lançadas no mesmo período. Esse comportamento está em conformidade com os valores observados na taxa de assimilação de carbono (Tabela 3) e condutância estomática (Tabela 4), onde os genótipos modernos também apresentaram os maiores percentuais de redução em relação aos tradicionais.

Na determinação dos valores da limitação estomática, L_s , observa-se que na condição de menor disponibilidade hídrica, os genótipos modernos ‘BRS-Cirrad’ e ‘BRS-Curinga’ apresentaram os maiores aumentos (40,40% e 27,72%, respectivamente) em relação ao aumento médio dos tradicionais (20,02%) (Tabela 10), indicando assim, o efeito da redução da condutância estomática sobre suas taxas de assimilação. No entanto, no genótipo ‘BRS-Primavera’ o aumento da limitação estomática na condição

de menor disponibilidade hídrica foi menor em relação aos demais (10,89%), indicando que a redução da sua taxa de assimilação pode ter sido mais influenciada por limitações metabólicas do que por limitações difusivas de CO_2 , como discutido anteriormente.

Analisando as variáveis V_{cmax} , J_{max} e g_m , foi observado que todos os genótipos apresentaram quedas de valores para a condição de menor disponibilidade hídrica (Tabela 11). Tal comportamento está em conformidade com a taxa de assimilação (A) realizada aos 5 e 6 dias após a aplicação dos tratamentos (Tabela 3). Reduções da condutância mesofílica g_m em decorrência do estresse hídrico tem sido amplamente relatadas em diversas espécies vegetais (CORNIC et al., 1989; DELFINE; LORETO; ALVINO, 2001; FLEXAS et al., 2002; WARREN; LIVINGSTON; TURPIN, 2004).

Alguns autores também tem relatado reduções da V_{cmax} e J_{max} sob condições de *deficit* hídrico, sugerindo que a limitação metabólica (L_m) exerce papel predominante durante o *deficit* hídrico (WILSON et al., 2000; XU; BALDOCCHI, 2003).

No entanto, Chaves (1991) e Cornic (2000) mencionaram que a limitação metabólica (L_m) exerce maior influência sobre a taxa de assimilação de carbono, apenas quando o estresse hídrico torna-se severo.

Zhou et al. (2007) constataram em arroz que, a limitação estomática (L_s) é a maior responsável pela inibição da taxa de assimilação quando o conteúdo hídrico foliar relativo permanece entre 92% e 79%, onde a taxa de A_{max} pode ser reestabelecida aos valores da condição sem estresse, elevando-se a concentração interna de CO_2 no cloroplasto, enquanto que a limitação metabólica (L_m) torna-se dominante apenas quando o conteúdo hídrico foliar relativo encontra-se abaixo de 79%, onde a elevação da concentração de CO_2 não promove recuperação total de A_{max} .

Apesar do *CHF* de ambos os genótipos aqui avaliados permanecerem acima de 80% (Tabela 8) e todos os genótipos (exceto o ‘BRS-Primavera’) apresentarem valores de limitação estomática (L_s) superiores aos valores da limitação metabólica (L_m), e os valores de A_{max} não foram reestabelecidos a valores próximos aos da condição de maior disponibilidade hídrica com elevação da concentração cloroplastídica (C_c) de CO_2 (Tabela 10).

Isso indica que a limitação metabólica (L_m) também pode estar atuando em conjunto com a limitação estomática (L_s), no entanto, com variações da efetividade de cada uma entre os genótipos. Os maiores valores de L_m e as maiores reduções de A_{max} dos genótipos modernos ‘BRS-Primavera’, ‘BRS-Cirrad’ e ‘BRS-Curinga’ em relação

aos demais, indicam maior influência da limitação metabólica sobre os genótipos modernos do que sobre os tradicionais (Tabela 10).

Lawlor (2002) descreve a existência de dois tipos de respostas da redução da taxa fotossintética máxima ($A_{\max}$) ao decréscimo do conteúdo hídrico foliar relativo. Na resposta do tipo 1, a redução de $A_{\max}$ se inicia apenas quando o conteúdo hídrico foliar relativo atinge valores inferiores a 80%, como descrita por Zhou et al. (2007).

Na resposta do tipo 2, a redução de $A_{\max}$ inicia juntamente com o início do decréscimo do conteúdo hídrico foliar relativo como observado por Lawlor e Cornic (2002), mencionando ainda que, essas respostas parecem ser extremos de uma gama, ou parte de um contínuo muito maior de respostas.

Lawlor (2002) também menciona que o metabolismo fotossintético de uma mesma espécie (por exemplo, girassol) pode responder de diferentes maneiras as alterações do conteúdo hídrico foliar relativo, podendo apresentar os dois tipos de respostas. Dessa maneira, parece provável que a resposta apresentada pelo genótipo ‘BRS-Primavera’ sugere um padrão semelhante ao tipo 2, com a limitação metabólica (L_m) exercendo maior influência sobre a $A_{\max}$ mesmo em conteúdo hídrico foliar superior a 80%.

Parece provável que a resposta do Tipo 2 pode ser causada pela incapacidade dos mecanismos de regulação em manter a homeostase iônica e osmótica com a diminuição do conteúdo hídrico foliar relativo, assim, o metabolismo é prejudicado, ocorrendo diminuição de $A_{\max}$ (LAWLOR, 2002). Esse parece ser o caso do genótipo ‘BRS-Primavera’, que apresentou o menor *CHF* em relação aos demais (Tabela 8).

Nos genótipos tradicionais um padrão de resposta mais próximo do tipo 1 foi observado, onde a limitação metabólica (L_m) também exerce efeito sobre a taxa de assimilação máxima ($A_{\max}$), mas é inferior ao da limitação estomática (L_s).

Na resposta do tipo 1, as condições podem não mudar com a redução inicial do conteúdo hídrico foliar relativo, talvez por causa de mecanismos de regulação que controlam a concentração de íons. Se dentro das tolerâncias reguladoras do metabolismo, então nenhuma mudança ocorre em $A_{\max}$ (LAWLOR, 2002).

Já nos genótipos ‘BRS-Cirrad’ e ‘BRS-Curinga’, as respostas sugerem um padrão intermediário entre o tipo 1 e 2, onde a limitação metabólica (L_m) e estomática (L_s) parece ter efetividade semelhante em conteúdo hídrico foliar relativo superior a 80%. Tal constatação está em conformidade com os valores do conteúdo hídrico foliar

relativo (*CHF*) que apresentaram valores intermediários entre o ‘BRS-Primavera’ e os tradicionais (Tabela 8).

Lawlor (2002) menciona também que, essa dinâmica de respostas pode variar em função das condições ambientais, espécie vegetal e idade da folha. No entanto, no presente caso, parece provável que a diferença entre os padrões de respostas estejam ligados as características genotípicas.

Uma maior efetividade da limitação metabólica em conteúdos hídricos foliares relativos superiores a 80% pode estar relacionada à redução do conteúdo de ATP.

Reduções do conteúdo de ATP podem ocorrer a partir do início do decréscimo do conteúdo hídrico foliar relativo (TEZARA et al., 1999;. FLEXAS; MEDRANO, 2002; LAWLOR, 2002).

A taxa fotossintética é fortemente dependente da síntese de RuBP. Dessa maneira, reduções do teor de RuBP de folhas sob conteúdo hídrico foliar relativo reduzido afetam significativamente a taxa fotossintética (TEZARA et al., 1999).

Em girassol estressado, Giménez et al. (1992) encontraram forte dependência de A pelo teor de RuBP, sugerindo que A_{max} foi determinada, principalmente, pelo teor de RuBP. A quantidade reduzida ou limitada de RuBP pode resultar do fornecimento inadequado de ATP ou de uma diminuição da taxa de regeneração provocada pela baixa atividade enzimática. Juntamente com a redução da síntese de RuBP pode ocorrer a diminuição da atividade da enzima RuBP ativasse (LAWLOR, 2002).

A RuBP ativasse atua promovendo a liberação de inibidores que se ligam com os sítios ativos da Rubisco, aumentando assim, a sua atividade; no entanto, essa reação requer ATP. Assim, a redução da atividade e estado de ativação da RuBP em baixo conteúdo hídrico foliar relativo pode estar relacionado com as baixas concentrações de ATP (ROBINSON; PORTIS, 1988).

Evidências de que a atividade de RuBP ativasse diminui à medida que o conteúdo hídrico foliar relativo é reduzido, está em forte correlação com a diminuição da concentração de ATP (PARRY et al., 2002).

5 CONCLUSÕES

Na determinação das curvas de resposta à alteração da intensidade luminosa sob condição de menor disponibilidade hídrica, ambos os grupos de genótipos apresentaram tendência de comportamento semelhante. Na condição de maior disponibilidade hídrica, o grupo dos genótipos modernos apresentou tendência de superioridade de respostas. No entanto, ao se comparar os dois grupos sob as duas condições de disponibilidade hídrica, observa-se que o grupo dos genótipos modernos apresenta a maior redução, demonstrando maior susceptibilidade ao *deficit hídrico*.

Na determinação das curvas de respostas à alteração da concentração interna de CO₂, observa-se que na condição de menor disponibilidade hídrica os genótipos modernos apresentam tendência de maior limitação estomática e metabólica em relação aos tradicionais. Na condição de maior disponibilidade os genótipos modernos apresentaram tendência de superioridade da atividade metabólica e menores limitações estomáticas em relação aos tradicionais.

