

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

Desempenho do trigo em função da aplicação de biorreguladores e déficit hídrico no início do florescimento

Artur Bernardeli Nicolai

Dissertação apresentada para obtenção do título de Mestre em Ciências. Área de concentração: Fisiologia e Bioquímica de Plantas

**Piracicaba
2024**

Artur Bernardeli Nicolai
Engenheiro Agrônomo

**Desempenho do trigo em função da aplicação de biorreguladores e déficit hídrico no
início do florescimento**

versão revisada de acordo com a Resolução CoPGr 6018 de 2011

Orientador:

Prof. Dr. **PAULO ROBERTO DE CAMARGO E CASTRO**

Dissertação apresentada para obtenção do título de Mestre em
Ciências. Área de concentração: Fisiologia e Bioquímica de
Plantas

Piracicaba
2024

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

Nicolai, Artur Bernardeli

Desempenho do trigo em função da aplicação de biorreguladores e déficit hídrico no início do florescimento / Artur Bernardeli Nicolai. - - versão revisada de acordo com a Resolução CoPGr 6018 de 2011. - - Piracicaba, 2024.

71 p.

Dissertação (Mestrado) - - USP / Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”.

1. Glutathione reductase 2. Antioxidante 3. Trigo 4. Água 5. Produtividade I.
Título

DEDICATÓRIA

Dedico a minha família, em especial meus pais Rubens Antonio Nicolai e Maria Eliete Bernardeli Nicolai que sempre me apoiaram e são grandes exemplos de dedicação, perseverança, humildade, ética e sabedoria.

AGRADECIMENTOS

- Primeiramente a Deus, a quem devo tudo;
- Aos meus pais Rubens e Eliete pela educação, carinho e apoio;
- Às amigadas que vêm se provando com o tempo, em especial Paulo Ferreira Gomes Júnior, Daniel Nicolau Saito, Bruna Neroni e Gustavo ‘Palito’, que conheço desde os tempos de infância e adolescência;
- Às amigadas que fiz em Dracena, em especial Victor Hugo Cruz, Aline Yukari Kato, Ana Paula Diogo Sidekerskis e Roberto Donato;
- Aos demais amigos e familiares que de alguma forma contribuíram em meu desenvolvimento até a conclusão do Mestrado;
- Ao meu orientador Prof. Dr. Paulo Roberto de Camargo e Castro, pela oportunidade da orientação, incentivo, atenção e conhecimento compartilhado;
- À excelente secretária do programa, Maria Solizete Granziol Silva, por todo auxílio, dedicação e paciência nas questões administrativas;
- À Dra. Salete Aparecida Gaziola, pelo grande auxílio nas análises bioquímicas;
- Ao Prof. Dr. Ricardo Antunes de Azevedo e à Dra. Marcia E. A. Carvalho, por possibilitar a realização das análises bioquímicas;
- À Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo e ao Programa de Pós-Graduação em Fisiologia e Bioquímica de Plantas, pela oportunidade na realização deste curso;
- Ao CNPq, pelo fomento deste trabalho.

BIOGRAFIA

Artur Bernardeli Nicolai – nascido em Santa Bárbara d’Oeste, estado de São Paulo, em 22 de março de 1998. Graduou-se em Engenharia Agrônoma pela Universidade Estadual Paulista ‘Júlio de Mesquita Filho’ – UNESP, no campus Faculdade de Ciências Agrárias e Tecnológicas -FCAT, Dracena, no ano de 2020. Atua desde 2017 com fitotecnia, irrigação e fisiologia vegetal, aplicada às culturas de grãos. Em 2021 ingressou no curso de Mestrado em Ciências – Fisiologia e Bioquímica de Plantas, na Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, São Paulo (ESALQ/USP) e foi bolsista CNPq.

SUMÁRIO

RESUMO	8
ABSTRACT	9
1 INTRODUÇÃO	11
Referências	12
2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	13
2.1 Trigo	13
2.2 Fatores que afetam a produtividade	14
2.2.1 Irrigação.....	14
2.2.2 Reguladores vegetais	16
2.3 Enzimas do sistema antioxidante	18
2.3.1 Catalase	19
2.3.2 Superóxido dismutase.....	21
2.3.3 Glutationa redutase.....	24
Referências	28
3 DESEMPENHO PRODUTIVO, FISIOLÓGICO E ATIVIDADE DE ENZIMAS DO SISTEMA ANTIOXIDANTE NA CULTURA DO TRIGO, EM FUNÇÃO DA APLICAÇÃO DE REGULADORES VEGETAIS E DÉFICIT HÍDRICO NA ANTESE.....	41
Resumo	41
Abstract	41
3.1 Introdução.....	42
3.2 Material e Métodos.....	43
3.2.1 Área experimental, material genético, biorreguladores e déficit hídrico	43
3.2.2 Práticas de manejo.....	46
3.2.3 Características avaliadas.....	47
3.2.4 Análises bioquímicas.....	49
3.2.5 Análise estatística de dados	50
3.3 Resultados	50
3.3.1 Características agronômicas, produtivas e análise fisiológica do crescimento	50
3.3.2 Características bioquímicas	54
3.4 Discussão.....	56
3.4.1 Características agronômicas e produtivas	56
3.4.2 Respostas das análises bioquímicas	57

3.5 Conclusões Específicas	57
Referências.....	57
4 CARACTERÍSTICAS BIOMÉTRICAS E PRODUTIVAS DO TRIGO COM DÉFICIT HÍDRICO NA ANTESE E APLICAÇÃO DE REGULADORES VEGETAIS.....	61
Resumo	61
Abstract	61
4.1 Introdução	62
4.2 Material e Métodos	63
4.2.1 Área experimental, material genético, tratamentos e condução	63
4.2.2 Características analisadas.....	65
4.2.3 Análise estatística de dados	65
4.3 Resultados e Discussão	66
4.4 Conclusões Específicas	67
Referências.....	67
5 CONCLUSÕES GERAIS	71

RESUMO

Desempenho do trigo em função da aplicação de biorreguladores e déficit hídrico no início do florescimento

O trigo é um dos cereais de maior importância econômica no mundo, porém seu cultivo encara limites causados pelo estresse hídrico, que interfere na produção de grãos e no vigor das plantas, além de induzir a produção de moléculas prejudiciais às plantas, como ROS e peróxido de hidrogênio, moléculas relevantes para funções como sinalizadoras, porém em quantidades elevadas são extremamente prejudiciais às plantas. Essas moléculas podem ser neutralizadas por enzimas presentes no sistema antioxidante, como catalase (CAT). Além de que a enzima superóxido dismutase (SOD) desempenha papel crucial na proteção contra estresses oxidativos e a glutathione redutase GR é vital na proteção dos cloroplastos e na desintoxicação de várias substâncias. Os biorreguladores, como ácido abscísico (ABA) e ethephon, são substâncias que podem ser utilizadas para mitigar os efeitos de estresses abióticos, agindo de diversas formas, como induzindo o aumento de níveis de etileno, e combatendo os estresses. Foram realizados dois experimentos similares, porém com dois cultivares distintos, ambos com vasos de 20 litros com solo de Latossolo roxo, areia e substrato de matéria orgânica e uma população de 8 plantas por vaso. Foi adotado delineamento de blocos ao acaso, em um esquema fatorial 5x2, em que o primeiro fator foi a aplicação de biorreguladores e o segundo fator era a irrigação. O experimento contou com 60 unidades experimentais em 6 blocos e 6 repetições. Foram avaliadas características biométricas e produtivas, além da análise fisiológica do crescimento. Também foram realizadas análises bioquímicas, incluindo a concentração de proteína total solúvel e a atividade de algumas enzimas do sistema antioxidante. Os dados foram analisados utilizando ANOVA, com resultados significativos avaliados pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade, utilizando o software R. De acordo com a ANOVA, as variáveis número de grãos por vaso (NGV) e atividade da enzima glutathione redutase (GR) resultaram significativamente, sendo que NGV foi significativo apenas para o fator biorregulador, com ethephon se diferenciando estatisticamente, enquanto que GR apresentou interação significativa, e ao analisar os efeitos isolados de biorregulador em estresse hídrico, ethephon se diferenciou estatisticamente. Ao analisar os efeitos isolados do estresse hídrico em biorreguladores, L100 (plantas em capacidade de campo) junto com ethephon promoveu maior atividade da enzima, em comparação à L0 (déficit hídrico na antese); o mesmo para L100 e CCC (cloreto de chlormequat); porém ao analisar os efeitos de ABA, verificou-se que o biorregulador promoveu maior atividade de GR quando em conjunto à L0. Na realização de um segundo experimento não foram obtidos resultados significativos. O uso dos reguladores vegetais pode auxiliar no combate à estresses abióticos e boa fitossanidade nos cultivos, porém seu efeito pode variar com o clima, material genético fonte dos produtos. Além disso, os hormônios induzidos por esses agroquímicos podem exercer a função de sinalizadores para resposta da planta ao estresse causado por falta de água.

Palavras-chave: Glutathione redutase, Antioxidante, Trigo, Água, Produtividade

ABSTRACT

Wheat performance depending on the application of bioregulators and water deficit at the beginning of flowering

The wheat crops are very economically and socially significant worldwide, but, it faces limitations due to water stress, negatively impacting grain production and plant vigor. Water stress induces the production of harmful molecules in plants, such as ROS and hydrogen peroxide, which are relevant for signaling but detrimental in excessive quantities. These molecules can be neutralized by enzymes in the antioxidant system, such as catalase (CAT). Additionally, superoxide dismutase (SOD) plays a crucial role in protecting against oxidative stress, and glutathione reductase (GR) is vital for chloroplast protection and detoxifying various substances. Plant growth regulators can mitigate the effects of this abiotic stress, with abscisic acid (ABA) and ethephon inducing increased ethylene levels to combat the problem. Two similar experiments were conducted using different wheat cultivars, each with 20-liter pots containing a mixture of clay, sand, and organic substrate and eight plants per pot. The experiments followed a randomized block design with a 5x2 factorial scheme, where the first factor was the application of plant growth regulators, and the second factor was irrigation. Each experiment included 60 experimental units organized into six blocks with six repetitions. Biometric and productivity traits were evaluated, along with physiological growth analysis. Biochemical analyses included measuring total soluble protein concentration and the activity of some enzymes from the antioxidant system. Data were analyzed using ANOVA, with significant results assessed by Tukey's test at a 5% probability level, utilizing R software. The first experiment yielded significant results for the number of grains per pot and glutathione reductase activity. The number of grains was only significant for the plant growth regulator factor, with ethephon showing statistical differences. Glutathione reductase activity exhibited significant interaction, where analyzing the isolated effects of plant growth regulators under water stress, ethephon also displayed statistical differences. When analyzing the effects of water stress combined with plant growth regulators, the combination of ABA with L0 resulted in higher GR enzyme activity. In contrast, the second experiment did not yield significant results. The use of plant growth regulators can aid in combatting abiotic stress and promoting good phytosanitary conditions in crops. However, their effectiveness may vary depending on climate and the genetic source of the products. Furthermore, the hormones induced by these agrochemicals can function as signals for the plant's response to water stress. Further studies are needed to explore the effects of plant growth regulators under these conditions, considering various agrochemicals, doses, and product combinations.

Keywords: Glutathione reductase, Antioxidant, Wheat, Water, Productivity

1. INTRODUÇÃO

O trigo (*Triticum spp.*) é a cultura alimentar de maior importância do mundo, além de estar presente no topo da lista das culturas de cereais em termos de área e produção, sem contar que pode ser cultivada em diferentes tipos topográficos e situações de solo, além de ser adaptável às condições meteorológicas de situações extremas (FAYED, et al., 2015). De acordo com a Companhia Nacional de Abastecimento (CONAB), em 2023, a safra brasileira apresentou aumento de 11,8% na área plantada, saindo de 3029,9 milhões de hectares para 3450,5 milhões de hectares, quando em comparação com a safra passada, além disso, nos últimos anos verificou-se um relevante incremento na produção, sendo que houve aumento de 22% entre as safras de 2021 e 2022, passando de 6234,6 toneladas para 9365,9 toneladas e de 2,5% em comparação com a safra atual, chegando à 10817,5 toneladas.

O aumento da produtividade pode ser relacionado com uma série de práticas que envolvem a utilização de cultivares adaptados, um sistema de irrigação adequado e bem administrado, bom manejo de pragas e doenças e principalmente a aplicação de insumos agrícolas. Neste sentido, a utilização de produtos biorreguladores vem se tornando prática utilizada no manejo das culturas, sendo que, em especial ao trigo, produtos reguladores vegetais podem ser utilizados como uma forma de melhorar a produção e evitar o acamamento das plantas.

Com o objetivo de controlar o acamamento, principalmente aquele induzido pela utilização de solos ricos em nutrientes e da adubação nitrogenada, técnicas de manejo em que utilizam ações de biorreguladores vegetais vêm sido aplicadas, sendo que Motter (2007) afirma que essas substâncias atuam de forma semelhante a de hormônios vegetais originados nas plantas, diminuindo a possibilidade da ocorrência de acamamento mantendo uma boa qualidade e produtividade dos grãos, originada de diferentes fatores.

Neste sentido, este trabalho visou avaliar o desempenho agrônômico, componentes de produção, desenvolvimento fisiológico e determinadas enzimas do sistema antioxidante da cultura do trigo, em função da aplicação de diferentes biorreguladores e déficit hídrico no florescimento.

Referências

CONAB - COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO. Acompanhamento da Safra Brasileira de Grãos, Safra 2021/22, Brasília, DF, v. 9, n. 1 primeiro levantamento, outubro, 2021.

CONAB - COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO. Acompanhamento da Safra Brasileira de Grãos, safra 2022/23, Brasília, DF, v. 10, n. 12 décimo segundo levantamento, setembro, 2023.

FAYED, T. B.; EL-SARAG, E. I.; HASSANEIN, M. K.; MAGDY, A. Evaluation and prediction of some wheat cultivars productivity in relation to different sowing dates under North Sinai region conditions. **Annals of Agricultural Sciences**, v. 60, n. 1, p. 11-20, 2015.

MOTTER, L. Influência da adubação nitrogenada e de etil-trinexapac no crescimento e produtividade do trigo. Dissertação de Mestrado em Agronomia, Universidade Estadual do Oeste do Paraná, 2007, 54 p.

2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1. Trigo

Pertencente à família Gramineae e ao gênero *Triticum*, o trigo, quando cultivado, resulta em grãos que podem ser utilizados como alimento, e mesmo quando sua qualidade não seja elevada o suficiente para o consumo humano, os grãos podem ser utilizados para o consumo animal, principalmente por possuírem altos teores de glúten e fornecerem proteínas, fibras e carboidratos para consumo. (MONTEIRO, 2009; KOCHINSKI, 2020).

A cultura do trigo possui ciclo anual, em que seu cultivo é realizado durante a primavera e o inverno (POUR-ABOUGHADAREH et al., 2018), sendo que a cultura possui boa adaptação à diferentes regiões do globo, podendo ser cultivada entre as latitudes de 30°S a 60°N e até altitudes superiores a 3000 m. Sua grande adaptação ocorre devido à alta plasticidade das plantas, proporcionadas pelo seu complexo genoma (BÖRNER et al., 2005; ALVES, 2019).

De acordo com Scheeren, et al. (2015), o trigo possui um sistema radicular fasciculado, contendo raízes seminais, permanentes e adventícias, em que as seminais vêm diretamente da semente, com a função de estabelecer a plântula ao solo, antecedendo a realização do perfilhamento. Sob a camada da superfície do solo, forma-se a coroa, que deverá emitir raízes permanentes, cerca de três semanas após a emergência, com crescimento inicial lento e se completando na época da formação das espigas, e então, ainda é possível o surgimento de mais raízes adventícias.