A taxa de assimilação de CO₂ de ambos os genótipos, independente da condição hídrica, apresentam fortes correlações positivas com a condutância estomática foliar e transpiração.

6 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Nas avaliações da taxa de assimilação de CO₂, realizadas aos 5 e 6 dias após a aclimação, observa-se que os genótipos tradicionais e modernos apresentaram comportamento semelhante na condição de menor disponibilidade hídrica. Na condição de maior disponibilidade hídrica, os genótipos modernos apresentaram valores superiores aos demais.

O conteúdo hídrico foliar relativo apresentou boa correlação positiva com a taxa de assimilação de CO₂ apenas para a condição de menor disponibilidade hídrica.

As variáveis, concentração interna de CO₂ e eficiência de uso da água não apresentaram boas correlações com a taxa de assimilação de CO₂ de ambos os genótipos, independente da condição de disponibilidade hídrica.

Os genótipos modernos apresentaram as maiores reduções nas taxas de assimilação de CO₂, condutância estomática foliar e transpiração em relação aos tradicionais quando submetidos a condição de menor disponibilidade hídrica, demonstrando maior susceptibilidade ao *deficit hídrico*.

|

REFERÊNCIAS

- ABADIE, T.; CORDEIRO, C.M.T.; FONSECA, J.R.; ALVES, R. de B. das N.; BURLE, M.L.; BRONDANI, C.; RANGEL, P.H.N.; CASTRO, E. da M. de; SILVA, H.T. da; FREIRE, M.S.; ZIMMERMANN, F.J.P.; MAGALHÃES, J. R. Construção de uma coleção nuclear para o Brasil. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 40, n. 2, p. 129-136, 2005.
- ADACHI, S.; TSURU, Y.; NITO, N.; MURATA, K.; YAMAMOTO, T.; EBITANI, T.; OOKAWA, T.; HIRASAWA, T. Identification and characterization of genomic regions on chromosomes 4 and 8 that control the rate of photosynthesis in rice leaves. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 62, p. 1927-1938, 2011.
- ADORIAN, G.C. **Caracterização da diversidade fenotípica existente em uma coleção nuclear de arroz de terras altas**. 2010. 72p. Dissertação (Mestrado em Produção Vegetal) - Universidade Federal do Tocantins/CAUG - Universidade Federal do Tocantins, Gurupi, 2010.
- AGNIHOTRI, R.K.; PALNI, L.M.S.; SINGH, B.; PANGTEY, Y.P.S. Evaluation of fodder quality of straw of different landraces of rice (*Oryza sativa* L.) under cultivation in Kumaun region of Central Himalaya. **International Journal of Sustainable Development and World Ecology**, Lancs, v. 10, p.391-400, 2003.
- ALVAREZ, R.C.F.; CRUSCIOL, C.A.C.; RODRIGUES, J.D.; ALVAREZ, A.C.C. Marcha de absorção de nitrogênio de cultivares de arroz de terras altas com diferentes tipos de plantas. **Científica**, Jaboticabal, v. 34, n. 2, p. 162-169, 2006.
- ANA (AGÊNCIA NACIONAL DA ÁGUA). Disponível em:<
<http://cadastrorhdro.ana.gov.br/relatorioProjeto.php?&id=637&voltar=projetos&orderBy=&filtro=®s=10&bt=&bn=&pag=1>>. Acesso em: 20 abr. 2009.
- AREIAS, R.G. de B.M.; PAIVA, D.M. de; SOUZA, S.R.; FERNANDES, M.S. Similaridade genética de variedades crioulas de arroz, em função da morfologia, marcadores rapd e acúmulo de proteína nos grãos. **Bragantia**, Campinas, v. 65, n. 1, p. 19-28. 2006.
- ARF, O.; RODRIGUES, R.A.F.; SÁ, M.E.; CRUSCIOL, C.A.C. Influência da época de semeadura no comportamento de cultivares de arroz (*Oryza sativa* L.) irrigado por aspersão na região de Selvíria (MS). **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 35, p. 1967-1976, 2000.
- ARGENTA, G.; DA SILVA, P.R.F.; BORTOLINI, C.G. Clorofila na folha como indicador do nível de nitrogênio em cereais. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 31, p. 715-722, 2001.
- ARROZ BRASILEIRO. **Estatísticas**: Brasil; Tabela 1.01. Série histórica de produção (1998 - 2008). 2009a. Disponível em:
<<http://www.arroz.agr.br/site/estatisticas/html/tab103.htm>>. Acesso em: 10 abr. 2009.

ARROZ BRASILEIRO. **Estatísticas: Mundo-arroz em casca**; Tabela 2.01 - Série histórica: área, produção e produtividade mundial (1961 - 2007). 2009b. Disponível em: <<http://www.arroz.agr.br/site/estatisticas/html/tab101.htm>>. Acesso em: 10 abr. 2009.

ARROZ E PECUÁRIA. **A lavoura de arroz**. 2009. Disponível em: <<http://www.arrozpec.com.br/>>. Acesso em: 7 ago. 2009.

AZAMBUJA, I.H.V.; VERNETTI JUNIOR.; F.J.; MAGALHÃES JÚNIOR, A.M. Aspectos socioeconômicos da produção de arroz. In: GOMES, A.S.; MAGALHÃES JÚNIOR, A.M. **Arroz irrigado no Sul do Brasil**. Brasília, EMBRAPA, 2004 p. 23-44. (Informação Tecnológica).

BAILEY, S.; WALTERS, R.G.; JANSSON, S.; HORTON, P. Acclimation of *Arabidopsis thaliana* to the light environment: the existence of separate low light and high light responses. **Planta**, Berlim, v. 213, p. 794-801, 2001.

BARATA, T.S. **Caracterização do consumo de arroz no Brasil: um estudo na Região Metropolitana de Porto Alegre**. 2005. 91p. Dissertação (Mestrado em Agronegócios) - Faculdade de Agronomia - Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2005.

BARET, F.; HOULÈS, V.; GUÉRIF, M. Quantification of plant stress using remote sensing observations and crop models: the case of nitrogen management. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 58, p. 869-880, 2007.

BLACKBURN, G.A. Hyperspectral remote sensing of plant pigments. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 58, p. 855-867, 2007.

BLUM, A. Effective use of water (EUW) and not water-use efficiency (WUE) is the target of crop yield improvement under drought stress. **Field Crops Research**, Amsterdam, v.112, p.119-123, 2009.

BOTA, J.; MEDRANO, H.; FLEXAS, J. Is photosynthesis limited by decreased Rubisco activity and RuBP content under progressive water stress? **New Phytologist**, Cambridge, v.162, p.671-681, 2004.

BRESEGHELLO, F; RANGEL, P.H.N; MORAIS, O.P. Ganho de produtividade pelo melhoramento genético do arroz irrigado no Nordeste do Brasil. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.34, p.399-407, 1999.

BRESEGHUELLO, F.D.; MORAIS, O.P. de.; CASTRO, E.da. M. de. **Cultivo do Arroz de Terras Altas no Estado de Mato Grosso**: Cultivares. 2006. Disponível em : <<http://sistemasdeproducao.cnptia.embrapa.br/FontesHTML/Arroz/ArrozTerrasAltasMatoGrosso/cultivares.htm#cur>>. Acesso em: 15 jan. 2013.

BRUNINI, O.; CARDOSO, M. Efeito do *deficit hídrico* no solo sobre o comportamento estomático e potencial da água em mudas de seringueira. **Revista Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 33, p. 1053-1060, 1997.

BUZETTI, S.; HERNANDEZ, F.B.T.; SÁ, M.E.; SUZUKI, M.A. Influência da adubação nitrogenada e potássica na eficiência do uso da água e na qualidade de frutos de melão. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 50, n. 2, p. 416-419, 1993.

CABUSLAY, G.S.; ITO, S.; ALEJAR, A.A. Physiological evaluation of responses of rice (*Oryza sativa* L.) to water deficit. **Plant Science**, Limerick, v. 163, p. 815-827, 2002.

CANTRELL, R. Arroz: Por quê é tão essencial para a segurança e estabilidade global. **Perspectivas Econômicas**, publicação eletrônica do Departamento de Estado dos Estados Unidos, v. 7, n. 2, p. 22-25, 2002.

CARGNIN, A.; SOUZA, M.A. de.; PIMENTEL, A.J.B.; FOGAÇA, C.M. Diversidade genética em cultivares de arroz e correlações entre caracteres agronômicos. **Revista Ceres**, Viçosa, v. 57, n. 1, p. 53-59, 2010.

CARTER, G.A.; KNAPP, A.K. Leaf optical properties in higher plants: linking spectral characteristics to stress and chlorophyll concentration. **American Journal of Botany**, Columbus, v. 88, p. 677-684, 2001.

CENTRITTO, M.; LAUTERI, M.; MONTEVERDI, M.C.; SERRAJ, R. Leaf gas exchange, carbon isotope discrimination, and grain yield in contrasting rice genotypes subjected to water deficits during the reproductive stage, **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 60, p. 2325-2339, 2009.

CEPEA (CENTRO DE ESTUDOS AVANÇADOS EM ECONOMIA APLICADA). **Projeto pioneiro pesquisa arroz de terras altas**. 2002. Disponível em: <<http://www.cepea.esalq.usp.br>>. Acesso em: 14 abr. 2009.

CERQUEIRA, F.B. **Competição inicial entre cultivares de arroz de terras altas tolerantes à seca e *Spermacoce verticillata* sob condição de estresse hídrico**. 2009. 94p. Dissertação (Mestrado em Produção Vegetal) - Universidade Federal do Tocantins/CAUG - Universidade Federal do Tocantins, Gurupi, 2009.

CHAPPELLE, E.W.; KIM, M.S. Ratio analysis of reflectance spectra (RARS): an algorithm for a remote estimation of the concentrations of chlorophyll A, chlorophyll B, and carotenoids in soybean leaves. **Remote Sensing of Environment**, New York, v. 39, p. 239- 247, 1992.

CHAVES, M.M. Effects of water deficits on carbon assimilation. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 42, p. 1-16, 1991.

CHAVES, M.M.; OLIVEIRA, M.M. Mechanism's underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture, **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v.55, n. 407, p.2365-2384, 2004.

CIGANDA, V., GITELSON, A.; SCHEPERS, J. Vertical profile and temporal variation of chlorophyll in maize canopy: quantitative "crop vigor" indicator by means of reflectance based techniques. **Agronomy Journal**, Madison, v. 100, p. 1409-1417, 2008.

CONAB (COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO). **Acompanhamento de safra brasileira**. 2009. Disponível em: <http://www.conab.gov.br/conabweb/download/safra/6graos_08.09.pdf>. Acesso em: 14 abr. 2009.

- CONCENÇO, G.; LOPES, N.F.; ANDRES, A.; SANTOS, M.Q.; RIEFFEL FILHO, J.A.; GARCIA, C.A.N. Emergência e crescimento inicial de plantas de arroz e capim-arroz em função do nível de umidade no solo. **Planta Daninha**, Viçosa, v. 25, n. 3, p. 457-463, 2007.
- CORNIC, G. Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture not by affecting ATP synthesis. **Trends in Plant Sciences**, Oxford, v. 5, p. 187-188, 2000.
- CORNIC, G.; FRESNEAU, C. Photosynthetic carbon reduction and carbon oxidation cycles are the main electron sinks for photosystem II activity during mild drought. **Annals of Botany**, London, v. 89, p. 887-894, 2002.
- CORNIC, G.; LE GOUALLEC, J.C.; BRIANTIS, J.M.; HODGES, M. Effects of dehydration and high light on photosynthesis of two C₃ plants (*Phaseolus vulgaris* L., *Elatostema repens* (Lour) Hall f.). **Planta**, Berlin, v. 177, p. 84-90, 1989.
- COSTA, A.A. **Condições para implantação do contrato futuro de arroz no Brasil**. 2008. 134p. Dissertação (Mestrado em Economia Aplicada) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2008.
- COSTA, G.F. da.; MARENCO, R.A. Fotossíntese, condutância estomática e potencial hídrico foliar em árvores jovens de andiroba (*Carapa guianensis*). **Acta Amazonica**, Manaus, v.37, n.2, p. 229-234, 2007.
- COUNCE, P.A.; KEISLING, T.C.; MITCHEL, A.J. A uniform, objective, and adaptive system for expressing rice development. **Crop Science**, Madison, v. 40, p. 436-443, 2000.
- COWAN, I.R. Regulation of water use in relation to carbon gain in higher plants. In: LANGE, O.L.; NOBEL, P.S. OSMOND, C.B. ; ZIEGLER, H.(Ed.). **Physiological plant ecology**. II. Water relations and carbon assimilation. Berlin, Spring-Verlag, 1982. v. 12B, p. 589-613.
- CRUSCIOL, C.A.C.; MACHADO, J.R.; ARF, O.; RODRIGUES, R.A.F. Componentes de produção e produtividade de grãos de arroz de sequeiro em função do espaçamento e da densidade de semeadura, **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 56, n. 1, 1999.
- CRUSCIOL, C.A.C.; ARF, O.; SORATTO, R.P.; MACHADO, J.R. Extração de macronutrientes pelo arroz de terras altas sob diferentes níveis de irrigação por aspersão e de adubação. **Revista Brasileira de Agrociência**, Pelotas, v. 9, n. 2, p. 145-150, 2003a.
- CRUSCIOL, C.A.C.; ARF, O.; SORATTO, R.P.; MACHADO, J.R. Influência de lâminas de água e adubação mineral na nutrição e produtividade de arroz de terras altas. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, v. 27, n. 4, p. 647-654, 2003b.
- CRUSCIOL, C.A.C.; SORATTO, R.P.; ARF, O. Produtividade de grãos e exportação de nutrientes de cultivares de arroz irrigados por aspersão em consequência da época de semeadura. **Bragantia**, Campinas, v. 66, n. 2, p. 247-257, 2007.

CARVALHO, C. de. R. SILVA, A.C.J.M. da. Photosynthesis by six Portuguese maize cultivars during drought stress and recovery. **Acta Physiologiae Plantarum**, Warszawa, v. 33, p. 359-374, 2011.

DAVIES, W.J.; ZHANG, J. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. **Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology**, Palo Alto, v. 42, p. 55-76, 1991.

DANELUZZI, G.S. **Uma abordagem neurofisiológica da acetilcolina em plantas de milho hidratadas e sob condições de estresse hídrico**. 2012. 107p. Dissertação (Mestrado em Fisiologia e Bioquímica de Plantas) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2012.

DELFINE, S.; LORETO, F.; ALVINO, A. Drought-stress effects on physiology, growth and biomass production of rainfed and irrigated bell pepper plants in the Mediterranean region. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, Alexandria, v. 126, p. 297-304, 2001.

DINGKUN, M.; AUDEBERT, A.Y.; JONES, M.P.; ETIENNE, K.; SOW, A. Control of stomatal conductance and leaf rolling in *O. sativa* and *O. glaberrima* upland rice. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 61, p. 223-236, 1999.

DINGKUN, M.; DE DATTA S.K.; DORFFLING, K.; JAVELLANA, C. Varietal differences in leaf water potential, leaf net CO₂ assimilation, conductivity, and water use efficiency in upland rice. **Australian Journal of Agricultural Research**, Victoria, v. 40, p. 1183-1192, 1989.

DINGKUN, M.; FARQUHAR, G.D.; DE DATTA, S.K.; O'TOOLE, J.C. Discrimination of ¹³C among upland rices having different water use efficiencies. **Australian Journal of Agricultural Research**, Victoria, v. 42, p. 1123-1131, 1991.

DOWNTON, W.J.S.; LOVEYS, B.R.; GRANT, W.J.R. Non uniform stomatal closure induced by water stress causes putative inhibition of photosynthesis. **New Physiologist**, Cambridge, v. 110, p. 503-509, 1988.

EL-SHARKAWY, M.A. Utility of basic research plant/crop physiology in relation to crop improvement: a review and a personal account. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, Londrina, v. 18, n. 4, p. 419-446, 2006.

EMBRAPA (EMBRAPA CLIMA TEMPERADO - CPTAC). **Cultivo de arroz irrigado no Brasil: Importância econômica, agrícola e alimentar do arroz**. 2005a. Disponível em: <<http://sistemasdeproducao.cnptia.embrapa.br/FontesHTML/Arroz/ArrozIrigadoBrasil/cap0.htm>>. Acesso em: 5 abr. 2009.

_____. (EMBRAPA CLIMA TEMPERADO - CPTAC). **Cultivo de arroz irrigado no Brasil: Consumo, mercado e comercialização no Brasil**. 2005b. Disponível em: <<http://sistemasdeproducao.cnptia.embrapa.br/FontesHTML/Arroz/ArrozIrigadoBrasil/cap18.htm>>. Acesso em: 5 abr. 2009.

_____. (EMBRAPA CLIMA TEMPERADO - CPTAC). **Cultivo do arroz irrigado no Brasil: Manejo da água em arroz irrigado**. 2005c. Disponível em: <<http://sistemasdeproducao.cnptia.embrapa.br/FontesHTML/Arroz/ArrozIrigadoBrasil/cap10.htm>>, Acesso em: 3 ago. 2009.

EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA - EMBRAPA. **Deficit Hídrico: Aspectos Morfofisiológicos**, Campina Grande, Embrapa algodão, 2005. 19p.

EPAMIG (EMPRESA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA DE MINAS GERAIS). **‘Douradão’: nova cultivar de arroz de sequeiro para Minas Gerais**. Belo Horizonte: Epamig. [198-]. 1 Folder.

EPRON, D.; GODDARD, D.; CORNIC, G.; GENTRY, B. Limitation of net CO₂ assimilation rate by internal resistance to CO₂ transfer in the leaves of two tree species (*Fagus sylvatica* L. and *Castanea sativa* Mill.). **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 18, p. 43-51, 1995.

ERISMANN, N. de M.; MACHADO, E.C.; GODOY, I.J de. Capacidade fotossintética de genótipos de amendoim em ambiente natural e controlado. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.41, p. 1099-1108, 2006.

ESCALONA, J.M.; FLEXAS, J.; MEDRANO, H. Stomatal and non-stomatal limitations of photosynthesis under water stress in field-grown grapevines. **Australian Journal of Plant Physiology**, Melbourne, v. 26, p. 421-433, 1999.

Estatística da Produção Agrícola Setembro de 2011. 2011. Disponível em: <http://www.ibge.gov.br/home/estatistica/indicadores/agropecuaria/lspa/estProdAgr_201109.pdf>. Acesso em: 08/05/2012.