Ainda sobre a planta do trigo, afirma-se que o colmo é geralmente oco com cerca de seis entrenós. Durante o período de perfilhamento, a planta continua gerando novos colmos (chamados de perfilhos), sendo que posteriormente o colmo deverá se alongar de rapidamente, possibilitando o armazenamento de uma parcela dos nutrientes a serem utilizados para o enchimento dos grãos, assim como com os nutrientes armazenados nas folhas.

Em relação às folhas da planta, sua formação inicia-se com a emissão do coleóptilo, que tem a função de proteger a primeira folha. Na conclusão do ciclo, as plantas terão a quantidade de folhas similar à quantidade de nós, sendo que a composição da folha se dá pela bainha, lâmina, lígula e um par de aurículas, numa disposição alternada (SCHEEREN et al., 2015).

Quanto à inflorescência da cultura, se dá na forma de espiga, composta por espiguetas, que possuem flores alternadas em sua composição, sendo que na parte basal localizam-se duas glumas para a proteção das flores. A formação dos grãos sucede a antese, em que as flores se abrem e as anteras serão expostas (SCHEEREN et al., 2015).

O ciclo fenológico deste cultivo é um processo contínuo, mas é possível caracterizá-lo em três fases: vegetativa, reprodutiva e granação. Cada parte deste ciclo contém suas subdivisões, em que sua duração pode variar com a interação entre ambiente e genótipo, evidenciando os estádios de desenvolvimento e resultando nos diversos atributos de adaptação dos cultivares em meio a auto percepção sobre as alterações do ambiente, sendo que o fotoperíodo e a temperatura são dois dos principais fatores, e essa percepção pode resultar na duração do desenvolvimento da cultura em função da época do ano (PIRES et al., 2011).

O cultivo do trigo pode ser utilizado como uma boa fonte de alimentação animal, pelo fato de que além de produzir de grãos, a cultura também pode ser utilizada para suprimento de forragem, podendo ser na forma de feno, ensilagem ou pelo pastejo (ZIMMERMANN et al., 2009).

No ano de 2018, o Brasil importou cerca de 6,8 milhões de toneladas de trigo produzidos em outros países, sendo a maior quantidade importada da Argentina, cerca de 87% (ALVES, 2019). Baumgratz (2017), afirma que a produção brasileira de trigo não é suficiente para atender toda quantidade necessária no país, sendo que o Brasil é dependente da importação deste cereal, principalmente para utilização da farinha de alta qualidade, uma vez que o aumento na produção e qualidade deste cultivo depende do clima, manejo da cultura e boas práticas na pós-colheita (NUTTALL et al., 2017); ainda, para Costa et al. (2008), a qualidade do grão para as inúmeras utilizações pode variar de acordo com diversos fatores, sendo solo, clima, pragas, doenças, manejo e do material genético, bem como o fornecimento de água e nutrientes, além das práticas de colheita e pós-colheita. Dessa forma, a utilização de uma irrigação adequada, somada a aplicação de insumos, como biorreguladores, têm o potencial de auxiliar no manejo adequado, assim como proporcionar ganhos produtivos aos cultivos de trigo.

2.2. Fatores que afetam a produtividade

2.2.1. Irrigação

O cereal de trigo é o alimento básico mais amplamente utilizado globalmente, mas sua produção está ameaçada em um cenário de mudanças climáticas (SATTAR et al., 2019). A seca é um dos aspectos mais ameaçadores da mudança do clima, sendo que a escassa disponibilidade de água de irrigação está entre os fatores que limitam a produção dos cultivos sob clima árido e regiões semi-áridas (JIA et al., 2017), sendo que a necessidade de água pelo trigo é de cerca de 430 - 470 mm para se obter maior rendimento de grãos (SUN et al., 2011).

Helaly et al. (2017) ressaltam que certas fases do desenvolvimento das plantas são mais sensíveis ao estresse hídrico, como o florescimento e formação de grãos. A sensibilidade estomática ao baixo potencial hídrico pode ser reduzida pela condição de déficit hídrico, que leva a um menor conteúdo e potencial de água e de turgescência, limitação dos movimentos estomáticos e deficiente desenvolvimento (COTRIM et al., 2011).

Entre os diferentes mecanismos fisiológicos, os induzidos pelo estresse hídrico envolvem a produção excessiva de espécies reativas de oxigênio (ROS, ou ERO), como peróxido de hidrogênio (H_2O_2), superóxido de ânions (O_2^-), e o radical hidroxila (OH^-), que danificam os lipídios, proteínas, pigmentos fotossintéticos e ácidos nucleicos (RICHARDS et al., 2015). Shan et al. (2015) afirmam que quando expostas a esse estresse de forma acentuada, as células podem perecer por conta dos danos, sendo que isso também pode levar à morte da planta. Ainda, verifica-se que as mitocôndrias, cloroplastos e vacúolos são os locais em que as ROS são produzidas (ASHRAF et al., 2009).

O metabolismo proporciona uma série de respostas que resultam na proteção da planta contra a dessecação imediata. Em situações de seca, o acelerado fechamento dos estômatos diminui a transpiração, dessa forma, essa resposta pode ser considerada adequada contra a falta de água (MACHADO; SASSAKI, 1999; TAIZ; ZEIGER, 2010).

Um resultado negativo proporcionado pelo estresse hídrico é a redução no número de grãos por espiga e não na massa seca de grãos, demonstrando que a fase de pré-antese possui grande sensibilidade à seca (RODRIGUES et al., 1998).

De acordo com Sarto et al. (2017), o déficit hídrico influencia de maneira distinta este cultivo, dependendo do estágio de desenvolvimento em que a cultura se encontra, sendo que quando ocorre na fase inicial, o déficit hídrico pode prejudicar o número de plantas e a

densidade do cultivo, porém destaca-se que o estágio de florescimento apresenta maior sensibilidade na cultura do trigo em relação ao estresse hídrico. A falta de água que ocorre nas fases reprodutivas e de enchimento de grãos pode influenciar a produtividade, devido a ocorrência de danos oxidativos no aparato fotossintético das plantas, uma rápida taxa de senescência das folhas, atividades reduzidas de fixação e assimilação de carbono, além da esterilidade polínica, sendo essas ocorrências resultados do estresse proporcionado pela falta de água (YANG et al., 2003; ASADA, 2006; CATTIVELLI et al., 2008; FAROOQ et al., 2009; FAROOQ et al., 2014; GAMA, 2018).

Ao realizar um experimento com cultivares de trigo que sofreram estresse pela falta de água no início do florescimento, Santos et al. (2012), concluíram que as plantas que foram expostas ao estresse tiveram menor produção de fitomassa e produção de grãos.

2.2.2. Reguladores vegetais

O desenvolvimento de mecanismos para combater estresses abióticos e gerar maior tolerância por parte das plantas é um objetivo relevante nas pesquisas. No entanto, o aumento da ocorrência e intensidade dos climas extremos, relacionados com mudanças climáticas e salinização dos solos férteis, que leva à redução da área de solo agrícola, fizeram este objetivo ganhar maior relevância (IPCC, 2007).

Conforme comentado por Kohli et al. (2013), hormônios são produzidos em pequenas concentrações e são responsáveis por diferentes funções no crescimento vegetal, como identidade e diferenciação celular, além do desenvolvimento estruturado de uma série de órgãos, principalmente reprodutivos. Nas últimas décadas, os principais componentes de sinalização dos hormônios, como auxinas, giberelinas (GAs), citocininas, retardantes, etileno e ácido abscísico (ABA), além de ácido salicílico, brassinosteroides (BR), ácido jasmônico (JA) e outros, têm sido estudados (SINGH; JWA, 2013).

As respostas aos estresses em plantas incluem alteração do metabolismo de carbono e nitrogênio, síntese de antioxidantes, fatores de resposta ao choque térmico, regulação de proteases, além da alteração do estado hormonal e componentes de sinalização. Além de depender da capacidade de resposta dos genótipos aos diferentes estresses, o grau de indução pode variar dependendo da intensidade e gravidade do mesmo, ainda que algumas dessas respostas sejam comuns em muitas plantas (KOHLI et al., 2013).

Em uma revisão sobre a sinalização hormonal e a resposta das plantas à estresses abióticos, Kohli et al. (2013), afirmam que em geral, a resposta das plantas a sinais de crescimento, desenvolvimento e ambientais passam por uma modulação de processos de sinalização mediados por fitohormônios, além disso, ABA continua sendo o hormônio mais estudado para a resposta ao estresse de plantas. No entanto, os autores ainda afirmam que outros hormônios como citocininas, auxinas, GA, JA, BR, ácido salicílico (SA), estrigolactonas, e os hormônios gasosos etileno e óxido nítrico (NO) estão sendo estudados para responder ao estresse abiótico.

Uma produção elevada de ABA em plantas com estresse hídrico contribui significativamente às respostas ao estresse (GOVIND et al., 2011; SEILER et al., 2011). Além disso, o etileno está associado com uma série de hormônios e podem afetar os processos celulares de maneira negativa ou positiva (CHO; YOO, 2009; MORANT et al., 2010), tendo papéis específicos no estresse hídrico, em combinação com ABA, por meio de efeitos sobre a regulação da abertura dos estômatos (WILKINSON; DAVIES, 2010), além de sua atuação em inundações e estresse de baixo oxigênio, por meio da ação combinada com os efeitos de resposta ao etileno, auxina, GA e outros compostos (BAILEY-SERRES; VOESENEK, 2010). O etileno e auxina são hormônios que auxiliam no controle do alongamento dos pelos radiculares, sendo que também podem influenciar a ramificação da raiz sob estresse abiótico e condições de deficiência de boro (WANG et al., 2013).

O cloreto de chlormequat (Tuval) é um retardador de crescimento que age no início da síntese de giberelina, bloqueando a produção de enzimas atuantes criação da giberelina, diminuindo a altura da planta, o comprimento do entrenó e aumentando o diâmetro das hastes (TAIZ; ZEIGER, 2010).

Ao analisar a influência dos retardantes cloreto de chlormequat e cloreto de mepiquat na cultura da soja, Souza et al. (2013), verificaram que as aplicações resultaram em uma redução significativa na altura das plantas, proporcionando elevada resistência ao acamamento.

Em situações que o peso da parte aérea das plantas é elevado por conta da presença de chuva e ventos fortes, eleva-se possibilidade de ocorrer o acamamento. Isso também pode acontecer quando as partes inferiores do caule são enfraquecidas por um ataque de doenças, pela aplicação de doses altas de fertilizantes nitrogenados, ou quando a resistência ao

cisalhamento coesivo das partículas do solo ao redor do sistema radicular é quase completamente destruída pela chuva (SHAH et al., 2019).

No Reino Unido, o acamamento no trigo de inverno foi responsável por cerca de US \$ 80 milhões de perdas anuais para a indústria agrícola (BERRY, 1998). Em um ensaio realizado por Acreche e Slafer (2011), verificou-se que o acamamento impactou o rendimento da cultura, resultando na redução de cerca de 80% no rendimento de grãos. Neste estudo foi observado tanto o acamamento natural quanto o induzido artificialmente.

Daminozida é um retardador de crescimento que também funciona como um inibidor da síntese de giberelina, e dessa forma pode possibilitar certa resistência ao acamamento. Zañón et al. (2017), ao avaliarem a produção e plasticidade anatômica foliar de roseiras em função da aplicação de paclobutrazol e daminozida, verificaram que a altura da planta, área foliar e diâmetro das flores reduziram linearmente com as aplicações foliares dos biorreguladores. Além disso, os produtos promoveram mudanças na proporção de tecidos na folha, aumentando a espessura da lâmina foliar, mesófilo e parênquima paliçádico, mas não influenciaram a espessura da epiderme foliar.

2.3. Enzimas do sistema antioxidante

Os sistemas antioxidantes podem ser caracterizados como enzimáticos e não enzimáticos, e podem ser encontrados com maior frequência em locais próximos à produção de ROS, nas células vegetais. Esses locais possuem uma capacidade incomum de escapar de possíveis efeitos negativos, como o estresse oxidativo, além de restringir o papel das ROS na sinalização em diversas condições (CORPAS et al., 2015). Dessa forma, foram desenvolvidos diversos mecanismos em que o conteúdo endógeno desse tipo de enzima promove amparo contra os efeitos prejudiciais do estresse oxidativo vindo tanto de fontes abióticas quanto bióticas (GUPTA et al., 2016; GUPTA et al., 2018).

Nos ambientes naturais, ocorre a exposição das plantas à diversos estresses abióticos, incluindo déficit hídrico, inundações, clima e temperaturas desfavoráveis, radiação, salinidade, metais pesados, entre outros (VERMA et al., 2013), sendo que um fator muitas vezes associado à esses problemas é o potencial para aumentar a produção de ROS, como radicais superóxido (O_2^-), radicais hidroxila ($\cdot OH$), radicais alcoxi ($RO\cdot$), peróxido de hidrogênio (H_2O_2) e oxigênio singlete (1O_2), sendo que esses elementos podem ser formados em diversos tecidos vegetais (MILLER et al., 2008; CHOUDHURY et al., 2016).

Elevados teores de ROS são muito reativos e podem danificar estruturas celulares, como ácidos nucleicos e proteínas, além de alterar suas funções (MITTLER et al., 2011; SHARMA et al. 2012). Para tolerar os efeitos nocivos das ROS, as plantas apresentam diversas enzimas, como Glutathione Redutase (GR), Catalase (CAT), Superóxido Dismutase (SOD) e outras também relevantes, além de mecanismos de defesa não enzimáticos, como compostos fenólicos, glutathione, carotenoides e outros (ARORA et al., 2002; CAVERZAN et al., 2016; MITTLER, 2017; ČAMAGAJEVAC et al., 2018).

2.3.1. Catalase

O peróxido de hidrogênio (H_2O_2) pode atuar como sinalizador no crescimento e desenvolvimento das plantas (VANDENABLE et al., 2004), sendo que Dat et al. (2000) afirmam que estudos foram realizados sobre os possíveis riscos associados ao acúmulo de H_2O_2 , induzido pelo estresse oxidativo em plantas que sofreram estresses abióticos.

Como essa molécula pode ser considerada uma espécie reativa de oxigênio (ROS), também pode contribuir para danos aos componentes celulares, sendo que segundo Leung (2018), isso se justifica pelo fato de que o desenvolvimento vegetal é reduzido em diversas condições de estresse abiótico. A catalase (CAT) é encontrada nos peroxissomos de plantas e outros organismos aeróbicos, sendo que é uma enzima chave envolvida na eliminação catalítica de H_2O_2 em água (H_2O) e oxigênio (O_2), além de que muitas vezes ocorre um incremento simultâneo na atividade de CAT como parte da ativação da defesa antioxidante nas plantas quando respondendo às diferentes condições adversas de crescimento (LEUNG, 2018). O autor ainda afirma que aumento na atividade da catalase pode ser uma manifestação da resposta adaptativa das plantas ao estresse abiótico e que se não ocorresse esse aumento na atividade da catalase junto com a ocorrência do estresse abiótico, a redução no crescimento vegetal poderia ser mais acentuada.