FALQUETO, A.R. **Crescimento, fotossíntese e partição de assimilados em genótipos de arroz irrigado**. 2007. 104p. Tese (Doutorado em Fisiologia Vegetal) - Instituto de Biologia. Universidade Federal de Pelotas, Pelotas, 2008.

FALQUETO, A.R.; CASSOL, D.; 2, MAGALHÃES JÚNIOR, A.M. DE.; OLIVEIRA, A.C.; BACARIN, M.A. Características fotossintéticas em Cultivares de Arroz com Produção Contrastante. **Revista Brasileira de Biociências**, Porto Alegre, v. 5, p. 582-584, 2007.

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

FARQUHAR, G.D.; VON CAEMMERER, S.; BERRY, J.A. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. **Planta**, Berlin, v. 149, p. 78-90, 1980.

FERREIRA, A. **O estado real das águas no Brasil 2003-2004**. Brasília: Defensoria da Água, 2004. 24 p. Relatório apresentado na Conferência Nacional do Bispo do Brasil - CNBB. 2004.

FERREIRA, C.M.; VILLAR, P.M. **Cultivo do arroz de terras altas**: Importância econômica. 2003. Embrapa arroz e Feijão. Disponível em: <<http://sistemasdeproducao.cnptia.embrapa.br/FontesHTML/Arroz/ArrozTerrasAltas/importancia.htm>>. Acesso em: 7 ago. 2012.

FILHO, J.R.M. **Resposta da fotossíntese à variação da temperatura radicular em laranjeira ‘valência’ enxertada em limoeiro ‘cravo’**. 2009. 61p. Dissertação (Mestrado em Agricultura Tropical) – Instituto Agrônomo de Campinas, Campinas, 2011.

FIORAVANTE, C. As faces do tempo: A prioridade agora é priorizar que os desastres naturais piorem a vida de milhões de pessoas. **Pesquisa FAPESP**, São Paulo, n.151, p 57-62, 2008.

FISCHER, K.S.; LAFITTE, R.; FUKAI, S.; ATLIN, G.; HARDY, B. **Breeding rice for drought-prone environments**. Los Baños, Philippines: International Rice Research Institute, 2003. 98p.

FLEXAS, J.; BOTA, J.; ESCALONA, J.M.; SAMPOL, B.; MEDRANO, H. Effects of drought on photosynthesis in grapevines under Field conditions: an evaluation of stomatal and mesophyll limitations. **Functional Plant Biology**, Victoria, v. 29, p. 461-471, 2002.

FLEXAS, J.; ESCALONA, J.M.; MEDRANO, H. Water stress induces different levels of photosynthesis and electron transport rate regulations in grapevines. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 22, p. 39-48, 1999.

FLEXAS, J.; MEDRANO, H. Drought-inhibition of photosynthesis in C3 plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited. **Annals of Botany**, London, v. 89, p. 183-189, 2002.

FLEXAS, J.; RIBAS, C.M.; DIAZ, E.A.; GALMÉS, J.; MEDRANO, H. Mesophyll conductance to CO₂: current knowledge and future prospects. **Plant Cell Environ**, Oxford, v.31, p. 602-621, 2008.

FLEXAS, J.; RIBAS-CARBO, M.; BOTA, J.; GALMES, J.; HENKLE, M.; MARTINEZ-CANELLAS, S.; MEDRANO, H. Decreased Rubisco activity during water stress is not induced by decreased relative water content but related to conditions of low stomatal conductance and chloroplast CO₂ concentration. **New Phytologist**, Cambridge, v. 172, p. 73-82, 2006.

FLEXAS, J.; RIBAS-CARBÓ, M.; DIAZ-ESPEJO, A.; GALMÉS, J.; MEDRANO, H. Mesophyll conductance to CO₂: current knowledge and future prospects. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 31, p. 602-621, 2008.

FONSECA, J.R.; MORAES, O.P. de.; CASTRO, E. da M. de.; SANTIAGO, C.M.; COLLICHIO, E. **Recomendações de Cultivares de Arroz de Terras Altas para o Estado do Tocantins**. Santo Antônio de Goiás, 200. 8p. (Circular técnica, 66)

FORNASIERI FILHO, D.; FORNASIERI, J.L. **Manual da cultura do arroz**. Jaboticabal: FUNEP, 2006. 589p.

- FUKAI, S.; COOPER, M. Development of drought resistant cultivars using physio-morphological traits in rice. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 40, n. 2, p. 67-86, 1995.
- GALMÉS, J.; CONESA, M.A.; OCHOGAVÍA, J.M.; PERDOMO, J.A.; FRANCIS, D.M.; RIBAS-CARBÓ, M.; SAVÉ, R.; FLEXAS, J.; MEDRANO, H.; CIFRE, J. Physiological and morphological adaptations in relation to water use efficiency in Mediterranean accessions of *Solanum lycopersicum*. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 34, p. 245-260, 2011.
- GALMÉS, J.; FLEXAS, J.; KEYS, A.J.; CIFRE, J.; MITCHELL, R.A.C.; MADGWICK, P.J.; HASLAM, R.P.; MEDRANO, H.; PARRY, M.A. Rubisco specificity factor tends to be larger in plant species from drier habitats and in species with persistent leaves. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 28, p. 571-579, 2005.
- GARRITY, D.P.; O'TOOLE, J.C. Selection for reproductive stage drought avoidance in rice, using infrared thermometry. **Agronomy Journal**, Madison, v. 87, p. 773-779, 1995.
- GEBER, M.A.; DAWSON, T.E. Genetic variation in stomatal and biochemical limitations to photosynthesis in the annual plant, *Polygonum arenastrum*. **Oecologia**, Berlin, v. 109, p. 535-546, 1997.
- GHOLZ, H.L.; EWEL, K.C.; TESKEY, R.O. Water and forest productivity. **Forest Ecological Management**, Amsterdam, v.30, n.1, p.1-18, 1990.
- GIMÉNEZ, C.; MITCHELL, V.J.; LAWLOR, D.W. Regulation of photosynthesis rate of two sunflower hybrids under water stress. **Plant Physiology**, Washington, v. 98, p. 516-524, 1992.
- GOLLAN, T.; SCHURR, U.; SCHULZE, E.D. Stomatal response to drying soil in relation to changes in the xylem sap composition of *Helianthus annuus*. 1. The concentration of cations, anions and amino acids in, and pH of the xylem sap. **Plant Cell Environment**, Oxford, v. 15, p. 551-559, 1992.
- GONÇALVES, E. R. **Fotossíntese, osmorregulação e crescimento inicial de quatro variedades de cana-de-açúcar submetida à deficiência hídrica**. 2008. 66p. Dissertação (Mestrado em Agronomia: Produção Vegetal) – Centro de Ciências Agrárias., Universidade Federal de Alagoas Rio Largo, 2008.
- GU, J.; YIN, X.; STHOMP, T.J.; HUANG, H.; STRUICK, P.C. Physiological basis of genetic variation in leaf photosynthesis among rice (*Oryza sativa* L.) introgression lines under drought and well-watered conditions. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 63, p. 5137-5153, 2012.
- GUIMARÃES, C.M.; STONE, L.F.; NEVES, P. de C.F. Eficiência produtiva de cultivares de arroz com divergência fenotípica. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, v. 12, n. 5, p. 465-470, 2008.
- GUNASEKERA, D.; BERKOWITZ, G.A. Use of transgenic plants with Rubisco antisense DNA to evaluate the rate limitation of photosynthesis under water stress. **Plant Physiology**, Washington, v. 103, p. 629-635, 1993.

GUPTA, P.C.; O'TOOLE, J.C. **Upland Rice: A global perspective**. Los Baños, Lacuna, Philippines: International Rice Research Institute, 1986. 360p.

GUR, A.; ZAMIR, D. **Unused natural variation can lift yield barriers in plant breeding**. Plos Biology, 2004. Disponível em: <http://www.plosbiology.org/article/info%3Adoi%2F10.1371%2Fjournal.pbio.0020245> >. Acesso em: 20 jan. 2012.

HANBA, Y.T.; MIYAZAWA, S.I.; KOGAMI, H.; TERASHIMA, I. Effects of leaf age on internal CO₂ transfer conductance and photosynthesis in tree species having different types of shoot phenology. **Australian Journal of Plant Physiology**, Melbourne, v. 28, p. 1075-1084, 2001.

HATFIELD, J.L.; GITELSON, A.A.; SCHEPERS, J. S. et al. Application of spectral remote sensing for agronomic decisions. **Agronomy Journal**, Madison, v. 100 (Supplement), p. 117-131, 2008.

HEINEMANN, A.B.; STONE, L.F.; FAGERIA, N.K. Resposta da taxa de transpiração ao *deficithídrico* nas fases vegetativa e reprodutiva de cultivares de arroz de terras altas. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 68, n.1, p. 24-30, 2011.

HESKETH, J.D. Limitation on photosynthesis responsible for differences among species. **Crop Science**, Madison, v. 3, p. 493-496, 1963.

HIRASAWA, T.; OZAWA, S.; TAYLARAN R.D.; OOKAWA, T. Varietal differences in photosynthetic rates in rice plants, with special reference to the nitrogen content of leaves. **Plant Production Science**, Tokyo, v. 13, p. 53-57, 2010.

HIRAYAMA, M.; WADA, Y.; NEMOTO, H. Estimation of drought tolerance based on leaf temperature in upland Rice breeding. **Breeding Science**, Tokyo, v. 56, p. 47-54, 2006.