O estudo da resposta das plantas ao estresse abiótico pode ser verificado ao se associar com os indicadores de desenvolvimento da planta que serão afetados, como o tamanho das raízes e brotos, alterações bioquímicas, principalmente o aumento de espécies reativas de oxigênio e enzimas antioxidantes, como a catalase, além das alterações na expressão gênica. Autores verificam que poucos estudos focam na resposta ao estresse abiótico no nível das organelas, principalmente nos peroxissomos, sendo que este fato se dá por conta da existência de muitas oxidases na matriz e na membrana desta organela, que produzem peróxido de

hidrogênio, além da presença da catalase e da ascorbato peroxidase, que estão envolvidas na eliminação destas moléculas (REUMANN; BARTEL, 2016).

O incremento na atividade da catalase pode ser parte da resposta comum das plantas às situações de estresse abiótico, como em um experimento em que a atividade da catalase das plantas de pepino aumentou em resposta ao calor, frio, estresse osmótico e à salinidade (ZHOU et al., 2017). Leung (2018) ressalta a existência de uma estrutura regulatória comum de algum(s) mecanismo(s) subjacente(s) à indução da catalase ou talvez a todo o conjunto de alterações, incluindo outros mecanismos de defesas antioxidantes respondendo às diversas situações de estresse ocorrido de maneira abiótica, sendo que no momento, nossa compreensão deste quadro regulamentar é muito limitada, necessitando mais estudos nesta área (LEUNG, 2018).

Uma série de trabalhos de pesquisa aponta que em espécies vegetais situadas em ambientes estressantes, como a presença de altos teores de NaCl ou metais pesados, o teor de óxido nítrico (NO) se eleva, principalmente nos peroxissomos (CORPAS et al., 2017). Em um ensaio envolvendo plântulas de *Arabidopsis thaliana* tratadas com 100 μM de $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$ (nitrato de chumbo), a concentração de NO foi 30% maior do que nas plântulas controle desenvolvidas sem Pb^{2+} (CORPAS; BARROSO, 2017). Também se verificou que das enzimas que normalmente estão presentes nos peroxissomos, somente a atividade da catalase foi inibida de maneira significativa nas plantas tratadas com chumbo em comparação com as plantas controle. Dessa forma, em situações com este tipo de estresse, o aumento de NO principalmente nos peroxissomos pode ter relação com a aparente inibição específica da atividade da catalase. Também seriam relevantes estudos que demonstrassem se outras enzimas, como superóxido peroxidase, ascorbato peroxidase e outras, também pudessem ser inibidas pela produção de NO induzida por chumbo ou outros metais pesados (LEUNG, 2018).

É fato que uma das respostas das plantas à seca é o fechamento dos estômatos com o objetivo de conservar o conteúdo de água na planta, sendo que as células-guarda presentes na superfície das folhas são responsáveis por esta resposta. O déficit hídrico pode levar a um aumento no nível de ácido abscísico (ABA), que induz a produção de NO mediada por açúcar (via sensor de glicose hexoquinase) nas células-guarda, resultando no fechamento estomático (KELLY et al., 2013). Além disso, verifica-se que o radical livre óxido nítrico, produzido nos peroxissomos dessas células-guarda, está envolvido no fechamento dos estômatos, induzido pelo estresse hídrico (CORPAS et al. 2017).

Ao trabalhar com plantas de milho, Yao et al. (2013) verificaram que o acúmulo de ABA e H_2O_2 nas células-guarda dos estômatos estava relacionado com a diminuição da quantidade de água disponível no solo, sendo que os autores acreditam que o aumento de H_2O_2 esteja associado à indução do fechamento estomático pelo ácido abscísico. Também foi verificado aumento nas atividades das enzimas antioxidantes, incluindo a catalase, em resposta ao declínio do teor de água no solo. Portanto, o aumento da atividade da catalase nas folhas não parece ter sido eficaz como impacto no aumento do acúmulo de H_2O_2 nas células guarda das folhas do milho, porém não ficou claro se a atividade desta enzima foi elevada nas células-guarda quando as plantas de milho estavam em condições de falta de água. Também não se sabe efeito deste tipo de estresse na expressão dos genes relacionados à atividade da catalase no genoma das plantas de milho. Em teoria, aumento do nível de H_2O_2 pode desencadear o fechamento dos estômatos e, portanto, seria esperado sua sobrevivência às condições de estresse hídrico, mas essas afirmações ainda não são conclusivas, necessitando a realização de ensaios para testar essa hipótese (ZOU et al., 2015; LEUNG, 2018).

2.3.2. Superóxido dismutase

A enzima superóxido dismutase (SOD) tem a peculiaridade de utilizar um radical livre de oxigênio como substrato (superóxido, $O_2^{\cdot-}$) além disso, essa enzima catalisa a dismutação ou ‘desproporção’ de radicais superóxido ($O_2^{\cdot-}$) em oxigênio molecular e peróxido de hidrogênio, com uma constante de velocidade de segunda ordem muito alta. (Mc CORD; FRIDOVICH 1969; del RÍO, et al., 2018).

Foi verificado em trabalhos científicos que essas enzimas são uma família de metaloenzimas, que diferem no metal utilizado como grupos protéticos em seu sítio ativo. Existem quatro grupos principais de SODs dependendo de seus metais protéticos, sendo esses Cu,Zn-SODs; Mn-SODs; Fe-SODs e Ni-SOD, com superóxido dismutases contendo cobre e zinco; manganês; ferro; e zinco, respectivamente (YOUN et al., 1996; WANG et al., 2016).

Essas enzimas que contém manganês e ferro apresentam grande semelhança nas estruturas primárias, secundárias e terciárias, e são diferentes das classes da enzima contendo cobre e zinco. Mn-SODs e Fe-SODs ocorrem tanto em organismos procarióticos quanto eucarióticos, mas Cu,Zn-SODs foram encontrados principalmente em eucariotos, e nas espécies vegetais, os três grupos principais de SODs são os que contém cobre e zinco, manganês e ferro (del RÍO et al., 2018).

A razão evolutiva para diferença de SODs com requisitos metálicos distintos pode estar associada às diferenças nas disponibilidades de metais de transição solúveis na biosfera em relação ao conteúdo de oxigênio da atmosfera em diferentes eras geológicas (ALSCHER et al., 2002). Cada uma dessas enzimas possui uma expressão gênica diferente dependendo do tipo de célula, e cada SOD poderia ter uma função específica dependendo de sua localização celular e subcelular (CORPAS et al., 2006).

A localização subcelular das diferentes isoenzimas da superóxido dismutase geralmente está relacionada aos loci celulares onde os radicais O_2 , substrato dessas enzimas, são produzidos. Uma importante fonte de O_2 é a NADPH oxidase, que se localiza na membrana plasmática (SUZUKI et al., 2011), mas outras fontes contribuintes de superóxido são os cloroplastos, mitocôndrias e peroxissomos em diversas reações oxidativas e de transporte de elétrons dessas organelas celulares (ASADA, 2006; HALLIWELL; GUTTERIDGE 2007; del RÍO; LÓPEZ-HUERTAS 2016).

As SODs localizam-se em compartimentos celulares distintos, incluindo núcleos, peroxissomos, cloroplastos, citoplasma, mitocôndrias e espaço extracelular (apoplasto), conforme del Río et al. (2018). A divisão das diferentes superóxido dismutases em organelas celulares geradoras de superóxido e a capacidade de serem induzidas é de extrema importância para a proteção da planta contra o estresse oxidativo induzido por condições abióticas (BLOKHINA et al., 2003), e também para processos de sinalização celular vegetal (DIETZ et al., 2016; FOYER; NOCTOR 2016; MITTLER 2017).

De acordo com del Río (2015), altas intensidades de luz, temperaturas extremas, falta de água e quantidades excessivas de sal, assim como metais pesados, ferimentos, poluentes atmosféricos e infecção por patógenos são situações estressantes que estimulam uma alta produção de ROS e RNS (espécies reativas de oxigênio e nitrogênio, respectivamente).

As espécies vegetais utilizam uma rede de sinalização para seu crescimento e indução de respostas aos diversos tipos de estresses em que se encontra, e a produção de espécies reativas de oxigênio é um componente que possui elevada importância nesse mecanismo de sinalização (del RÍO; PUPPO 2009; MITTLER et al., 2011), porém condições ambientais desfavoráveis resultam em uma superprodução de ROS, o que leva a lesões celulares oxidativas acentuadas. Para evitar danos celulares decorrentes das ROS, as plantas possuem diferentes mecanismos antioxidantes à sua disposição, como a SOD, para utilizar ROS como

um sinal de diversos processos biológicos (FOYER; NOCTOR 2005; VANDERAUWERA et al., 2009; BAXTER et al., 2014; SIES, 2014).

A existência de metais nos sítios ativos das enzimas SOD demonstra que condições estressantes sob determinados micronutrientes – seja deficiência ou toxicidade – podem determinar a expressão dessas enzimas (del RÍO et al., 2018), além disso, a medição da atividade da enzima pode ser realizada com o objetivo de avaliar o estado de micronutrientes em diferentes espécies vegetais (del RÍO, 1983), porém, altas concentrações de metais também podem proporcionar atividade elevada da superóxido dismutase (del RÍO et al., 1985).

Em geral, os estresses abióticos produzem modificações nas atividades das enzimas antioxidantes glutathiona (GSH) e ácido ascórbico, além de alterações nos níveis dos antioxidantes de baixo peso molecular. Existem diversos indícios que mostram que o estresse abiótico pode servir como indutor da geração de ROS e produzir avaria oxidativa nas células (DAT et al., 2000; MITTLER, 2002). Na grande maioria das espécies vegetais estudadas, os cultivares que apresentam maior resistência ou tolerância à estresses vindos de forma abiótica exibem atividade elevada de superóxido dismutase após o tratamento contendo estresse abiótico (DAT et al., 2000; BLOKHINA et al., 2003; WANG et al., 2016).

Dentre os diversos fatores abióticos prejudiciais, o estresse salino é um dos problemas mais significantes pelo fato de que a grande parte das espécies vegetais possui sensibilidade à salinidade. Algumas das restrições fisiológicas proporcionadas pelo estresse salino incluem o estresse osmótico e a toxicidade iônica, resultando em uma série de alterações no metabolismo (MARSCHNER, 1995). Ainda, uma alta concentração salina resulta em um acúmulo excessivo de ROS, que por sua vez, pode proporcionar o estresse oxidativo, levando a ocorrência de danos às proteínas, membranas e ácidos nucleicos (HERNÁNDEZ et al., 2017). Existem relatos mostrando que plantas com elevada tolerância ao estresse salino possuem teores mais elevados de antioxidantes em comparação com plantas sensíveis (del RÍO et al., 2018).

O estresse hídrico, causado pela presença da seca ou do alagamento, inibe a fotossíntese e induz uma maior produção de ROS nos cloroplastos (SMIRNOFF, 1998; DAT et al., 2000), sendo que autores demonstram que o aumento do estresse oxidativo induzido pelo déficit hídrico e a ação das enzimas antioxidantes, como CAT, peroxidase e superóxido dismutase, possuem relação com a tolerância e resistência ao estresse hídrico (MORÁN et al.,

1994; DAT et al., 2000; BARTELS; SUNKAR 2005; WANG et al., 2016). Houve aumento das atividades de Cu,Zn-SODs nos cloroplastos e no citoplasma em cultivos de ervilha quando as plantas foram expostas à seca (MITTLER; ZILINSKAS 1994). O sorgo (*Sorghum bicolor*) tolerante à seca possui maior capacidade antioxidante em comparação com as variedades suscetíveis à seca (DAT et al., 2000). Em um trabalho científico realizado com dois tipos de musgos, sendo um susceptível e outro tolerante à seca, o segundo apresentou teores mais baixos de peroxidação lipídica e uma atividade elevado de Cu,Zn-SOD, em comparação com o musgo sensível à seca (DHINDSA; MATOWE 1981).

Já Signorelli et al. (2013), ao estudarem *Lotus japonicus* que foram expostas ao déficit hídrico, verificaram a presença de estresse nitro-oxidativo nas folhas e raízes, além disso, no sistema radicular identificou-se teores elevados de Mn-SOD, Fe-SOD e Cu,Zn-SODs. O mesmo foi visto ao analisar as folhas, porém com uma atividade muito reduzida de Fe-SOD. Durante o a indução do estresse hídrico, a atividade da maioria das superóxido dismutases presentes nas raízes apresentou um pequeno aumento, com exceção da Fe-SOD que não destacou-se nessas condições. Já nas folhas não foram verificadas alterações na atividade das isoenzimas SOD (SIGNORELLI et al., 2013).

2.3.3. Glutationa redutase

Moléculas como espécies reativas de oxigênio-nitrogênio-enxofre (RONSS), radicais superóxido (O_2^-), óxido nítrico (NO), sulfeto de hidrogênio (H_2S) e outros, são inevitavelmente geradas como subprodutos indesejados de diversos processos bioquímicos, porém, ao mesmo tempo, podem atuar como importantes moléculas sinalizadoras de plantas (SAVVIDES et al., 2016).

Estresses ocasionados por situações ambientais podem perturbar significativamente o metabolismo das plantas, levando a aumento acentuado dos níveis endógenos de RONSS, resultando em danos celulares ou até a morte do organismo. Dessa forma, diversos mecanismos de proteção evoluíram, permitindo que as plantas evitem, ou pelo menos aliviem, os distúrbios no estado 'redox celular' (RC; balanço entre a produção de ROS, RNS e sua remoção por enzimas antioxidantes e outros mecanismos) causados por condições ambientais desfavoráveis e, ao mesmo tempo, percebam os sinais mediados por estas substâncias reativas. Nesses mecanismos de proteção, a presença de concentrações elevadas (mM) do

antioxidante glutaciona contendo tiol no citosol é fundamental para manter os níveis de compostos reativos sob controle.

A glutaciona é um tripeptídeo em que cisteína, glicina e glutamato estão presentes em sua formação, sendo que as células vegetais utilizam a glutaciona reduzida (GSH) como substrato para fazer recombinações e remover espécies reativas. Ainda, verifica-se que este substrato, por meio de ligações S-glutacionilação dos grupos tiol dos resíduos de cisteína, tem o poder de alterar a função de diversas proteínas (DALLE-DONNE et al., 2009). Além disso, a glutaciona pode se apresentar como cofator na síntese de DNA, além de exercer esta função em outras reações (RAO; REDDY, 2008). Dessa forma, um bom e amplo fornecimento e de glutaciona é importante para que as células exerçam suas funções normalmente.

Após a oxidação, é estabelecida uma ligação dissulfeto entre duas moléculas de glutaciona, resultando na formação da glutaciona oxidada (GSSG), que por sua vez não pode mais exercer a função de protetora contra espécies reativas. O conjunto metabólico de GSH pode ser restabelecido com o auxílio da enzima glutaciona redutase (GR), sendo que sua atividade é relevante pelo fato de proteger as células de uma forma econômica, que não envolve a síntese de novas de moléculas antioxidantes (ANJUM et al., 2012), dessa forma, o papel que essa enzima desempenha é essencial para diversas vias metabólicas das espécies vegetais consumidoras de GSH, sendo um exemplo o ciclo ascorbato-glutaciona em que ocorre a remoção de espécies reativas de oxigênio (NOCTOR; FOYER, 1998; JIMÉNEZ et al., 1998); a formação de fitoquelatinas (FQ); e a produção de S-nitrosoglutaciona (GSNO) na presença de NO, e outros.

A glutaciona redutase (glutaciona: NADP + oxidoredutase) é uma enzima que se faz presente tanto em indivíduos procariotos quanto eucariotos (COUTO et al., 2016). Assim como outros membros da ampla família de proteínas que contém flavinas, esta enzima exibe uma sequência conservada conhecida como dobra de Rossmann, que é uma série alternada de fita-beta e alfa-hélice ($\beta\alpha\beta$) que funciona como um sítio de ligação para a porção ADP dos dinucleotídeos, como FAD e NADP⁺ (HANUKOGLU, 2015).

A GR é uma enzima que detém três domínios, sendo o primeiro de ligação FAD (contendo a dobra de Rossmann), outro de ligação NADPH e um de dimerização (BERKHOLZ et al., 2008). Na maioria das plantas, a glutaciona redutase é descrita como um homodímero (possui duas subunidades idênticas) variando de 60 a 190 kDa por monômero. No entanto, as formas GR monoméricas (possuindo apenas uma cadeia polipeptídica,

heterodiméricas (possui duas porções proteicas distintas entre si) e heterotetrâmeras (quatro subunidades diferentes), também foram descritas na alga unicelular *Chlamydomonas reinhardtii*, ervilha (*Pisum sativum*) e milho (*Zea mays*), respectivamente (CONNELL; MULLET 1986; TAKEDA et al., 1993; GILL et al., 2013).

A reação estimulada pela glutathione redutase é intercedida pela redução de um grupo protético de flavina por meio de um processo que se apresenta em duas etapas, estabelecido como meias-reações redutivas e oxidativas. Na sua estrutura biologicamente ativa (conformação nativa), essa enzima possui as duas cisteínas presentes em sítio ativo, sendo unidas por uma ligação dissulfeto, enquanto que a redução da GSSG envolve a ligação dos grupos tiol da glutathione com uma dessas cisteínas (PAI; SCHULZ, 1983).

Inicialmente, a semi-reação redutiva se inicia com a ligação de uma molécula de NADPH, que irá reduzir FAD ao ânion FADH (TRIVEDI et al., 2013). Posteriormente, a ligação dissulfeto das cisteínas presentes no sítio ativo sofre redução pela formação de um complexo estável de transferência de carga entre a flavina e uma das cisteínas. A cisteína restante forma um grupo tiol reduzido (BERKHOLZ et al., 2008). A posteriori da formação deste complexo, o NADP⁺ se dissocia do sítio de ligação e é substituído por uma nova molécula de NADPH. A etapa que se procede em seguida se inicia com a ligação do GSSG. A cisteína reduzida no sítio ativo se liga a uma das partes da glutathione, resultando em uma ligação dissulfeto, e a outra parte da glutathione está ligada em outra cadeia formando um homodímero, que posteriormente será liberado na forma reduzida. Finalmente, a glutathione restante é liberada e as cisteínas do sítio ativo restauram a ligação dissulfeto da forma nativa (PAI; SCHULZ, 1983).

A regulação do desenvolvimento das espécies vegetais ocorre pela sinalização redox (RC), em condições normais de crescimento e também em condições estressantes (SWANSON; GILROY, 2010). Dessa forma, a disponibilidade de glutathione e seu estado de oxidação assumem uma função central, afetando uma série de processos de desenvolvimento, como a formação e germinação de sementes, organização de meristemas, desestioação, floração, amadurecimento de frutos e senescência (JIMENEZ et al., 2002; HUANG et al., 2005; SUMUGAT et al., 2010; YU et al., 2013; ZUCCARELLI et al., 2017).

Durante a formação das sementes, mais especificamente na fase de desenvolvimento de tolerância à dessecação, é tipicamente observado incremento progressivo na geração de espécies reativas de oxigênio, que é acompanhado de níveis cada vez mais elevados de

atividade GR (BAILLY, 2004). Da mesma forma, durante a germinação das sementes, particularmente durante a emergência da radícula, a atividade de GR e de outras enzimas antioxidantes aumenta drasticamente, coincidindo assim com um aumento na geração de ROS e na respiração (CONSIDINE; FOYER, 2014). Os genes relacionados à glutathione redutase também foram expressos durante a reversão do processo de estiolamento de mudas de tomate (*Solanum lycopersicum*), resultando em um aumento gradual na atividade da enzima e na relação GSH/GSSG ao longo da duração desta resposta das mudas em contato com a luz (ZUCCARELLI et al., 2017).

Durante o crescimento das plantas, a diferenciação celular nos meristemas é muito estimulada pelos teores de ROS e, conseqüentemente, pelos níveis da atividade de glutathione redutase (TOGNETTI et al., 2017), porém, Schmidt e Schippers (2015) demonstraram que o centro quiescente presente no meristema apical da raiz se mantém em seu estágio inicial por conta da elevação do teor de glutathione na forma oxidada, ainda, os teores de NADPH que são necessários para que ocorra a regeneração do GSH nessas células estão em baixas quantidades, dessa forma limitando a atividade da enzima (SCHMIDT; SCHIPPERS, 2015).

Autores vêm destacando a importância da sinalização de GSH, glutathione redutase e redox (RC) durante o desenvolvimento principalmente nos estágios reprodutivos das plantas. Foi verificado que em *Arabidopsis*, a variação, tanto em quantidades elevadas quanto reduzidas, no conteúdo de GSH pode modificar significativamente a velocidade da indução ao florescimento, tanto acelerando ou retardando este processo (HATANO-IWASAKI; OGAWA, 2007). Pesquisadores também verificaram que a indução do florescimento em orquídeas *Oncidium* também é influenciada por alterações induzidas pelo estresse na sinalização redox (RC), que é acompanhada pela regulação negativa de genes relacionados ao redox, como GSH1 e GR1 (CHIN et al.; 2016).

Mudanças significantes no metabolismo antioxidante e nos teores de glutathione redutase, também foram estudados durante o amadurecimento dos frutos de tomate. Neste fruto, caracterizado como climatérico, o amadurecimento se inicia com a diminuição na atividade de algumas enzimas, principalmente GR, logo em seguida ocorre a elevação progressiva no conteúdo de GSH, já no final do amadurecimento (JIMENEZ et al., 2002).

Durante a senescência, ocorrem acréscimos significativos na produção de ROS, sendo que alterações no metabolismo antioxidante das mitocôndrias e dos peroxissomos são necessárias principalmente com o objetivo de reduzir o dano às células (del RÍO et al., 1998).

Ainda, foi demonstrado em trabalhos realizados com folhas de ervilha em senescência que a atividade da glutathione redutase e de todo o sistema antioxidante, se mantém em atividade por mais tempo nos peroxissomos do que nas mitocôndrias (JIMÉNEZ et al., 1997; JIMÉNEZ et al., 1998). Dessa forma, autores teorizam que a isoforma de GR, relacionada com o peroxissoma (GR1) exerce uma função específica ao longo da senescência. A presença dessa forma de GR presente especificamente nos peroxissomos foi demonstrada inicialmente em cultivos de ervilha (ROMERO-PUERTAS et al., 2006) e posteriormente em *Arabidopsis* (KATAYA; REUMANN, 2010). Ainda, também existem relatos de uma complexa ligação entre a atividade das enzimas GR, o conteúdo da citocinina e a senescência das folhas (DERTINGER et al., 2003; SYNKOVÁ et al., 2004). Em linhagens de tabaco transgênico (*Nicotiana tabacum*), que apresentavam uma alta produção de citocinina, estimulada pela senilidade das folhas, o fenótipo representado pela lenta senescência foliar associou-se ao aumento da atividade de glutathione redutase em folhas com idade avançada, quando comparadas com tratamentos do tipo selvagem (DERTINGER et al., 2003; SYNKOVÁ et al., 2004).

A fotossíntese das espécies vegetais envolve diversas reações redox (RC) localizadas no cloroplasto, uma vez que esta organela pode ser uma grande fonte de espécies reativas de oxigênio e seu metabolismo está relacionado aos mecanismos antioxidantes presentes nas células vegetais. Durante o déficit hídrico, ocorre o fechamento dos estômatos, limitando a assimilação de CO₂, dessa forma, elevam-se as reações de fotorrespiração, induzindo o incremento da geração de peróxido de hidrogênio e, como consequência, eleva-se a necessidade de mecanismos antioxidantes visando minimizar os danos celulares relacionados ao estresse oxidativo (VOSS et al., 2013). Consequentemente, foi demonstrado que o estresse hídrico promove a atividade GR em muitas espécies de plantas, como por exemplo no trigo (GAMBLE; BURKE, 1984; SAIRAM et al., 1997).

Ainda, o fenótipo tolerante ao déficit hídrico de uma série de variedades cultivadas tem sua explicação, em parte, pela elevação da atividade da glutathione redutase e outras enzimas do sistema (PASTORI; TRIPPI, 1992, PASTORI; TRIPPI, 1993; del LONGO et al., 1993; ZHANG; KIRKHAM, 1996; SAIRAM; SAXENA, 2000). A aplicação de ácido abscísico resultou no aumento da atividade da enzima glutathione redutase no milho, feijão-de-corda e *Phragmites communis*, sendo a função principal de sinalização desempenhada pelo ABA, nas respostas à presença do estresse pelo déficit hídrico (JIANG; ZHANG, 2001; CONTOUR-ANSEL et al., 2006; ZHANG et al., 2015).

Além do déficit hídrico e salinidade, outros fatores abióticos como iluminação inadequada, temperaturas extremas (tanto altas quanto baixas) e a presença de metais pesados, podem causar estresse abiótico nas plantas e induzir o estímulo do sistema antioxidante, incluindo a atividade de GR.

Não existem muitas informações disponíveis sobre os mecanismos reguladores que controlam a expressão de GR, a quantidade de proteínas e sua atividade em condições de estresse. Embora pesquisadores demonstraram que a quantidade de RNA mensageiro dos genes que codificam a glutathione redutase possui uma variação acentuada em situações estressantes (STEVENS et al., 1997; CONTOUR-ANSEL et al., 2006), as cadeias que regulam o controle transcricional desta enzima ainda são um mistério, necessitando de mais estudos a respeito.

Ainda há uma escassez de dados para podermos verificar se as alterações resultantes de estresses, frequentemente relatadas nas atividades da glutathione redutase, dependem da alteração pós-tradução desta enzima (ZUCARELLI; FRESCHI, 2018). Como as situações desfavoráveis nos diferentes ambientes cultivados promovem o estresse nitro-oxidativo com uma elevada frequência, pesquisadores aceitam que os eventos de S-nitrosilação e nitratação podem se apresentar muito relevantes durante as condições estressantes (CORPAS et al., 2013).

Referências

- ANJUM, N.A.; AHMAD, I.; MOHMOOD, I.; PACHECO, M.; DUARTE, A.C.; PEREIRA, E.; UMAR, S.; AHMAD, A.; KHAN, N.A.; IQBAL, M.; PRASAD, M.N.V. Modulation of glutathione and its related enzymes in plants' responses to toxic metals and metalloids—a review. **Environ. Exp. Bot.**, v. 75, p. 307–324, 2012.
- ACRECHE, M. M.; SLAFER, G. A. Lodging yield penalties as affected by breeding in Mediterranean wheats. **Field Crop Res.**, v. 122, p. 40–48, 2011.
- ALSCHER, R. G.; ERTURK, N.; HEATH, L.S.; Role of superoxide dismutases (SODs) in controlling oxidative stress in plants. **J. Exp. Bot.**, v. 53, s.n., p. 1331–1341, 2002.
- ALVES, M. S. Produtividade e qualidade de cultivares de trigo em resposta a épocas de semeadura e manejo do solo em região de clima tropical de altitude. **Tese de Doutorado em Agronomia**, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” - UNESP, Câmpus de Bauru, 2019, 102 p.

ARORA, A.; SAIRAM, R.K.; SRIVASTAVA, G.C.; Oxidative stress and antioxidative system in plants. **Curr. Sci.**, v. 82, p. 1227–1238, 2002.

ASADA, K. Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions. **Plant Physiology**, v. 141, n. 2, p. 391-396, 2006.

ASHRAF, M. Biotechnological approach of improving plant salt tolerance using antioxidants as markers. **Biotechnol. Adv.**, v. 27, p. 84–93, 2009.

BAUMGRATZ, E. I. Produção de trigo: a decisão por análise econômico financeira. **Revista de Política Agrícola**, v. 26, n. 3, p. 8-21, 2017.

BAILEY-SERRES J.; VOESENEK L. Life in the balance: a signaling network controlling survival of flooding. **Curr. Opinion Plant Biol**, v. 13, p. 89–494, 2010.

BAILLY, C. Active oxygen species and antioxidants in seed biology. **Seed. Sci.**, v. 14, p. 93–107, 2004

BARTELS, D.; SUNKAR, R. Drought and salt tolerance in plants. **Crit. Rev. Plant. Sci.**, v. 24, p. 23–58, 2005.

BAXTER, A.; MITTLER, R.; SUZUKI, N. ROS as key players in plant stress signalling. **J. Exp. Bot.**, v. 65, p.1229–1240, 2014.

BERRY, P.M. Predicting lodging in winter wheat. (**Ph.D. Thesis**), University of Nottingham, Nottingham, UK, 1998, 303 p.

BERKHOLZ, D.S.; FABER, H.R.; SAVVIDES, S.N.; KARPLUS, P.A. Catalytic cycle of human glutathione reductase near 1 Å resolution. **J. Mol. Biol.**, v. 382, p. 371–384, 2008.

BLOKHINA, O.; VIROLAINEN, E.; FAGERSTEDT, K.V. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review. **Ann. Bot.**, v. 91, p. 179–194, 2003.

BORNER, A.; SCHÄFER, M.; SCHMIDT, A.; GRAU, M.; VORWALD, J. Associations between geographical origin and morphological characters in bred wheat (*Triticum aestivum* L.). **Plant Genetic Resources, Cambridge**, v. 3, n. 3, p. 360-372, 2005.

ČAMAGAJEVAC, I. S.; PFEIFFER, T. Z.; MARONIC, D. S. Abiotic stress response in plants: the relevance of tocoherols. In: GUPTA, D. K.; PALMA, J. M.; CORPAS, F. J. (Eds.). **Antioxidants and antioxidant enzymes in higher plants**, Springer, 2018, 300 p.

CATTIVELLI, L.; RIZZA, F.; BADECK, F.W.; MAZZUCOTELLI, E.; MASTRANGELO, A.M.; FRANCIA, E.; STANCA, A.M. Drought tolerance improvement in crop plants: an integrated view from breeding to genomics. **Field Crops Research**, v.105, n.1-2, p.1-14, 2008.

CAVERZAN, A.; CASASSOLA, A.; PATUSSI, S. B. Reactive oxygen species and antioxidant enzymes involved in plant tolerance to stress. In: SHANKER, A.K.; SHANKER, C. (Eds) **Abiotic and biotic stress in plants**—recent advances and future perspectives. In Tech, Rejska, p. 463–480, 2016.