HSIAO, T.C. Plant responses to water stress. **Annual Review of Plant Physiology**, Palo Alto, v. 24, p. 519-570, 1972.

HUANG, Y.; XIAO, B.; XIONG, L. Characterization of a stress responsive proteinase inhibitor gene with positive effect in improving drought resistance in rice. **Planta**, Berlin, v. 226, p. 73-85, 2007.

HUBBART, S.; PENG, S.; HORTON, P.; CHEN, Y.; MURCHIE, E.H. Trends in leaf photosynthesis in historical rice varieties developed in the Philippines since 1966. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 58, p. 3429-2438, 2007.

IBGE (Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística) - IBGE. **Indicadores de safra**. 2011. Disponível em: http://www.ibge.gov.br/home/estatistica/indicadores/agropecuaria/lspa/estProdAgr_201109.pdf.>. Acesso em: 08 mai. 2012.

IMPA, S.M.; NADARADJIAN, S.; BOOMINATHAN, P.; SHASHIDHAR, G.; BINDUMADHAVA, H.; SHESHSHAYEE, M.S. Carbon isotope discrimination accurately reflects variability in WUE measured at a whole plant level in rice. **Crop Science**, Madison, v. 45, p. 2517-2522, 2005.

IRGA (INSTITUO RIO GRANDENSE DO ARROZ). **Dados de safra. Série histórica da área plantada, produção e rendimento**. 2008. Disponível em: <<http://www.irga.rs.gov.br/arquivos/20081013131548.pdf>>. Acesso em: 5 abr. 2009.

ISHIHARA, K.; SAITO, K. Diurnal change in photosynthesis, transpiration, and diffusive conductance in the single-leaf of rice plants grown in the paddy field under submerged conditions. **Japanese Journal of Crop Science**, Tokyo, v. 56, p. 8-17, 1987.

JALALUDDIN, M.; PRICE, M. **Photosynthesis and stomatal conductance as affected by drought stress**. International Rice Research Notes (IRRI), Los Baños, v. 3. p. 52-53, 1994.

JIANG, H.; WANG, X-H; DENG, O-Y; YUAN, L-P; XU, D-Q. Comparison of some photosynthetic characters between two hybrid rice combinations differing in yield potential. **Photosynthetica**, Prague, v. 40, p. 133-137, 2002.

JODO, S. Water use and drought resistance. In: MATSUO, T.; KUMAZAWA, K.; ISHII, R.; ISHIHARA, K.; HIRATA, H. (Ed.). **Science of the rice plant physiology**. Tokyo: Nosan Gyoson Bunda Kyokai, 1995. chap. 2, p. 461-483.

KAISER, W.M. Effects of water deficit on photosynthetic capacity. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v.71, p.142-149, 1987.

KAMOTA, F.; BAN, Y.; SHIMURA, K. Studies on photosynthesis and transpiration of vegetable crops. 1. Differences in photosynthesis and transpiration among crops species and relationships with soil moisture. **Bulletin Vegetable and Ornamental Crops Research Station**, Tokyo, v. 1, n 2, p. 109-139, 1974.

KIJNE, J.W. Abiotic stress and water scarcity: Identifying and resolving conflicts from plant level to global level, **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 97, p. 3-18, 2006.

KONDO, M.; AGUILAR, A.; ABE, J.; MORITA, S. Anatomy of nodal roots in tropical upland and lowland rice varieties. **Plant Production Science**, Tokyo, v. 3, p. 437-445, 2000.

KRAMER, P. J.; BOYER, J. S. **Water relations of plants and soils**. San Diego: Academic Press, 1995. 495p.

KUMAR, A.; BERNIER, J.; VERULKAR, S.; LAFITTE, H.R.; ATLIN, G.N. Breeding for drought tolerance: direct selection for yield, response to selection and use of drought-tolerant donors in upland and lowland-adapted populations. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 107, p. 221-231, 2008.

KURODA, E.; KUMURA, A. Difference in single leaf photosynthesis between old and new rice varieties. I. Single-leaf photosynthesis and its dependence on stomatal conductance. **Japanese Journal of Crop Science**, Tokyo, v. 59, p. 283-292, 1990.

KUSUMI, K.; HIROTSUKA, S.; KUMAMARU, T.; IBA, K. Increased leaf photosynthesis caused by elevated stomatal conductance in a rice mutant deficient in SLAC1, a guard cell anion channel protein. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 63, p. 5137-5153, 2012.

LAFITTE, H.R.; LI, Z.K.; VIJAYAKUMA, C.H.M.; GAO, Y.M.; SHI, Y.; XU, J.L.; FU, B.Y.; YU, S.B.; ALI, A.J.; DOMINGO, J.; MAGHIRANG, R.; TORRES, R.; MACKILL, D. Improvement of rice drought tolerance through backcross breeding: Evaluation of donors and selection in drought nurseries. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 97, p. 77-86, 2006.

LAFITTE, H.R.; LI, Z.K.; VIJAYAKUMAR, C.H.M.; GAO, Y.M.; SHI, Y.; XU, J.L.; FU, B.Y.; YU, S.B.; ALI, A.J.; DOMINGO, J.; MAGHIRANG, R.; TORRES, R.; MACKILL, D. Improvement of rice drought tolerance through backcross breeding: evaluation of donors and selection in drought nurseries. **Field Crops Research**, Amsterdam, v.97, p.77-86, 2006.

LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos: Rima, 2006. 753p.

LAWLOR, D.W. Limitation to photosynthesis in water-stressed leaves: stomata vs. metabolism and the role of ATP. **Annals of Botany**, London, v. 89, p.871-885, 2002.

LAWLOR, D.W.; CORNIC, G. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 25, p. 275-294, 2002.

LAZAR, A.M.D.; SALISBURY, C.D.; WORRALL, W.D. Variation in drought susceptibility among closely related wheat lines. **Field Crops Research**, Amsterdam, v.41, p. 47-153, 1995.

LIU, L.; LAFITTE, R.; GUAN, D. Wild Oryza species as potential sources of drought-adaptive traits. **Euphytica**, Wageningen, v. 138, p. 149-161, 2004.

LLOYD, J.; SYVERTSEN, J.P.; KRIEDEMANN, P.E.; FARQUHAR, G.D. Low conductance for CO₂ diffusion from stomata to the sites of carboxylation in leaves of woody species. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 15, p. 873-899, 1992.

LORENÇONI, R. **Calibração e avaliação do modelo ORYZA-APSIM para o arroz de terras altas no Brasil**. 2009. 81p. Dissertação (Mestrado em Fitotecnia) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2009.

LORETO, F.; HARLEY, P.C.; DI MARCO, G.; SHARKEY, T.D. Estimation of mesophyll conductance to CO₂ flux by three different methods. **Plant Physiology**, Washington, v. 98, p. 1437-1443, 1992.

LUZZARDI, R.; SARAIVA, C.T.; BOCK, F.; WEBER, L.; PASQUALLI, L. Avaliação preliminar da produtividade em campo e qualidade industrial de híbridos de arroz no Rio Grande do Sul. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE ARROZ IRRIGADO, 4., 2005, Santa Maria. **Anais...** Santa Maria: Sociedade Sul-Brasileira de arroz irrigado, 2005. v. 1, p.70-72.

- MACHADO, E.C.; LAGÔA, A.M.M.A. Trocas gasosas e condutância estomática em três espécies de gramíneas. **Bragantia**, Campinas, v. 53, p. 141-149, 1994.
- MACHADO, E.C.; LAGÔA, A.M.M.A.; AZZINI, L.E.; FILHO, O.T. Trocas gasosas e relações hídricas em dois cultivares de arroz de sequeiro submetidos à deficiência hídrica, em diferentes fases do crescimento reprodutivo. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, Londrina, v. 8, p. 139-147, 1996.
- MACHADO, E.C.; LAGÔA, A.M.M.A.; TICELLI, M. Relações fonte-dreno em trigo submetido a deficiência hídrica no estágio reprodutivo. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, Londrina, v. 5, p. 145-150, 1993.
- MACHADO, R.S.; RIBEIRO, R.V.; MARCHIORI, P.E.R.; MACHADO, D.F.S.P, MACHADO, E.C.; LANDELL, M.G. de A. Respostas biométricas e fisiológicas ao déficit hídrico em cana-de-açúcar em diferentes fases fenológicas. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 44, n. 12, p. 1575-1582, 2009.
- MANter, D.K.; KERRIGAN, J. A/Ci curve analysis across a range of woody plant species: influence of regression analysis parameters and mesophyll conductance. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 55, p. 2581-2588, 2004.
- MAROCO, J.P.; RODRIGUES, M.L.; LOPES, C.; CHAVES, M.M. Limitations to leaf photosynthesis in field-grown grapevine under drought-metabolic and modelling approaches. **Functional Plant Biology**, Victoria, v. 29, p. 451-459, 2002.
- MARTINS, S.C.V. **Limitações e potencialidades da fotossíntese no cafeeiro em função da irradiância**. 2011. 57p. Dissertação (Mestrado em Fisiologia Vegetal) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa MG, 2011.
- Mc COUCH, S. **Diversifying selection in plant breeding**. Plos Biology, 2004. Disponível em: <<http://www.plosbiology.org/article/info%3Adoi%2F10.1371%2Fjournal.pbio.0020347>>. Acesso em: 10 jan. 2012.
- Mc DERMIT, D.K. Sources of error in the estimation of stomatal conductance and transpiration from porometer data. **HortScience**, Alexandria, v. 25, n. 12, p. 1538-1548, 1990.
- MEDRANO, H.; ESCALONA, J.M.; BOTA, J.; GULIAS, J.; FLEXAS, J. Regulation of Photosynthesis of C3 Plants in Response to Progressive Drought: Stomatal Conductance as a Reference Parameter. **Annals of Botany**, London, v. 89, p. 895-905, 2002.
- MORADI, F.; ISMAIL, A.M. Responses of Photosynthesis, Chlorophyll Fluorescence and ROS-Scavenging Systems to Salt Stress During Seedling and Reproductive Stages in Rice. **Annals of Botany**, London, v. 99, p. 1161-1173, 2007.
- MORAIS, O.P.; CORNÉLIO, V.M.O.; REIS, M.S.; SOARES, P.C.; SANTOS, P.G.; SOUSA, M.A. **BRS-MG 'Curinga'**: cultivar de arroz de terras altas de ampla adaptação para o Brasil. Brasília: EMBRAPA. 2005. 8p. (CNPAP. Comunicado Técnico, 114)