- CHIN, D.C.; HSIEH, C.C.; LIN, H.Y.; YEH, K.W.; A low glutathione redox state couples with a decreased ascorbate redox ratio to accelerate flowering in *Oncidium* orchid. **Plant Cell Physiol.**, v. 57, p. 423–436, 2016.
- CHO, Y.H.; YOO, S.D. Emerging complexity of ethylene signal transduction. **J. Plant Biol.**, v. 52, p. 283–288, 2009.
- CHOUDHURY, F.K.; RIVERO, R.M.; BLUMWALD, E.; MITTLER, R. Reactive oxygen species, abiotic stress and stress combination. **Plant J.**, v. 90, p. 856–867, 2016.
- CONNELL, J.P.; MULLET, J.E. Pea chloroplast glutathione reductase: purification and characterization. **Plant. Physiol.**, v. 82, p. 351–356, 1986.
- CONSIDINE, M.J.; FOYER, C.H.; Redox regulation of plant development. **Antioxid. Redox. Signal.**, v. 21, p. 1305–1326, 2014.
- CONTOUR-ANSEL, D.; TORRES-FRANKLIN, M. L.; CARVALHO, M. H. C.; DARCY-LAMETA, A.; ZUILY-FODIL, Y. Glutathione reductase in leaves of cowpea: cloning of two cDNAs, expression and enzymatic activity under progressive drought stress, desiccation and abscisic acid treatment. **Ann. Bot.**, v. 98, p. 1279–1287, 2006.
- CORPAS, F. J.; PALMA, J. M.; DEL RÍO, L. A.; BARROSO, J. B. Protein tyrosine nitration in higher plants grown under natural and stress conditions. **Front Plant Sci.**, v. 4, 29 p., 2013.
- CORPAS, F. J.; FERNÁNDEZ-OCAÑA, A.; CARRERAS, A.; VALDERRAMA, R.; LUQUE, F.; ESTEBAN, F. J. The expression of different superoxide dismutase forms is cell-type dependent in olive (*Olea europaea* L.) leaves. **Plant Cell Physiol.**, v. 47, p. 984–994, 2006.
- CORPAS, F. J.; GUPTA, D. K.; PALMA, J. M. Production sites of reactive oxygen species (ROS) in plants. In: Gupta, D. K.; Palma, J. M.; Corpas, F. J. (Eds) **Reactive oxygen species and oxidative damage in plants under stress**. Springer, p. 1–22, 2015.
- CORPAS, F. J.; BARROSO, J. B. Lead-induced stress, which triggers the production of nitric oxide (NO) and superoxide anion (O₂⁻) in *Arabidopsis* peroxisomes, affects catalase activity. **Nitric. Oxide**, v. 68, p. 103–110, 2017.
- CORPAS, F. J.; BARROSO, J. B.; PALMA, J. M.; RODRÍGUEZ-RUIZ, M. Plant peroxisomes: a nitro-oxidative cocktail. **Redox Biol.**, v. 11, p. 535–542, 2017.
- COSTA, M. G.; SOUZA, E. L.; STAMFORD, T. L. M.; ANDRADE, S. A. C. Qualidade tecnológica de grãos e farinhas de trigo nacionais e importados. **Ciência e Tecnologia de Alimentos**, v. 28, n. 1, p. 220–225, 2008.
- COTRIM, C.E.; FILHO, M. A. C.; COELHO, E. F.; RAMOS, M. M.; CECON, P. R. Regulated deficit irrigation and Tommy Atkins mango orchard productivity under micro-sprinkling in Brazilian semiarid. **Eng. Agrícola**, v. 31, p.1052–1063, 2011.
- COUTO, N.; WOOD, J.; BARBER, J. The role of glutathione reductase and related enzymes on cellular redox homeostasis network. **Free Radic. Biol. Med.**, v. 95, p. 27–42, 2016.

DALLE-DONNE, I.; ROSSI, R.; COLOMBO, G.; GIUSTARINI, D.; MILZANI, A. Protein S-glutathionylation: a regulatory device from bacteria to humans. **Trend Biochem. Sci.**, v. 34, p. 85–96, 2009.

DAT, J.; VANDENABLE, S.; VRANOVA, E.; VAN MONTAGU, M.; INZÉ, D.; VAN BREUSEGEM, F. Dual action of the active oxygen species during plant stress responses. **Cell Mol. Life Sci.**, v. 57, p. 779–795, 2000.

del LONGO, O. T.; GONZALEZ, C. A.; PASTORI, G. M.; TRIPPI, V. S.; Antioxidant defences under hyperoxygenic and hyperosmotic conditions in leaves of two lines of maize with differential sensitivity to drought. **Plant Cell Physiol.**, v. 34, p. 1023–1028, 1993.

del RÍO, L. A. Metalloenzymes as biological markers for the appraisal of micronutrient imbalances in higher plants. **Life Chem. Rep.**, v. 2, p. 1–34, 1983.

del RÍO, L. A.; PASTORI, G. M.; PALMA, J. M.; SANDALIO, L. A.; SEVILLA, F.; CORPAS, F.J.; JIMENEZ, A.; LOPEZ-HUERTAS, E.; HERNANDEZ, J. A. The activated oxygen role of peroxisomes in senescence. **Plant Physiol.**, v. 116, p. 1195–1200, 1998.

del RÍO, L. A. ROS and RNS in plant physiology: an overview. **J. Exp. Bot.**, v. 66, p. 2827–2837, 2015.

del RÍO, L. A.; CORPAS, F. J.; LÓPEZ-HUERTAS, E.; PALMA, J. M. Plant superoxide dismutases: function under abiotic stress conditions. In: GUPTA, D. K.; PALMA, J. M.; CORPAS, F. J. (Eds.). **Antioxidants and antioxidant enzymes in higher plants**, Springer, 2018, 300 p.

del RÍO L. A.; LÓPEZ-HUERTAS, E. ROS generation in peroxisomes and its role in cell signaling. **Plant Cell Physiol.**, v. 57, p. 1364–1376, 2016.

del RÍO L. A.; SANDALIO, L. M.; YÁÑEZ, J.; GÓMEZ, M. Induction of a manganese-containing superoxide dismutase in leaves of *Pisum sativum* L. by high nutrient levels of zinc and manganese. **J. Inorg. Biochem.**, v. 24, p. 25–34, 1985.

del RÍO, L. A.; PUPPO, A. (Eds.). Reactive oxygen species in plant signaling. **Signaling and communication in plants**, v. 1, 2009, 245 p.

DERTINGER, U.; SCHAZ, U.; SCHULZE, E. D.; Age-dependence of the antioxidative system in tobacco with enhanced glutathione reductase activity or senescence-induced production of cytokinins. **Physiol. Plant.**, v. 119, p. 19–29, 2003.

DHINDSA, R. S.; MATOWE, W. Drought tolerance in two mosses: correlated with enzymatic defense against lipid peroxidation. **J. Exp. Bot.**, v. 32, p. 79–91, 1981.

DIETZ, K. J.; MITTLER, R.; NOCTOR, G. Recent progress in understanding the role of reactive oxygen species in plant cell signaling. **Plant Physiol.**, v. 171, p. 1535–1539, 2016.

FAROOQ, M.; HUSSAIN, M.; SIDDIQUE, K.H. Drought stress in wheat during flowering and grain-filling periods. **Critical Reviews in Plant Sciences**, v. 33, n. 4, p. 331–349, 2014.

- FAROOQ, M.; WAHID, A.; KOBAYASHI, N.; FUJITA, D.; BASRA, S.M.A. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. In: **Sustainable agriculture**. Springer, Netherlands, 2009. p.153-188.
- FOYER, C. H.; NOCTOR, G. Oxidant and antioxidant signalling in plants: a re-evaluation of the concept of oxidative stress in a physiological context. **Plant, Cell Environ.**, v. 28, p. 1056–1071, 2005.
- FOYER, C. H.; NOCTOR, G. Stress-triggered redox signalling: what's in pROSpect? **Plant, Cell Environ.**, v. 39, p. 951–964, 2016.
- GAMA, G. F. V. Déficit hídrico e silício na qualidade de sementes de trigo. **Dissertação de Mestrado em Fitotecnia**, Universidade Federal de Viçosa - UFV, Viçosa, 2018, 61 p.
- GAMBLE, P. E.; BURKE, J. J. Effect of water stress on the chloroplast antioxidant system. I. alterations in glutathione reductase activity. **Plant Physiol.**, v. 76, p. 615-621, 1984.
- GILL, S. S.; ANJUM, N. A.; HASANUZZAMAN, M.; GILL, R.; TRIVEDI, D. K.; AHMAD, I.; PEREIRA, E.; TUTEJA, N. Glutathione and glutathione reductase: a boon in disguise for plant abiotic stress defense operations. **Plant Physiol. Biochem.**, v. 70, p. 204–212, 2013.
- GOVIND, G.; SEILER, C.; WOBUS, U.; SREENIVASULU, N. Importance of ABA homeostasis under terminal drought stress in regulating grain filling events. **Plant Signal Behav.**, v. 6, p. 1228–1231, 2011.
- GUPTA, D. K.; PALMA, J. M.; CORPAS, F. J. (Eds.). **Redox state as a central regulator of plant-cell stress responses**, Springer, 2016, 386 p.
- GUPTA, D. K.; PALMA, J. M.; CORPAS, F. J. (Eds.). **Antioxidants and antioxidant enzymes in higher plants**, Springer, 2018, 300 p.
- HALLIWELL, B.; GUTTERIDGE, J. M. C. **Free radicals in biology and medicine**. Oxford University Press, v. 5, 2007, 896 p.
- HANUKOGLU, I. Proteopedia: Rossmann fold: a beta-alpha-beta fold at dinucleotide binding sites. **Biochem. Mol. Biol. Educ.**, v. 43, p. 206–209, 2015.
- HATANO-IWASAKI, A.; OGAWA, K. Redox metabolism in response to environmental stimuli for flowering. **Funct. Plant Sci. Biotech.**, v. 1, p. 246–253, 2007.
- HELALY, M. N.; EL-HOSEINY, H.; EL-SHEERY, N. I.; RASTOGI, A.; KALAJI, H. M. Regulation and physiological role of silicon in alleviating drought stress of mango. **Plant Physiol. Biochem.**, v. 118, p. 31–44, 2017.
- HERNÁNDEZ, J. A.; BARBA-ESPÍN, G.; CLEMENTE-MORENO, M. J.; DÍAZ-VIVANCOS, P. Plant responses to salinity through an antioxidative metabolism and proteomic point of view. In: SARWAT, M.; AHMAD, A.; ABDIN, M.; IBRAHIM, M. (Eds.). **Stress signaling in plants: genomics and proteomics perspective**, Springer, Berlin, v. 2, p. 173–200, 2017.

HUANG, C.; HE, W.; GUO, J.; CHANG, X.; SU, P.; ZHANG, L. Increased sensitivity to salt stress in an ascorbate-deficient *Arabidopsis* mutant. **J. Exp. Bot.**, v. 56, p. 3041–3049, 2005.

IPCC Summary for policymakers. In: Parry, M. L.; Canziani, O. F.; Palutikof, J. P.; van der Linden, P. J.; Hanson, C. E., (Eds.), **Climate Change 2007: Impacts, adaptation and vulnerability**. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Cambridge, UK, 2007, 987 p.

JIA, Q.; SUN, L.; ALI, S.; LIU, D.; ZHANG, Y.; REN, X.; ZHANG, P.; JIA, Z. Deficit irrigation and planting patterns strategies to improve maize yield and water productivity at different plant densities in semiarid regions. **Sci. Rep.** v. 7, p.13881, 2017.

JIANG, M.; ZHANG, J. Effect of abscisic acid on active oxygen species, antioxidative defence system and oxidative damage in leaves of maize seedlings. **Plant Cell Physiol.**, v. 42, p. 1265–1273, 2001.

JIMÉNEZ, A.; CREISSEN, G.; KULAR, B.; FIRMIN, J.; ROBINSON, S.; VERHOEVEN, M. MULLINEAUX, P. M. Changes in oxidative processes and components of the antioxidant system during tomato fruit ripening. **Planta**, v. 214, p. 751–758, 2002.

JIMÉNEZ, A.; HERNÁNDEZ, J. A.; del RÍO, L. A.; SEVILLA, F. Evidence for the presence of the ascorbate-glutathione cycle in mitochondria and peroxisomes of pea leaves. **Plant Physiol.**, v. 114, p. 275–284, 1997.

JIMÉNEZ, A.; HERNÁNDEZ, J. A.; PASTORI, G.; DEL RÍO, L. A.; SEVILLA F. Role of the ascorbate-glutathione cycle of mitochondria and peroxisomes in the senescence of pea leaves. **Plant Physiol.**, v. 118, p. 1327–1335, 1998.

KATAYA, A. R. A.; REUMANN, S. *Arabidopsis* glutathione reductase 1 is dually targeted to peroxisomes and the cytosol. **Plant Signal Behav.**, v. 5, p. 171–175, 2010.

KELLY, G.; MOSHELION, M.; DAVID-SCHWARTZ, R.; HALPERIN, O.; WALLACH, R.; ATTIA, Z.; BELAUSOV, E.; GRANOT, D. Hexokinase mediates stomatal closure. **Plant J.**, v. 75, p. 977–988, 2013.

KOCHINSKI, E. G. Ajuste e parametrização do modelo Wang-Engel para estimativa dos estádios fenológicos em genótipos de trigo. **Dissertação de Mestrado em Agronomia**, Universidade Estadual de Ponta Grossa, Ponta Grossa, 2020, 112 p.

KOHLI, A.; SREENIVASULU, N.; LAKSHMANAN, P.; KUMAR, P. P. The phytohormone crosstalk paradigm takes center stage in understanding how plants respond to abiotic stresses. **Plant Cell Reports**, v. 32, n. 7, p. 945-957, 2013.

LEUNG, W. M. D. Studies of catalase in plants under abiotic stress. In: GUPTA, D. K.; PALMA, J. M.; CORPAS, F. J. (Eds.). **Antioxidants and antioxidant enzymes in higher plants**, Springer, 2018, 300 p.

MACHADO, E. C.; SASSAKI, R. M. Trocas gasosas e condutância estomática em duas espécies de trigo em diferentes teores de água no solo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 34, p. 1571-1579, 1999.

- MARSCHNER, H. **Mineral nutrition of higher plants**. Academic Press, London, v. 2, 1995, 651 p.
- Mc CORD, J. M.; FRIDOVICH, I. Superoxide dismutase. An enzymic function for erythrocuprein (hemocuprein). **J. Biol. Chem.**, v. 244, p. 6049–6055, 1969.
- MILLER, G.; SHULAEV, V.; MITTLER, R. Reactive oxygen signaling and abiotic stress. **Physiol. Plant.**, v. 133, p. 481–489, 2008.
- MITTLER, R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. **Trends Plant Sci.**, v. 7, p. 405–410, 2002.
- MITTLER, R. ROS are good. **Trend Plant Sci.**, v. 22, p. 11–19, 2017.
- MITTLER, R.; VANDERAUWERA, S.; SUZUKI, N.; MILLER, G.; TOGNETTI, V. B.; VANDEPOELE, K.; GOLLERY, M.; SHULAEV, V.; VAN BREUSEGEM, F. ROS Signaling: the new wave? **Trend Plant Sci.**, v. 16, p. 300–309, 2011.
- MITTLER, R.; ZILINSKAS, B. A. Regulation of pea cytosolic ascorbate peroxidase and other antioxidant enzymes during the progression of drought stress and following recovery from drought. **Plant J.**, v. 5, p. 397–405, 1994.
- MONTEIRO, J. E. B. A. **Agrometeorologia dos cultivos: o fator meteorológico na produção agrícola**. Curitiba, Sophos. 2009, 531 p.
- MORÁN, J. F.; BECANA, M.; ITURBE-ORMAETXE, I.; FRECHILLA, S.; KLUCAS, R. V.; APARICIO-TEJO, P. Drought induces oxidative stress in pea plants. **Planta**, v. 194, p. 346–352, 1994.
- MORANT M., E. C.; ULVSKOV, P.; KRISTENSEN, C.; RUDEMO, M.; OLSEN, C. E.; HANSEN, J.; JORGENSEN, K.; JORGENSEN, B.; MOLLER, B. L.; BAK, S. Metabolomic, transcriptional, hormonal, and signaling crosstalk in Superroot2. **Mol. Plant**, v. 3, p.192–211, 2010.
- NOCTOR, G.; FOYER, C. H. Ascorbate and glutathione: keeping active oxygen under control. *Annu. Rev. Plant Physiol.* **Plant. Mol. Biol.**, v. 49, p. 249–279, 1998.
- NUTTALL, J.; O'LEARY, G. J.; PANOZZO, J. F.; WALKER, C. K.; BARLOW, K. M.; FITZGERALD, G. J. Models of grain quality in wheat - A review. **Field Crops Research**, v. 202, p. 136–145, 2017.
- PAI, E. F.; SCHULZ, G. E. The catalytic mechanism of glutathione reductase as derived from x-ray diffraction analyses of reaction intermediates. **J. Biol. Chem.**, v. 258, p. 1752–1757, 1983.
- PASTORI, M.; TRIPPI, S. Oxidative stress induces high rate of glutathione reductase synthesis in a drought-resistant maize strain. **Plant and Cell Physiology**, v. 33, n. 7, p. 957-961, 1992.

PIRES, J. L. F.; VARGAS, L.; CUNHA, G. R. **Trigo no Brasil: bases para produção competitiva e sustentável**. EMBRAPA, 2011, 488 p.

POUR-ABOUGHADAREH, A.; AHMADI, J.; MEHRABI, A. A.; ETMINAN, A.; MOGHADDAM, M. Insight into the genetic variability analysis and relationships among some aegilops and triticum species, as genome progenitors of bread wheat, using SCoT markers. **Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology**, v. 152, n. 4, p. 694–703, 2018.

RAO, A. S. V. C.; REDDY, A. R. Glutathione reductase: a putative redox regulatory system in plant cells. In: KHAN, N. A.; SINGH, S. UMAR, S. (Eds) **Sulfur assimilation and abiotic stress in plants**. Springer, p. 111–147, 2008.

REUMANN, S.; BARTEL, B.; Plant peroxisomes: recent discoveries in functional complexity, organelle homeostasis, and morphological dynamics. **Curr. Opin. Plant Biol.**, v. 34, p. 17–26, 2016.

RICHARDS, S. L.; WILKINS, K. A.; SWARBRECK, S. M.; ANDERSON, A. A.; HABIB, N.; SMITH, A. G.; MCAINSH, M. R.; DAVIES, J. M. The hydroxyl radical in plants: from seed to seed. **J. Exp. Bot.**, v. 66, p. 37–46, 2015.

RODRIGUES, O.; LHAMBY, J. C. B.; DIDONET, A. D.; MARCHESE, J. A.; SCIPIONI, C. Efeito da deficiência hídrica na produção de trigo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 33, p. 839-846, 1998.

ROMERO-PUERTAS, M. C.; CORPAS, F. J.; SANDALIO, L. M.; LETERRIER, M.; RODRÍGUEZ-SERRANO, M.; del RÍO, L. A.; PALMA, J. M. Glutathione reductase from pea leaves: response to abiotic stress and characterization of the peroxisomal isozyme. **New Phytol.**, v. 170p. 43–52, 2006.

SAIRAM, R. K.; DESHMUKH, P. S.; SHUKLA, D. S. Tolerance of drought and temperature stress in relation to increased antioxidant enzyme activity in wheat. **J. Agron. Crop Sci.**, v. 178, p. 171–178, 1997.

SAIRAM, R. K.; SAXENA, D. C. Oxidative stress and antioxidants in wheat genotypes: possible mechanism of water stress tolerance. **J. Agron. Crop Sci.**, v. 184, p. 55–61, 2000.

SANTOS, D.; GUIMARÃES, V. F.; KLEIN, J.; FIOREZE, S. L.; MACEDO J. R. E. K. Cultivares de trigo submetidas a déficit hídrico no início do florescimento, em casa de vegetação. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**. v. 16, n. 8, p. 836-842, 2012.

SATTAR, A.; CHEEMA, M. A.; SHER, A.; IJAZ, M.; UL-ALLAH, S.; NAWAZ, A.; TAHIRA A.; ALI, Q. Physiological and biochemical attributes of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings are influenced by foliar application of silicon and selenium under water deficit. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 41, n. 8, p. 1-11, 2019.

SARTO, M. V. M.; SARTO, J. R. W.; RAMPIM, L.; ROSSET, J. S.; BASSEGIO, D.; COSTA, P. F.; INAGAKI, A. M. Wheat phenology and yield under drought: A review. **Australian Journal of Crop Science**, v.11, n.8, p.941, 2017.

SAVVIDES, A.; ALLI, S.; TESTER, M.; FOTOPOULOS, V. Chemical priming of plants against multiple abiotic stresses: mission possible? **Trend Plant Sci.**, v. 21, p. 329–340, 2016.

SHARMA, P.; JHA, A. B.; DUBEY, R. S.; PESSARAKLI, M. Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions. **J. Bot.**, v. 2012, p. 1-26, 2012.

SIGNORELLI, S.; CORPAS, F. J.; BORSANI, O.; BARROSO, J. B.; MONZA, J. Water stress induces a differential and spatially distributed nitro-oxidative stress response in roots and leaves of *Lotus japonicus*. **Plant Sci.**, v. 201–202, p. 137–146, 2013.

SCHEEREN, P. L.; CASTRO, R. L.; CAIERÃO, E. Botânica, morfologia e descrição fenotípica. In: BORÉM, A; SCHEEREN, P. L. (Eds.). **Trigo: do plantio à colheita**. Ed. UFV, Viçosa, MG, 2015, p. 35-55.

SCHMIDT, R.; SCHIPPERS, J. H. M. ROS-mediated redox signaling during cell differentiation in plants. **Biochim. Biophys. Acta**, v. 1850, p. 1497–1508, 2015.

SEILER, C.; HARSHAVARDHAN, V.T.; RAJESH, K.; REDDY, P.S.; STRICKERT, M.; ROLLETSCHEK, H.; SCHOLZ, U.; WOBUS, U.; SREENIVASULU, N. ABA biosynthesis and degradation contributing to ABA homeostasis during barley seed development under control and terminal drought-stress conditions. **J. Exp. Bot.**, v. 62, p. 2615–2632, 2011.

SHAH, L. YAHYA, M.; SHAH, S. M. A.; NADEEM, M.; ALI, A.; ALI, A.; WANG, J.; RIAZ, M. W.; REHMAN, S.; WU, W.; KHAN, R. M.; ABBAS, A.; RIAZ, A.; ANIS, G. B.; SI, H.; JIANG, H.; MA, C. Improving lodging resistance: using wheat and rice as classical examples. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 20, n. 17, p. 4211, 2019.

SHAN, C.; YAN, Z.; LIU, M. Nitric oxide participates in the regulation of the ascorbate-glutathione cycle by exogenous jasmonic acid in the leaves of wheat seedlings under drought stress. **Protoplasma**, v. 252, p. 1397–1405, 2015.

SIES, H. Role of metabolic H₂O₂ generation: redox signaling and oxidative stress. **J. Biol. Chem.**, v. 289, p. 8735–8741, 2014.

SINGH, R.; JWA, N. S. The rice MAPKK-MAPK interactome: the biological significance of MAPK components in hormone signal transduction. **Plant Cell Rep.**, v. 32, p. 923–931, 2013.

SMIRNOFF, N. Plant resistance to environmental stress. **Curr. Opin. Biotechnol.**, v. 9, p. 214–219, 1998.

SOUZA, C. A.; FIGUEIREDO, B. P.; COELHO, C. M. M.; CASA, R. T.; SANGOI, L. Arquitetura de plantas e produtividade da soja decorrente do uso de redutores de crescimento. **Bioscience Journal**, v. 29, n. 3, p. 634-643, 2013.

SUMUGAT, M. R.; DONAHUE, J. L.; CORTES, D. F.; STROMBERG, V. K.; GRENE, R.; SHULAEV, V.; WELBAUM, G. E. Seed development and germination in an *Arabidopsis thaliana* line antisense to Glutathione Reductase 2. **J. New Seeds**, v. 11, p. 104–126, 2010.

SUN, Q. P.; KRÖBEL, R.; MÜLLER, T.; RÖMHELD, V.; CUI, Z. L.; ZHANG, F. S.; CHEN, X. P. 2011. Optimization of yield and water-use of different cropping systems for sustainable groundwater use in North China Plain. **Agric. Water Manag.**, v. 98, p. 808–814, 2011.

SUZUKI, N.; MILLER, G.; MORALES, J.; SHULAEV, V.; TORRES, M. A.; MITTLER, R. Respiratory burst oxidases: the engines of ROS signalling. **Curr. Opin. Plant Biol.**, v. 14, p. 691–699, 2011.

STEVENS, R. G.; CREISSEN, G. P.; MULLINEAUX, P. M. Cloning and characterisation of a cytosolic glutathione reductase cDNA from pea (*Pisum sativum* L.) and its expression in response to stress. **Plant Mol. Biol.**, v. 35, p. 641–654, 1997.

SUMUGAT, M. R.; DONAHUE, J. L.; CORTES, D. F.; STROMBERG, V. K.; GRENE, R.; SHULAEV, V.; WELBAUM, G. E. Seed development and germination in an Arabidopsis thaliana line antisense to glutathione reductase 2. **J. New Seeds**, v. 11, p. 104–126, 2010.

SWANSON, S.; GILROY, S. ROS in plant development. **Physiol. Plant.**, v. 138, p. 384–392, 2010.

SYNKOVÁ, H.; SEMORÁDOVÁ, Š.; BURKETOVÁ, L. High content of endogenous cytokinins stimulates activity of enzymes and proteins involved in stress response in *Nicotiana tabacum*. **Plant Cell Tissue Organ Cult.**, 79:169–179, 2004.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Plant physiology**, 5.ed. Sunderland, Sinauer Associates Inc. Publishers, 2010, 782 p.

TAKEDA, T.; ISHIKAWA, T.; SHIGEOKA, S. Identification and characterization of glutathione reductase from *Chlamydomonas reinhardtii*. **J. Gen. Microbiol.**, v. 139, p. 2233–2238, 1993.

TOGNETTI, V. B.; BIELACH, A.; HRTYAN, M. Redox regulation at the site of primary growth: auxin, cytokinin and ROS crosstalk. **Plant Cell Environ.**, v. 40, p. 2586–2605, 2017.

TRIVEDI, D. K.; GILL, S. S.; YADAV, S.; TUTEJA, N. Genome-wide analysis of glutathione reductase (GR) genes from rice and Arabidopsis. **Plant Signal Behav.**, v. 8, n. 2, p. e23021, 2013.

VANDENABLE, S.; VANDERAUWERA, S.; VUYLSTEKE, M.; ROMBAUTS, S.; LANGEBAEELS, C.; SEIDLITZ, H. K.; ZABEAU, M.; van MONTAGU, M.; INZE, D.; van BREUSEGEM, F. Catalase deficiency drastically affects gene expression induced by high light in *Arabidopsis thaliana*. **Plant J.**, v. 39, p. 45–58, 2004.

VANDERAUWERA, S.; HOEBERICHTS, F. A.; van BREUSEGEM, F. Hydrogen peroxide-responsive genes in stress acclimation and cell death. In: del RÍO L. A.; PUPPO, A. (Eds.) **Reactive oxygen species in plant signaling**. Springer, v. 1, p. 149–164, 2009.

VERMA S.; NIZAM, S.; VERMA, P. K. Biotic and abiotic stress signaling in plants. In: SARWAT, M.; AHMAD, A.; ABDIN, M. Z. (Eds.) **Stress signaling in plants: genomics and proteomics perspective**. Springer, New York, USA, v 1, p. 25–49, 2013.

WANG, F.; CUI, X.; SUN, Y.; DONG, C.H. Ethylene signaling and regulation in plant growth and stress responses. **Plant Cell Rep.**, v. 32, n. 7, p. 1099 – 1109, 2013.

WANG, W.; XIA, M. X.; CHEN, J.; YUAN, R.; DENG, F. N.; SHEN, F. F. Gene expression characteristics and regulation mechanisms of superoxide dismutase and its physiological roles in plants under stress. **Biochemistry**, v. 81, p. 465–480, 2016.

WILKINSON, S.; DAVIES, W. J. Drought, ozone, ABA and ethylene: new insights from cell to plant to community. **Plant Cell Environ.**, v. 33, p. 510–525, 2010.

YANG, J. C.; ZHANG, J. H.; WANG, Z. Q.; ZHU, Q. S.; LIU, L. J. Involvement of abscisic acid and cytokinins in the senescence and remobilization of carbon reserves in wheat subjected to water stress during grain filling. **Plant, Cell & Environment**, v. 26, n.10, p.1621-1631, 2003.

YAO, Y.; LIU, X.; LI, Z.; MA, X.; RENNENBERG, H.; WANG, X.; LI, H. Drought-induced H₂O₂ accumulation in subsidiary cells is involved in regulatory signalling of stomatal closure in maize leaves. **Planta**, v. 238, p. 217–227, 2013.

YOUN, H. D.; KIM, E. J.; ROE, J. H.; HAH, Y. C.; KANG, S. O. A novel nickel-containing superoxide dismutase from *Streptomyces* spp. **Biochem. J.**, v. 318, p. 889–896, 1996.

YU, X.; PASTERNAK, T.; EIBLMEIER, M.; DITENGOU, F.; KOCHERSPERGER, P.; SUN, J.; WANG, H.; RENNENBERG, H.; TEALE, W.; PAPONOV, I.; ZHAU, W.; LI, C.; LI, X.; PALME, K. Plastid-localized glutathione reductase2-regulated glutathione redox status is essential for *Arabidopsis* root apical meristem maintenance. **Plant Cell**, v. 25, p. 4451–4468, 2013.

ZHANG, X.; QUAN, G.; WANG, J.; HAN, H.; CHEN, S.; GUO, S.; YIN, H. Functional validation of phragmites communis glutathione reductase (PhaGR) as an essential enzyme in salt tolerance. **Appl. Biochem. Biotechnol.**, v. 175, p. 3418–3430, 2015.

ZHANG, J.; KIRKHAM, M. B. Antioxidant responses to drought in sunflower and sorghum seedlings. **New Phytol.**, v. 132, p. 361–373, 1996.

ZANÃO, M. P. C.; GROSSI, J. A. S.; JÚNIOR, L. A. Z.; VENTRELLA, M. C.; PEREIRA, N. Production and leaf plasticity of rose plants sprayed with paclobutrazol and daminozide. **Semina: Ciências Agrárias**, v. 38, n. 6, p. 3481-3490, 2017.

ZHANG, X.; QUAN, G.; WANG, J.; HAN, H.; CHEN, S.; GUO, S.; YIN, H. Functional validation of phragmites communis glutathione reductase (PhaGR) as an essential enzyme in salt tolerance. **Appl. Biochem. Biotechnol.**, v. 175, p. 3418–3430, 2015.

ZHANG, J.; KIRKHAM, M. B. Antioxidant responses to drought in sunflower and sorghum seedlings. **New Phytol.**, v. 132, p. 361–373, 1996.

ZHOU, Y.; LIU, S.; YANG, Z.; YANG, Y.; JIANG, L.; HU, L. CsCAT3, a catalase gene from *Cucumis sativus*, confers resistance to a variety of stresses to *Escherichia coli*. **Biotechnol. Equip.**, v. 31, p. 886–896, 2017.

ZIMMERMANN, L. O. G.; SEDOR, J.; NORETO, L. M.; SANTIAGO, W. E.; FERREIRA, D. T. L.; Avaliação físico-química e reológica das principais farinhas de trigo comercializadas em padarias do município de Cascavel. **Anais...**, I Seminário Internacional de Ciência, Tecnologia e Ambiente. UNIOESTE, Cascavel–Paraná, 2009. 8 p.