MURCHIE, E.H.; CHEN, Y.Z.; HUBBART, S.; PENG, S.; HORTON, P. Interactions between senescence and leaf orientation determine in situ patterns of photosynthesis and photoinhibition in field-grown rice. **Plant Physiology**, Washington, v. 119, p. 553-563, 1999.

MURCHIE E.H.; HUBBART, S.; PENG, S.; HORTON, P. Acclimation of photosynthesis to high irradiance in rice: gene expression and interactions with leaf development. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 56, p. 449-460, 2005.

MURCHIE, E.H.; HORTON, P. Acclimation of photosynthesis to irradiance and spectral quality in British plant species: chlorophyll content, photosynthetic capacity and habitat preference. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 20, p. 438-448, 1997.

MURCHIE, E.H.; YANG, J.C.; HUBBART, S.; HORTON, P.; PENG, S.B. Are there associations between grain-filling rate and photosynthesis in the flag leaves of field-grown rice? **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 53, p. 2217-2224, 2002.

NASCENTE, A.S.; KLUTHCOUSKI, J.; RABELO, R.R.; OLIVEIRA, P. DE.; COBUCCI, T.; CRUSCIOL, C.A.C. Desenvolvimento e produtividade de cultivares de arroz de terras altas em função do manejo do solo. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, Goiânia, v. 41, p. 186-192, 2011.

NGUYEN, H.T.; BABU, R.C.; BLUM, A. Breeding for drought resistance in rice: physiology and molecular genetics considerations. **Crop Science**, Madison, v. 37, p. 1426-1437, 1997.

NI, B.R.; PALLARDY, S.G. Response of gas exchange to water stress in seedlings of woody angiosperms. **Tree Physiology**, Oxford, v. 8, p. 1-9, 1991.

NOGUEIRA, R. J. M. C., SANTOS, R. C. dos, BEZERRA C. N., SANTOS, V. F. dos. Comportamento fisiológico de duas cultivares de amendoim submetidas a diferentes regimes hídricos. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 33, n. 12, p. 1963-1969, 1998.

OLIVEIRA, A. D.; FERNANDES, E. J.; RODRIGUES, T. J. D. Condutância estomática como indicador de estresse hídrico em Feijão. **Engenharia Agrícola**, Sorocaba, v. 25, p. 86-95, 2005.

OHSUMI, A.; KANEMURA, T.; HOMMA, K.; HORIE, T.; SHIRAIWA, T. Genotypic variation of stomatal conductance in relation to stomatal density and length in rice (*Oryza Sativa* L. **Plant Production Science**, Tokyo, v. 10, p. 32-328, 2007.

OHSUMI, A.; HAMASAKI, A.; NAKAGAWA, H.; HOMMA, K.; HORIE, T.; SHIRAIWA, T. Response of leaf photosynthesis to vapor pressure difference in rice (*Oryza sativa* L) varieties in relation to stomatal and leaf internal conductance. **Plant Production Science**, Tokyo, v. 11, p. 184-191, 2008.

O'TOOLE JC, CRUZ RT. Response of leaf water potential, stomatal resistance, and leaf rolling to water stress. **Plant Physiology**, Washington, v. 65, p 428-432, 1980.

PAIVA, A.S.; FERNANDES, E.J.; RODRIGUES, T.J.D.; TURCO, J.E.P. Condutância estomática em folhas de feijoeiro submetido a diferentes regimes de irrigação. **Engenharia Agrícola**, Jaboticabal, v. 25, n. 1, p. 161-169, 2005.

PANKOVIC, D.; SAKAC, Z.; KEVRESAN, S.; PLESNICAR, M. Acclimation to long-term water deficit in the leaves of two sunflower hybrids: photosynthesis, electron transport and carbon metabolism. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 50, p. 127-138, 1999.

PARRY, M.A.J.; ANDRALOJC, P.J.; KHAN, S.; LEA, P.J.; KEYS, A.J. Rubisco activity: effects of drought stress. **Annals of Botany**, London, v. 89, p. 833-839, 2002.

PASIOURA, J.B. Water in the plant-soil-atmosphere continuum In: LANGE, O.L.; NOBEL, P.S.; OSMOND, C.B.; ZIEGLER, H. (Ed.). **Physiological plant ecology. cap Water relations and carbon assimilation**. Berlin:Springer-verlag, 1982. p. 5-33.

PEEL, M.C.; FINLAYSON, B.L.; McMAHON, T.A. Update world map of the Köppen-Geiger climate classification. **Hydrology and Earth System Sciences**, Lancaster, v. 11, p. 1633-1644, 2007.

PEIXOTO, R. **BRS CIRAD 302**: produtores compram sementes para próxima safra. 2010. Disponível em: < <http://www.embrapa.br/imprensa/noticias/2010/setembro/2a-semana/brs-cirad-302-produtores-compram-sementes-para-proxima-safra/#>>. Acesso em: 08 fev. 2013.

PENG, S.; LAZA, R.C.; KHUSH, G.S.; SANICO, A.L.; VISPERAS, R.M.; GARCIA, F.V. Transpiration efficiencies of indica and improved tropical japonica rice grown under irrigated conditions. **Euphytica**, Wageningen, v. 103, p. 103-108, 1998.

PETERSON, C.M.; KLEPPER, B.; PUNPHREY, F.V.; RICKMAN, R.W. Restricted rooting decreases tillering and growth of winter wheat. **Agronomy Journal**, Madison, v. 76, p. 861-863, 1984.

PIMENTEL, C. **A relação da planta com a água**. Seropédica: Edur, 2004. 191p.

PIMENTEL, C.; OLIVEIRA, R.F. DE.; RIBEIRO, R.V.; DOS SANTOS, M.G.; MACHADO, E.C. Características fotossintéticas de *Phaseolus vulgaris* L. **Hoehnea**, São Paulo, v. 38, p. 273-279, 2011.

PINHEIRO, B.S. **Arroz de terras altas**: um salto de qualidade no Centro-Oeste do Brasil. 2002. Disponível em: <http://www.arroz.agr.br/site/artigos/020917.php>>. Acesso em: 29 jul. 2009.

PINHEIRO, B.S. **Cultivo do arroz de terras altas**: Características da cultura. 2003. Embrapa Arroz e Feijão. Disponível em: <<http://sistemasdeproducao.cnptia.embrapa.br/FontesHTML/Arroz/ArrozTerrasAltas/index.htm>> Acesso em: 29 jul. 2009.

PINHEIRO, C.; CHAVES, M.M. Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available data? **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 62, p. 869-882, 2011.

PLANETA ARROZ. **Consumo de arroz reduzido pela Conab para ajustar estoques.** 2010. Disponível em: <http://planetaarroz.com.br/site/noticias_detalhe.php?idNoticia=8003>. Acesso em: 7 jun. 2011.

PORRA, R.J.; THOMPSON, W.A.; KRIDEMANN, P.E. Determination of accurate extinction coefficients in simultaneous equations for assaying a and b extracted with four different solvents: verification of the concentration of chlorophylls standards by atomic absorption spectroscopy. **Biochimic et Biophysica Acta**, Amsterdam, v. 975, p. 384-394, 1989.

PRICE, A.H.; TOMOS, A.D.; VIRK, D.S. Genetic dissection of root growth in rice (*Oryza sativa* L.) I: A hydroponic screen. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 95, p. 132-142, 1997.

PRICE, A.H.; TOWNEND, J.; JONES, M.P.; AUDEBERT, A.; COURTOIS, B. Mapping QTLs associated with drought avoidance in upland rice grown in the Philippines and West Africa. **Plant Molecular Biology**, Dordrech, v. 48, n. 5/6, p. 683-695, 2002.

RABELLO, A.R.; RANGEL, P.H.N.; GUIMARÃES, C.M.; SALES, R.M.O.B.; SILVA, F.R. DA.; COSTA, M.M.C.; TOGAWA, R.C.; MÁRCIO, E.F.; MEHTA, A. **Expressão diferencial em genótipos de *Oryza sativa* contrastantes para a tolerância a seca**, Brasília, 2006. 21p. (Boletim de pesquisa e Desenvolvimento, 156).

RAIJ, B. van; CANTARELA, H.; QUAGGIO, J.A. **Recomendações de adubação e calagem para o Estado de São Paulo**. 2.ed. Campinas: Instituto Agrônômico e Fundação IAC, 1996. 285p. (Boletim técnico, 100)

RAJCAN, I.; DWYER, L.M.; TOLLENAAR, M. Note on relationship between leaf soluble carbohydrate and chlorophyll concentrations in maize during leaf senescence. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 63, p.13-17, 1999.

RANGEL, P.H.N.; GUIMARÃES, E.P.; RABELO, R.R. **Melhoramento genético do arroz irrigado no Nordeste do Brasil**. 2011. Disponível em: <<http://www.cpatas.embrapa.br:8080/catalogo/livrorg/arrozirrigado.pdf>>. Acesso em: 12 mai. 2011.

RANGEL, P.N. **Utilização da espécie silvestre *Oryza glumaepatula* como doadora de alelos para aumento da produção e da tolerância à seca do arroz (*Oryza sativa*) via análise de AB-QTLs**. 2008. 123p. Tese (Doutorado em Biologia Celular e Molecular) – Universidade Federal de Goiás/Instituto de Ciências Biológicas – Universidade Federal de Goiás, Goiânia, 2008.

RDH (RELATÓRIO DO DESENVOLVIMENTO HUMANO). **A competição pela água na agricultura**. 2006a, Disponível em: <http://hdr.undp.org/en/media/06-chapter5_pt1.pdf>, Acesso em: 3 ago. 2009.

RDH (RELATÓRIO DO DESENVOLVIMENTO HUMANO). **Os agricultores pobres enfrentam uma dupla crise da água:** as alterações climáticas e a competição. 2006b. Disponível em: <http://akgul.bilkent.edu.tr/hdr/hdr2006/press/releases/portuguese/RP4-HDR06_PR4-PORT.pdf>, Acesso em: 3 ago. 2009.

REIS, M.S.; SOARES, A.A.; CORNÉLIO, V.M.O.; SOARES, P.C. Desempenho de cultivares e linhagens de arroz de terras altas sob plantio direto e convencional. **Ciência Agrotécnica**, Lavras, v.32, n.5, p.1435-1440, 2008.

RIBEIRO, A.C., GUIMARÃES, P.T.G., ALVAREZ, V.H. **Recomendações para o Uso de Corretivos e Fertilizantes em Minas Gerais, 5ª Aproximação**, Viçosa, 1999. p. 281-282.

RITCHIE, R.J. Universal chlorophyll equations for estimating chlorophylls a, b, c, and d and total chlorophylls in natural assemblages of photosynthetic organisms using acetone, methanol, or ethanol solvents. **Photosynthetica**, Prague, v. 46, p. 115-126, 2008.

ROBINSON, S.P.; PORTIS, A.R. Involvement of stromal ATP in the light activation of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase in intact isolated chloroplasts. **Plant Physiology**, Madison, v. 86, p. 293-298, 1988.

ROSA, L.M.; DILLENBURG, L.R.; FORSETH, I.N. Responses of soybean leaf angle, photosynthesis and stomatal conductance to leaf and soil water potential. **Annals of Botany**, London, v. 67, n.1, p. 51-58, 1991.

SACCARDY, K.; CORNIC, G.; BRULFERT, J.; REYSS, A. Effect of drought stress on net CO₂ uptake by Zea leaves. **Planta**, Berlin, v. 199, p. 589-595, 1996.

SAITO, K.; ISHIHARA, K. Effects of vapour pressure deficit on the photosynthesis of rice leaves with reference to the light and CO₂ utilization efficiency. **Japanese Journal of Crop Science**, Tokyo, v. 56, p. 163-170, 1987.

SANT'ANNA, H, L, S, de. **Aspectos fisiológicos de variedades de citros submetidas à deficiência hídrica progressiva**. 2009. 84p. Dissertação (Mestrado em Agronomia: área de concentração Fitotecnia) - Universidade Federal do Recôncavo da Bahia, Cruz das Almas, 2009.

SANTOS, A.B.; RABELO, R.R. **Cultivo do arroz irrigado no Estado do Tocantins: introdução e importância econômica**. EMBRAPA Arroz e Feijão. 2004. Disponível em: <<http://sistemasdeproducao.cnptia.embrapa.br/FontesHTML/Arroz/ArrozIrigadoTocantins/index.htm>>. Acesso em: 29 jul. 2011.

SASAKI, H.; ISHII, R. Cultivar differences in leaf photosynthesis of rice bred in Japan. **Photosynthesis Research**, Dordrecht, v.32, p. 139-146, 2004.

SEAGRO (Secretaria da Agricultura, Pecuária e do Abastecimento). 2007. **Condições Ambientais, Governo do Estado do Tocantins**. Disponível em: <<http://www.to.gov.br>> Acesso em: 05 fev.2011>.

- SENIGE, M.O; WIEHE, A.; RYPPA, C. Synthesis, reactivity and structure of chlorophylls. In: GRUMM, B.; PORRA, R.J.; RÜDGER, W.; SCHEER, H. (Ed.) **Chlorophylls and Bacteriochlorophylls: biochemistry, biophysics, functions and applications**. Dordrecht: Springer Science, 2006. p. 27-37.
- SERRAJ, R.; DIMAYUGA, D.; GOWDA, V.; GUAN, Y.; HONG, H.E.; IMPA, S.; LIU, D.C.; MABESA, R.C.; SELLAMUTHU, R.; TORRES, R. Drought resistant rice: physiological framework for an integrated research strategy. In: SERRAJ, R.; BENNETT, J.; HARDY B. (Ed.). **Drought frontiers in rice: crop improvement for increased rainfed production**. Singapore: World Scientific Publishing, Los Baños, and The Philippines: International Rice Research Institute, 2008.p. 139–170.
- SHALHEVET, J. Plants under salt and water stress. In: FOWDEN, L.; MANSFIELD, T.; STODDART, J. **Plant adaptation to environmental stress**. London, 1983. cap. 7, p. 133-154.
- SHARKEY, T.D. Water stress effects on photosynthesis. **Photosynthetica**, Prague, v. 24, p. 651- 659, 1990.
- SHARKEY, T.D.; BERNACCHI, C.J.; FARQUHAR, G.D.; SINGSAAS, E.L. Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C3 leaves. **Plant, Cell and Environment**, v. 30, p. 1035-1040, 2007.
- SHINOZAKI, K.; YAMAGUCHI-SHINOZAKI, K. Gene networks involved in drought stress response and tolerance. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 58, p. 221-227, 2007.
- SHULZE, E.D. Carbom dioxide and water vapor exchange in response to drought in the atmosphere and in soil. **Annual Review of Plant Physiology**, Palo Alto, v.37, p. 247-274, 1986.
- SILVA, A.A.; SILVA, J.F. **Tópicos em manejo de plantas daninhas**. Viçosa, MG: Universidade Federal de Viçosa, 2007. 367p.
- SINCLAIR, T.R.; TANNER, C.B.; BENNETT, J.M. Water-use efficiency in crop production. **Bioscience**, Washington, v. 34, p. 36-40, 1984.
- SOARES, A.A.; CORNÉLIO, V.M.O.; SOARES, P.C.; SANTOS, P.G.; REIS, M.S. ‘Primavera’: cultivar de arroz com grãos agulhinha para cultivo em terras altas. **Revista Ceres**. Viçosa, v.48, n.277, p.381-388, 2001.
- SOARES, A.A.; SOARES, P.C.; REIS, M. DE S.; CORNÉLIO, V.M DE O.; SILVA, F.L DA. **Cultivares de arroz de terras altas recomendadas para Minas Gerais**. Belo Horizonte: EPAMIG. 2008. 5p. (EPAMIG. Circular Técnica, 14).
- SOUSA, V.F.; COELHO, E.F.; ANDRADE JUNIOR, A.S. de.; FOLEGATTI, M.V.; FRIZZONE, J.A. Eficiência do uso da água pelo meloeiro sob diferentes frequências de irrigação. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, v. 4, n. 2, p. 183-188, 2000.

SOUZA, G.M.; OLIVEIRA, R.F. DE.; CARDOSO, V.J.M. Temporal dynamics of stomatal conductance of plants under water deficit: can homeostasis be improved by more complex dynamics? **Brazilian Archives of Biology and Technology**, Curitiba, v. 47, n. 3, p. 423-431, 2004.

SPOHR, R.B. **Sequência de cultivos irrigados de verão com arroz de terras altas e milho ou sorgo silagem**. 2003. 78p. Dissertação (Mestrado em Engenharia Agrícola) - Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, 2003.

STEDUTO, P.; ALBRIZIO, R.; GIORIO, P.; SORRENTINO, G. Gas-exchange response and stomatal and non-stomatal limitations to carbon assimilation of sunflower under salinity. **Environmental and Experimental Botany**, Elmsford, v. 44, p. 243-255, 2000.

STONE, L.F.; LIBARDI, P.L.; REICHARDT, K. Produtividade do arroz e absorção de nitrogênio afetadas pelo veranico e pela adição de vermiculita ao solo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 21, n. 2, p. 117-25, 1986.

STONE, L.F.; PEREIRA, A.L. Sucessão arroz-feijão irrigado por aspersão: efeitos de espaçamento, entrelinhas, adubação e cultivar na produtividade e nutrição do arroz. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 29, n. 11, p. 1701-1713, 1994.