ZOU, J. J.; LI, X. D.; RATNASEKERA, D.; WANG, C.; LIU, W. X.; SONG, L. F.; ZHANG, W. Z.; WU, W. H. Arabidopsis calcium-dependent protein Kinase8 and Catalase3 function in abscisic acid-mediated signalling and H₂O₂ homeostasis in stomatal guard cells under drought stress. **Plant Cell**, v. 27, p. 1445–1460, 2015.

ZUCCARELLI, R.; COELHO, A. C. P.; PERES, L. E. P.; FRESCHI, L. Shedding light on NO homeostasis: light as a key regulator of glutathione and nitric oxide metabolisms during seedling deetiolation. **Nitric Oxide**, v. 68, p. 77–90, 2017.

ZUCCARELLI, R.; FRESCHI, L. Glutathione reductase: safeguarding plant cells against oxidative damage. In: GUPTA, D. K.; PALMA, J. M.; CORPAS, F. J. (Eds.). **Antioxidants and antioxidant enzymes in higher plants**, Springer, 2018, 300 p.

3. DESEMPENHO PRODUTIVO, FISIOLÓGICO E ATIVIDADE DE ENZIMAS DO SISTEMA ANTIOXIDANTE NA CULTURA DO TRIGO, EM FUNÇÃO DA APLICAÇÃO DE REGULADORES DE CRESCIMENTO E DÉFICIT HÍDRICO NA ANTESE

Resumo

O trigo é um cereal de grande importância econômica, mas enfrenta problemas devido ao estresse hídrico, que induz a produção de moléculas prejudiciais às plantas, como ROS e peróxido de hidrogênio, este sendo neutralizado pela enzima catalase (CAT). A superóxido dismutase (SOD) desempenha papel crucial na proteção contra estresses oxidativos e a glutatona redutase GR é vital na proteção dos cloroplastos e na desintoxicação de várias substâncias. Biorreguladores podem ser usados para mitigar os efeitos do estresse hídrico, com o ácido abscísico (ABA) e etileno atuando como sinalizadores para combater esse problema. No experimento semeou-se o cultivar de trigo BRS 264. Foi obtida uma população de 8 plantas por vaso, utilizando vasos de 20 litros com solo de Latossolo roxo, areia e substrato de matéria orgânica. O experimento adotou um delineamento de blocos ao acaso, em um esquema fatorial 5x2, onde o primeiro fator era a aplicação de biorreguladores e o segundo fator era a irrigação. O experimento contou com 60 unidades experimentais em 6 blocos e 6 repetições. Foram avaliadas características biométricas e produtivas, além da análise fisiológica do crescimento. Também foram realizadas análises bioquímicas, incluindo a concentração de proteína total solúvel e a atividade das enzimas CAT, SOD e GR do sistema antioxidante. Os dados foram a ANOVA, com resultados significativos avaliados pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade, utilizando o software R. De acordo com o teste ANOVA, os resultados significativos foram número de grãos por vaso e a atividade da glutatona redutase, sendo que a primeira variável foi significativa apenas para o fator biorregulador, sendo ethephon se diferenciando estatisticamente, enquanto que a segunda variável apresentou interação significativa, em que ao analisar os efeitos isolados de biorregulador em estresse hídrico, ethephon também se diferenciou estatisticamente. Ao analisar os efeitos isolados do estresse hídrico em biorreguladores, L100 (plantas na capacidade de campo) junto com ethephon promoveu maior atividade da enzima, em comparação à L0 (déficit hídrico na antese); o mesmo para L100 e CCC; porém ao analisar os efeitos de ABA, verificou-se que o biorregulador promoveu maior atividade de GR quando em conjunto à L0. O uso dos reguladores vegetais pode auxiliar no combate à estresses abióticos e boa fitossanidade nos cultivos, porém seu efeito pode variar com o clima, material genético e fonte dos produtos. Além disso, podem exercer a função de sinalizadores para resposta da planta a esse estresse. Mais estudos devem ser feitos para verificar o efeito dos biorreguladores nessas condições, não apenas com diferentes agroquímicos, mas também com diferentes doses e combinações de produtos.

Palavras-chave: estresse abiótico; biorreguladores; ethephon; fisiologia; glutatona.

PRODUCTIVE PERFORMANCE, PHYSIOLOGICAL STATUS, AND ANTIOXIDANT ENZYME ACTIVITY IN WHEAT CROPS UNDER THE INFLUENCE OF GROWTH REGULATORS AND WATER DEFICIT DURING ANTHESIS

Abstract

Wheat is a cereal of significant economic importance, but it faces challenges due to water stress, which triggers the production of harmful molecules in plants, such as ROS and

hydrogen peroxide, being neutralized by the enzyme catalase (CAT). Superoxide dismutase (SOD) plays a crucial role in protecting against oxidative stress, and glutathione reductase (GR) is vital for chloroplast protection and detoxification of various substances. Growth regulators can be employed to mitigate the effects of water stress, with abscisic acid (ABA) and ethylene acting as signaling molecules to combat this issue. In the experiment, the wheat cultivar BRS 264 was sown, and a population of 8 plants per pot was obtained using 20-liter pots filled with a mixture of Latosol soil, sand, and organic matter. The experiment followed a randomized complete block design in a 5x2 factorial scheme, with the first factor being the application of growth regulators and the second factor being irrigation. The experiment consisted of 60 experimental units organized into 6 blocks, each with 6 repetitions. Biometric and productive characteristics were evaluated, along with physiological growth analysis. Biochemical analyses, including the concentration of total soluble protein and the activity of the CAT, SOD, and GR enzymes in the antioxidant system, were conducted. Data were subjected to ANOVA, and significant results were assessed using the Tukey test at a 5% probability level, utilizing the R software. According to the ANOVA, significant results were observed for the number of grains per pot and glutathione reductase (GR) activity. The former was significant solely for the growth regulator factor, with ethrel statistically differing. The latter showed a significant interaction, where when analyzing the isolated effects of growth regulators under water stress, ethrel also displayed a statistical difference. When considering the isolated effects of water stress on growth regulators, the combination of ethrel and L100 promoted higher enzyme activity compared to L0. Similarly, L100 and CCC showed the same trend. However, when analyzing the effects of ABA, the growth regulator led to higher GR activity when combined with L0. The use of growth regulators can aid in combating abiotic stress and promoting plant health, but their effectiveness may vary based on climate, the genetic material and source of the products. Additionally, they can function as signaling molecules for plant responses to such stress. Further studies are needed to assess the impact of these growth regulators under these conditions, not only with different agrochemicals but also considering different dosages and product combinations.

Palavras-chave: abiótico stress; bioregulators; ethephon; physiology; glutathione.

3.1. Introdução

O trigo é um cereal importante que merece destaque pelo fato de apresentar grande importância econômica e na alimentação global (MANFRON et al., 1993), porém a produção global deste cultivo nas principais regiões produtoras está ameaçada por secas recorrentes, que possuem tendência a aumentar devido às alterações climáticas (LI et al., 2009). O estresse ocasionado pelo déficit hídrico pode resultar no aumento de moléculas como ROS, peróxido de hidrogênio e outras, sendo que em grande quantidade, essas moléculas podem resultar em danos às células e estruturas das plantas.

Nas mitocôndrias das células vegetais, além de ocorrer a redução tetravalente a H_2O , o O_2 molecular também é parcialmente reduzido a espécies tóxicas, como o radical ânion superóxido ($O_2^{\cdot-}$) e H_2O_2 , com transportes de elétrons tanto sensíveis quando insensíveis ao cianeto (RICH et al., 1976; BOVERIS et al., 1978; HUQ; PALMER, 1978).

O H_2O_2 é altamente tóxico e está envolvido na geração de radicais de hidroxila oxidante (CAKMAK et al., 1992). A desintoxicação de H_2O_2 é mediada pela catalase, uma enzima do sistema antioxidante presente principalmente nos peroxissomos (ELSTNER, 1982).

Situadas em diversas partes das células, como cloroplastos, mitocôndrias, citoplasma, apoplasto e outros, a superóxido dismutase (SOD) é uma isoenzima de extrema importância, pois protege a planta de estresses oxidativos induzidos por condições abióticas, catalisando os radicais superóxido ($O_2^{\cdot-}$) em oxigênio molecular e H_2O_2 de uma maneira eficiente (McCORD; FRIDOVICH 1969; BLOKHINA et al., 2003; del RÍO et al., 2018).

GR desempenha um papel essencial na proteção dos cloroplastos contra o dano oxidativo, mantendo uma alta relação GSH/GSSG (GAMBLE; BURKE, 1984), sendo que a glutatona é o principal composto tiol livre nas plantas e é o substrato para o desidroascorbato redutase, que converte desidroascorbato em ascorbato (PASTORI; TRIPPI, 1992), além de também participar da desintoxicação de defensivos fitossanitários e do transporte e armazenamento de longa distância de enxofre reduzido (RENNENBERG, 1982).

O uso de biorreguladores pode se mostrar uma boa opção para diminuir os efeitos negativos do estresse resultante da falta de água para as plantas, uma vez que podem servir como sinalizadores de respostas da planta para combater esses efeitos. Govind et al. (2011) notaram que a geração de ABA em espécies vegetais com esse tipo de estresse abiótico contribui com as respostas a esse problema, além disso, Wilkinson e Davies (2010) verificaram que o etileno, em combinação com ABA, também auxilia em mecanismos para o combate ao estresse hídrico.

3.2. Material e Métodos

3.2.1. Área experimental, material genético, biorreguladores e déficit hídrico

O experimento foi conduzido em área protegida com telado, situada no Horto Experimental Walter Radamés Accorsi, do Departamento de Ciências Biológicas da ESALQ/USP, sendo que semeadura foi realizada em 24 de maio de 2021.

Procedeu-se com a semeadura de 10 sementes por vaso do cultivar de trigo BRS 264, com ciclo super- precoce, espigamento em 40 dias e maturação em 110 dias. Além disso, o cultivar ainda apresenta altura média de 80 cm, produtividade média de 6000 kg/ha e peso de mil sementes de 40 g, além de ser moderadamente resistente ao acamamento e resistente à

debulha, e seu período preferencial para semeadura vai de 20/04 a 30/05, sob cultivo irrigado (EMBRAPA, 2021). Foi realizado o desbaste das plantas para uma população de 8 plantas por vaso, buscando-se a padronização do experimento.

Foram utilizados vasos com capacidade de 20 litros, contendo Latossolo roxo de barranco, areia e substrato de matéria orgânica, na proporção 2:1:1. Antes da realização do experimento foi realizada análise para correção da fertilidade do solo, que pode ser verificada na Tabela 1.

Tabela 1. Análise da fertilidade do substrato do experimento.

Determinações	Unidades	Valores
Cálcio KCl 1 mol/L	mmolc dm ⁻³	103,6
Magnésio KCl 1m/L	mmolc dm ⁻³	9,2
SB	mmolc dm ⁻³	114,2
CTC	mmolc dm ⁻³	131,3
V	%	87
m	%	0
B água quente	mmolc dm ⁻³	0,46
Cu DTPA	mmolc dm ⁻³	3,1
Fe DTPA	mmolc dm ⁻³	27,4
Mn DTPA	mmolc dm ⁻³	7
Zn DTPA	mmolc dm ⁻³	16
pH CaCl ₂	g dm ⁻³	5,79
M.O. Colorimétrica	mg dm ⁻³	31,1
Fósforo Resina	mg dm ⁻³	297,8
S Fosfato de cálcio 0,01 mol L ⁻¹	mmolc dm ⁻³	36,3
Potássio Resina	mmolc dm ⁻³	1,42
Alumínio KCl 1mol/L	mmolc dm ⁻³	0
H ⁺ Al SMP	mmolc dm ⁻³	17,1

Ainda, é possível verificar na Tabela 2 os dados climáticos ocorridos na região em que o experimento foi realizado, sendo que os valores foram obtidos por meio da estação meteorológica da ESALQ/USP.

Tabela 2. Dados climáticos dos meses de maio a agosto de 2021, Fonte: Departamento de Engenharia de Biosistemas da ESALQ/USP.

MAIO						
	Precipitação (mm)	Umidade Relativa (%)	T° MAX (°C)	T° MIN (°C)	T° Média (°C)	Evaporação
Média	0.74	72.02	27.18323	12.38232	19.78277	2.882684
Total	22.90	2232.63	842.68	383.852	613.266	89.36319
Desvio						
Padrão	3.0	9	2.521042	2.344864	1.771526	0.258069
Variância	8.7	73	6.355654	5.498389	3.138306	0.066599
Valor						
Máximo	15.0	94	31.73	17.25	24.225	3.529929
Valor						
mínimo	0.0	57	20.89	6.913	16.0065	2.332376
Dias de						
Chuva	2.0					
JUNHO						
Média	0.43	75.70	25.507	11.49013	18.49857	2.404814
Total	12.80	2271.07	765.21	344.704	554.957	72.14441
Desvio						
Padrão	1.2	9	3.554878	2.651966	2.531134	0.329047
Variância	1.3	78	12.63715	7.032926	6.406639	0.108272
Valor						
Máximo	5.1	99	30.58	15.24	22.03	2.8639
Valor						
mínimo	0.0	63	17.82	3.093	10.4565	1.359345
Dias de						
Chuva	5.0					
JULHO						
Média	0.75	60.99	26.17903	7.763548	16.97129	2.327309
Total	23.30	1890.71	811.55	240.67	526.11	72.14657
Desvio						
Padrão	3.0	10	3.874436	3.174969	3.115447	0.427132
Variância	8.8	99	15.01125	10.08043	9.706013	0.182441
Valor						
Máximo	14.7	94	31.9	15.14	22.285	3.056229
Valor						
mínimo	0.0	41	14.95	1.047	9.429	1.29312
Dias de						
Chuva	2.0					
AGOSTO						
Média	0.40	60.18	29.11129	12.74768	20.92948	3.312859
Total	12.44	1865.61	902.45	395.178	648.814	102.6986
Desvio						
Padrão	1.5	14	4.039853	2.70673	2.795916	0.440188
Variância	2.2	183	16.32041	7.326386	7.817146	0.193765
Valor						
Máximo	6.4	92	35.9	19.9	27.2	4.31
Valor						
mínimo	0.0	34	19.23	6.338	15.454	2.450563

A área experimental contou com 60 vasos tendo capacidade de 20 litros. O ensaio foi realizado sob delineamento de blocos ao acaso, em esquema fatorial 5x2, em que o primeiro fator é a aplicação dos biorreguladores, sendo B1=testemunha, com aplicação de água destilada; B2= Ethrel (ethephon) a 0,3 mL L⁻¹; B3= Tuval (cloreto de chlormequat) a 20 mL L⁻¹; B4= Alar (daminozida) a 3,53 g L⁻¹; B5= ácido abscísico (ABA) a 3,6 mL L⁻¹. O segundo fator se caracteriza pela irrigação, sendo L100 a lâmina de 100%, mantendo as plantas próximas a capacidade de campo e L0, sendo o déficit hídrico no momento do florescimento da cultura (de 13 a 22 de julho). O experimento contou com 6 repetições, resultando em 60 unidades experimentais e 6 blocos. A aplicação dos biorreguladores foi realizada nos estádios finais de crescimento, em 6 de julho de 2021.