STREIT, M.N.; CANTERLE, L.P.; CANTO, M.W. HECKTHEUER, L.H.H. As clorofilas. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 35, p. 748-755, 2005.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia Vegetal**. 3. ed. Porto Alegre; Artimed, 2004. 719p.

TANKSLEY, S.D.; Mc COUCH, S.R. Seed banks and molecular maps: unlocking genetic potential from the wild. **Science**, New York, v. 277, p. 1063-1066, 1997.

TAYLARAN, R.D., ADACHI, S.; OOKAWA, T.; USUDA, H.; HIRASAWA, T. Hydraulic conductance as well as nitrogen accumulation plays a role in the higher rate of leaf photosynthesis of the most productive variety of rice in Japan. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 62, p. 4067-4077, 2011.

TERRA, T.G.R. **Avaliação de características morfofisiológicas de tolerância à seca em uma coleção nuclear de acessos de arroz de terras altas (*Oryza sativa* L.)**. 2008. 81p. Dissertação (Mestrado em Produção Vegetal) - Universidade Federal do Tocantins/CAUG - Universidade Federal do Tocantins, Gurupi, 2008.

TEZARA, W.; MITCHELL, V.J.; DRISCOLL, S.D.; LAWLOR, D.W. Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. **Nature**, London, v. 401, p. 914-917, 1999.

THOMPSON, A.J.; ANDREWS, J.; MULHOLLAND, B.J. Overproduction of abscisic acid in tomato increases transpiration efficiency and root hydraulic conductivity and influences leaf expansion. **Plant Physiology**, Minneapolis, v. 143, p. 1905-1917, 2007.

TOESCHER, C.F.; RIGHES, A.A.; CARLESSO, R. Volume de água aplicada e produtividade do arroz sob diferentes métodos de irrigação. **Revista da Faculdade de Zootecnia e Veterinária Agrônômica**, Uruguaiana, v. 4, n. 1, p. 75-79, 1997.

TOWNEND, J.; DICKINSON, A.L. A comparison of rooting environments in containers of different sizes. **Plant and Soil**, The Hague, v. 175, p. 139-146, 1995.

TUONG, T.P.; BOUMAN, B.A.M. Rice production in Water-scarce Environment. In: KIJNE, J.W.; BARKER, R.; MOLDEN, D. **Water Productivity in Agriculture: Limits and Opportunities for Improvement**. 2003. 332p.

TURNER, N.C.; BEGG, J.E. Plant-water relations and adaptation to stress. **Plant and Soil**, The Hague, v. 58, p. 97-131, 1981.

TURNER, N.C.; O'TOOLE, J.C.; CRUZ, R.T.; NAMUCO, O.S.; AHMAD, S. Responses of seven diverse rice cultivars to water deficits. 1. Stress development, canopy temperature, leaf rolling and growth. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 13, p. 257-271, 1986.

TURNER, N.C.; SCHULZE, E.-D.; GOLLAN, T. The responses of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content. II. In: Mesophytic herbaceous species *Helianthus annuus*. **Oecologia**, Berlin, v.65, n.3, p.348-355, 1985.

TURNER, N.C.; WRIGHT, G.C.; SIDDIQUE, K.H.M. Adaptation of grain legumes (Pulses) to water-limited environments. **Advances in Agronomy**, San Diego, v.71, p. 193-231, 2000.

USDA (UNITED STATE DEPARTMENT OF AGRICULTURE). **Field Crops production. 2005**. Disponível em: <
<http://www.fas.usda.gov/psdonline/psdhome.aspx>>. Acesso em: 7 ago. 2011.

VENUPRASAD, R.; LAFITTE, H. R.; ATLIN, G.N. Response to direct selection for grain yield under drought stress in rice. **Crop Science**, Madison, v. 47, p. 285-293, 2007.

VIEIRA JÚNIOR, P.A.; DOURADO NETO, D.; OLIVEIRA, R.F. de.; PERES, L.E.P.; MARTIN, P.N.; MANFRON, P.A.; BONNECARRÈRE, R.A.G. Relações entre o potencial e a temperatura da folha de plantas de milho e sorgo submetidas a estresse hídrico. **Acta Scientiarum Agronomy**, Maringá, v. 29, p. 555-561, 2007.

VON CAEMMERER, S.; EVANS, J.R. Determination of the average partial pressure of CO₂ in chloroplasts from leaves of several C₃ plants. **Australian Journal of Plant Physiology**, Melbourne, v. 18, p. 287-305, 1991.

WADE, L.J.; FUKAI, S.; SAMSON, B.K.; ALI, A; MAZID, M.A. Rainfed lowland rice: physical environment and cultivar requirement. **Field Crops Research**, Amsterdam, v.64, n.1/2, p.3-12, 1999.

WARREN, C.R. The photosynthetic limitation posed by internal conductance to CO₂ movement is increased by nutrient supply. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 55, p. 2313-2321, 2004.

WARREN, C.R.; LIVINGSTON, N.J.; TURPIN, D.H. Water stress decreases the transfer conductance of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) seedlings. **Tree Physiology**, Oxford, v. 24, p. 971-979, 2004.

- WASSMANN, R.; JAGADISH, S.V.K.; SUMFLETH, K.; PATHAK, H.; HOWELL, G.; ISMAIL, A.; SERRAJ, R.; REDONA, E.; SINGH, R.K.; HEUER, S. Regional Vulnerability of Climate Change Impacts on Asian Rice Production and Scope for Adaptation. **Advances in Agronomy**, San Diego, v. 102, p. 91-133, 2009.
- WILSON, K.B.; BALDOCCHI, D.D.; HANSON, P.J. Quantifying stomatal and non-stomatal limitations to carbon assimilation resulting from leaf aging and drought in mature deciduous tree. **Tree Physiology**, Oxford, v.12, p. 787-797, 2000.
- WONG, S.C.; COWAN, I.R.; FARQUHAR, G.D. Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity. **Nature**, London, v. 282, p. 424-426, 1979.
- XU, J.L.; LAFFITTE, H.R.; GAO, Y.M.; FU, B.Y.; TORRES, R.; LI, Z.K. QTLs for drought escape and tolerance identified in a set of random introgression lines of rice. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v.111, n. 8, p. 1642-1650. 2005.
- XU, L.; BALDOCCHI, D.D. Seasonal trends in photosynthetic parameters and stomatal conductance of blue oak (*Quercus douglasii*) under prolonged summer drought and high temperature. **Tree Physiology**, Oxford, v. 23, p. 865-877, 2003.
- YOSHIDA, S. Factors that limit the growth and yield of upland rice. In: _____ **Major Research in Plant Rice**. Los Baños, Philippines. International Rice Research Institute, 1975. p. 46-71,
- ZAFARONI, E.; TAVARES, V.E. **O licenciamento ambiental dos produtores de arroz irrigado no rio grande do sul, Brasil**. 2009. Disponível em: <<http://www.iica.org.uy/p2-8.htm>>. Acesso em: 7 ago. 2009.
- ZELITCH, I. The close relationship between net photosynthesis and crop yield. **Bioscience**, Washington, v. 32, p. 796-802, 1982.
- ZENG, Y.; ZHANG, H.; LI, Z.; SHEN, S.; SUN, J.; WANG, M.; LIAO, D.; LIU, X.; WANG, X.; XIAO, F.; WEN, G. Evaluations of genetic diversity of rice landraces (*Oryza sativa* L.) in Yunnan, China. **Breeding Science**, Tokyo, v. 57, p. 91-99, 2007.
- ZHANG, W.H.; KOKUBUM, M. Historical changes in grain yield and photosynthetic rate of rice cultivars released in the 20th Century in Tohoku Region. **Plant Production Science**. Tokyo, v. 7, p. 36-44, 2004.
- ZHAO, B.; KONDO, M.; MAEDA, M.; OZAKI, Y.; ZHANG, J. Water-use efficiency and carbon isotope discrimination in two cultivars of upland rice during different developmental stages under three water regimes. **Plant and Soil**, The Hague, v. 261, p. 61-75, 2004.
- ZHENG, H. G.; BABU, R. C.; PATHAN, M. S.; ALI, M. L.; HUANG, N.; COURTOIS, B.; NGUYEN, H. T. Quantitative trait loci for root penetration ability and root thickness in rice: comparison of genetic backgrounds. **Genome**, Ottawa, v. 43, p. 53-61, 2000.
- ZHOU, Y.; LAM, H.M.; ZHANG, J. Inhibition of photosynthesis and energy dissipation induced by water and high light stresses in Rice. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 58, p. 1207-1217, 2007.

ZISKA, L.H.; TERAMURA, A.H. CO₂ Enhancement of Growth and Photosynthesis in Rice (*Oryza sativa*). **Plant Physiology**, Madison, v. 99, p. 473-481, 1992.

ZISKA, L.H.; WEERAKOON, W.; NAMUCO, O.S.; PAMPLONA, R. The influence of nitrogen on the elevated CO₂ response in field-grown rice. **Australian Journal of Plant Physiology**, Melbourne, v. 23, p. 45-52, 1996.

ZOU, G.H.; LIU, H.Y.; MEI, H.W.; LIU, G.L.; YU, X.Q.; LI, M.S.; WU, J.H.; CHEN, L.; LUO, L.J. Screening for drought resistance of rice recombinant inbred populations in the field. **Journal of Integrative Plant Biology**, Beijing, v. 49, p. 1508-1516, 2007.