3.2.2. Práticas de manejo

Foram realizadas algumas práticas de manejo para manter a fitossanidade e melhorar o vigor das plantas. Tais práticas foram realizadas de maneira uniforme em todas as plantas do experimento. Em 26 de junho de 2021, foi realizada adubação com ureia; em 13 e 29 de julho e 9 de agosto de 2021 foram feitas fertirrigações com o produto Florisol (contendo 5,4 mL de N-NO₃ + 1,2 mL de N-NH₄ + 1,0 mL de P + 6,2 mL de K + 4,8 mL de Ca + 1,0 mL de Mg + 0,015 mL de B + 0,015 mL de Cu + 0,059 mL de Fe + 0,015 mL de Mn + 0,003 mL de Mo + 0,006 mL de Zn + 0,003 mL de Ni + 0,65 mL de CE (mS) em 1 Litro de produto) na dose de 2 mL L⁻¹; devido à presença de oídio (*Blumeria graminis* sp. tritici) no experimento, foram realizadas duas aplicações do fungicida ciproclonazole (Alto 100) na dose de 0,2 L ha⁻¹ em 13 e 26 de julho de 2021, sendo que no dia 26 também foi aplicado o inseticida Karatê Zeon 250 cs, na dose 0,1 L ha⁻¹; o déficit hídrico foi realizado entre os dias 14 e 22 de julho de 2021.

3.2.3. Características avaliadas

Inicialmente, foi verificada a germinação (nas duas primeiras semanas) e então foi realizada a medição da altura das plantas (cm) a cada 10 dias até a realização da análise fisiológica do crescimento.

Entre as aplicações, avaliou-se o peso seco da parte aérea (PSPA), em gramas, e foram realizadas análises fisiológicas do crescimento, sendo coletadas duas plantas por análise, e o intervalo entre as avaliações foi de 56 dias, sendo a primeira análise em 28 de junho de 2021 e a segunda em 23 de agosto de 2021, envolvendo diversos parâmetros que foram calculados e avaliados. Os parâmetros são: área foliar (dm^2); massa seca (g); taxa de produção de matéria seca ($\text{g}/\text{m}^2/\text{t}$); variação da área foliar (dm^2); variação do peso seco (g); índice de área foliar; taxa assimilatória líquida ($\text{g}/\text{dm}^2/\text{dia}$); taxa de crescimento relativo ($\text{g}/\text{g}/\text{dia}$); razão de área foliar (dm^2/g) e taxa de crescimento da cultura ($\text{g}/\text{m}^2/\text{dia}$), sendo que os cálculos foram realizados com base nas indicações de Blackman e Wilson (1951); Castro et al. (1972); Castro et al. (2003).

Fórmulas para os cálculos da Análise Fisiológica do Crescimento:

- Taxa de produção de matéria seca ($\text{g}/\text{m}^2/\text{t}$):

$$TPMS = P/S/T$$

- Variação de área foliar (dm^2):

$$VAF = A_2 - A_1$$

- Índice de área foliar:

$$IAF = \frac{A}{S}$$

- Taxa assimilatória líquida ($\text{g}/\text{dm}^2/\text{dia}$):

$$TAL = \frac{(P_2 - P_1)}{(A_2 - A_1)} \times \frac{(LA_2 - LA_1)}{(T_2 - T_1)}$$

- Taxa de crescimento relativo ($\text{g}/\text{g}/\text{dia}$):

$$TCR = \frac{LP_2 - LP_1}{T_2 - T_1}$$

- Razão de área foliar (dm^2/g)

$$RAF = \frac{A}{P}$$

- Taxa de crescimento da cultura:

$$TCC = \frac{(P_2 - P_1)}{(T_2 - T_1)} \times \frac{1}{S}$$

- Índice de Colheita

$$IC = \frac{PSG}{(PSPA + PSE)}$$

P= peso total da parte aérea;

S= área da superfície do solo ocupada pela planta (espaço);

T= tempo;

A= área foliar;

A/S= razão, área foliar/área da superfície do terreno em uma mesma colheita;

P₂-P₁= diferença de peso seco, em g, entre duas amostras consecutivas;

A₂-A₁= diferença de área foliar, em dm², entre as mesmas amostras;

T₂-T₁= tempo transcorrido em dias, entre duas colheitas.

PSG = peso seco de grãos, em gramas.

PSPA= peso seco da parte aérea, em gramas.

PSE= peso seco das espigas, em gramas.

Antes da colheita, foram avaliados os atributos HF - altura final das plantas (cm); NTE - número de panículas; NE – número de espigas viáveis e NEV – número de espigas verdes, além disso, após a colheita, foram avaliados o tamanho médio de espigas (TME) em centímetros, peso seco da parte aérea (PSPA) em gramas; peso de grãos (PG) em gramas; peso de mil grãos (PMG) em gramas; e número de grãos por vaso (NGV), altura pós colheita (APC) em centímetros e o peso do saco de panículas (PSP), contendo o peso em gramas com todas as panículas colhidas, além da estimativa da produtividade em kg ha⁻¹, sendo que foi padronizada análise de 15 panículas por vaso para avaliações relacionadas com o número e peso dos grãos. Também foi realizado cálculo do índice de colheita, descrito por Blackman e Wilson (1951).

3.2.4. Análises bioquímicas

Após as aplicações, em 21 de agosto de 2021, quando as plantas se encontravam em déficit hídrico e antes das folhas começarem a perder sua coloração esverdeada, foi realizada coleta de amostras para análises bioquímicas. Foi analisado o teor de proteína e as enzimas

CAT (catalase), SOD (Superóxido Dismutase) e GR (Glutationa Redutase), sendo essas do sistema antioxidante.

Para a coleta de dados, foram retiradas folhas de 40 vasos, escolhidos com base na distribuição do experimento, mantendo os blocos e os tratamentos, porém diminuindo o número de repetições para 4. O material imediatamente imerso em um recipiente contendo nitrogênio líquido e transportado ao laboratório sendo que o material foi acondicionado em caixas plásticas e mantido em freezer na temperatura de -80°C .

Para a realização das análises, foi procedida a extração do material proteico, então foram criadas 8 repetições laboratoriais, e se procedeu com a análise da concentração de proteína total solúvel, seguindo o método proposto por Bradford (1976), utilizando o soro de albumina bovina para criação da curva padrão e os resultados foram apresentados em mg g^{-1} de matéria fresca.

Posteriormente, realizou-se a determinação da atividade de catalase (CAT), segundo Azevedo et al. (1998), com a utilização do Espectrofotômetro Genesys 10S UV-VIS, sendo que o ensaio foi procedeu-se na temperatura de 25°C em uma solução com 10 mL de tampão fosfato de potássio 100 mM (pH 7,5) + 25 μL de H_2O_2 (30%). Para iniciar a reação, foi adicionado 25 μL de extrato proteico e sua atividade foi determinada pelo monitoramento da degradação do Peróxido de Hidrogênio a 240 nM (valor do pico de absorção), durante um minuto e dosagem contínua em intervalos de 1 segundo. Os resultados foram apresentados em $\mu\text{mol min}^{-1} \text{mg de proteína}^{-1}$.

Para determinação da atividade de Glutationa Redutase (GR), foram adaptadas as metodologias de Vasconcelos e Lima (2003) e Albani et al. (2020), em que foi utilizado espectrofotômetro e a solução, na temperatura de 30°C , consistiu de 1 mL de tampão fosfato de potássio 100 mM (pH 7,5) + 1 mM de DTNB, 1 mM de GSSG e 0,1 mM de NADPH. A reação iniciou-se com adição de 50 μL de extrato proteico e a taxa de redução de GSSG foi monitorada pelo aumento, a cada 1 segundo, a 412 nM por 1 minuto, com resultados expressos em $\mu\text{mol min}^{-1} \text{mg de proteína}^{-1}$.

Para a determinação de Superóxido Dismutase (SOD), como descrito por Giannopolitis e Ries (1977) e Cembrawska-Lech et al. (2015), analisado em espectrofotômetro. A resposta foi conduzida em uma câmara de reação, com iluminação de lâmpada fluorescente, à 25°C . Após descongelamento da amostra, adicionou-se tampão fosfato de potássio 50 mM (pH 7,8), Metionina 13 mM, NBT 63 μM , EDTA 0,1 mM e

riboflavina 1,3 mM, totalizado 1,5 mL de solução, sendo que para os brancos (para comparação no espectrofotômetro) foi feita a mesma solução, sem o extrato de proteínas, e o branco do escuro permaneceu fora da câmara de reação, fechado com papel alumínio, para evitar a entrada de luz, e o branco claro foi colocado na câmara junto com as amostras.

3.2.5. Análise estatística dos dados

Para a análise dos dados, realizou-se uma análise de variância (ANOVA) e os resultados significativos analisados estatisticamente pelo teste de Tukey, ao nível de 5% de probabilidade. Toda análise estatística foi realizada no Software Livre R (R Core Team, 2023).

3.3. Resultados

3.3.1. Características agronômicas, produtivas e análise fisiológica do crescimento

Na Tabela 3 estão apresentados os resultados da Análise de Variância (ANOVA) para as características agronômicas, enquanto que na Tabela 4 estão os resultados para características produtivas, sendo que mesmo não ocorrendo interação significativa, o fator Biorregulador apresentou resultado significativo (5%) para a variável NGV (número de grãos por vaso).

Na Tabela 5 apresenta-se o resultado do teste de Tukey para a mesma variável (NGV), em que o biorregulador Ethephon (B2) obteve o maior resultado e se diferenciou estatisticamente de Daminozide (B4), que por sua vez atingiu o menor valor. As variáveis da Análise Fisiológica do Crescimento estão apresentadas na Tabela 6.

Tabela 3. Análise de variância para as características agrônômicas. B – Biorregulador; L – Irrigação; B x L – Interação dos fatores; FV – fonte de variação; GL – graus de liberdade; HF – Altura final (cm); NTE – número total de espigas; NV – número de espigas viáveis; NEV – número de espigas verdes; TME – tamanho médio de espigas (cm); PSP – peso do saco de panículas (g).

FV	QM						
	GL	HF	NTE	NV	NEV	TME	PSP
Biorreg. (B)	4	31.5479	43.392	30.642	75.208	0.30664	1.48235
Irrigação (L)	1	1.2042	117.6	10.417	12.15	0.044445	0.00139
B x L	4	4.5896	131.642	6.875	35.692	0.10124	0.51455
Bloco	5	9.1275	50.027	99.43	254.59	0.106163	1.69879
Resíduo	45	20.5738	56.975	34.978	29.479	0.157858	0.51455
CV (%)		5.93%	25.39%	24.29%	62.05%	4.48%	14.59%

° - $p < 0,10$; * $p < 0,05$; ** - $p < 0,01$; *** - $p < 0,001$. CV – Coeficiente de Variação. Fonte: Dados de pesquisa, 2023.

Tabela 4. Análise de variância para as características produtivas. B – Biorregulador; L – Irrigação; B x L – Interação dos fatores; FV – fonte de variação; GL – graus de liberdade; PG – peso de grãos (g); PRD – Produtividade de grãos (kg ha^{-1}); PMG – peso de mil grãos (g); TE – tamanho espiga após a colheita (cm); NGV – número de grãos por vaso; PSPA – peso seco da parte aérea (g); APC - altura pós colheita (cm); IC – índice de colheita.

FV	QM								
	GL	PG	PRD	PMG	TE	NGV	PSPA	APC	IC
Biorreg. (P)	4	75.777	457651	22.4086	0.06601	28856.2*	355.72	79.504	0.00192
Irrigação (L)	1	8.378	583572	0.0602	0.028864	1000.4	16.78	0.004	0.001
B x L	4	1.93	185809	22.1731	0.094436	2957.8	326.83	47.373	0.00218
Bloco	5	28.564	273587	21.7366	0.055631	9798	1667.76	202.346	0.00643
Resíduo	45	41.531	492704	12.9065	0.074903	10283.9	652.56	48.618	0.0036
CV (%)		18.74%	13.15%	5.46%	3.24%	12.47%	20.32%	11.18%	14.04%

° - $p < 0,10$; * $p < 0,05$; ** - $p < 0,01$; *** - $p < 0,001$. CV – Coeficiente de Variação. Fonte: Dados de pesquisa, 2023.

Tabela 5. Teste de comparação de médias da característica NGV para o fator Biorregulador isolado, uma vez que não houve interação significativa. Tratamentos seguidos pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

Tratamento	Média
B2 (Ethrel)	868.1667 a
B5 (ABA)	846.1667 ab
B3 (chlormequat)	825.6667 ab
B1 (controle)	776.1667 ab
B4 (daminozida)	750.0833 b

Tabela 6. Análise de variância para as características da Análise fisiológica do crescimento. B – Biorregulador; L – Irrigação; B x L – Interação dos fatores; FV – fonte de variação; GL – graus de liberdade; AF2 – área foliar da segunda avaliação (dm^2); AF1- área foliar da primeira avaliação (dm^2); AF21 – diferença da segunda avaliação para a primeira (dm^2); PS2 – peso seco da segunda avaliação (g); PS1 – peso seco da primeira avaliação (g); PS21 – diferença de peso seco entre a segunda e a primeira avaliação (g); TAL – taxa assimilatória líquida ($\text{g dm}^{-2} \text{dia}^{-1}$); TCR – taxa do crescimento relativo ($\text{g g}^{-1} \text{dia}^{-1}$); RAF2 – razão da área foliar na segunda avaliação ($\text{dm}^2 \text{g}^{-1}$); RAF1 – razão da primeira área foliar na primeira avaliação ($\text{dm}^2 \text{g}^{-1}$); TPMS – taxa de produção de matéria seca ($\text{g m}^{-2} \text{t}^{-1}$); IAF2 – índice de área foliar da segunda avaliação; IAF1 – índice de área foliar da primeira avaliação; TCC – taxa de crescimento da cultura ($\text{g m}^{-2} \text{dia}^{-1}$).

FV	QM														
	GL	AF2	AF1	AF21	PS2	PS1	PS21	TAL	TCR	RAF2	RAF1	TPMS	IAF2	IAF1	TCC
Biorreg. (B)	4	4994.1	3259.2	7540.2	6.8337	0.108498	7.7992	7.89E-08	1.72E-04	9.1402	104.257	3.81E-09	0.009995	0.006523	7.96E-08
Irrigação (L)	1	8945.3	549.8	5059.7	5.4964	0.006615	5.1217	8.50E-09	1.95E-05	11.5178	15.655	2.50E-09	0.017903	0.0011	5.23E-08
B x L	4	8597.9	955.8	8329.5	9.4353	0.017261	9.9733	5.87E-08	1.60E-04	22.5536	56.213	4.87E-09	0.017208	0.001913	1.02E-07
Bloco	5	446	848.8	2084.7	12.7724	0.216842	12.6326	7.50E-08	2.31E-04	10.9653	44.512	6.17E-09	0.000893	0.001699	1.29E-07
Resíduo	45	4809.8	1506.5	4187.3	9.7585	0.082614	10.119	4.82E-08	1.75E-04	9.766	61.517	4.94E-09	0.009626	0.003015	1.03E-07
CV (%)		23.93%	18.62%	79.50%	15.77%	7.19%	20.12%	20.43%	11.66%	21.19%	15.11%	20.12%	23.93%	18.62%	20.12%

° - $p < 0,10$; * $p < 0,05$; ** - $p < 0,01$; *** - $p < 0,001$. CV – Coeficiente de Variação. Fonte: Dados de pesquisa, 2023.

3.3.2. Características bioquímicas

Na Tabela 7 estão apresentados resultados da análise de variância das características bioquímicas, sendo que PR, CAT e SOD não obtiveram resultado significativo, enquanto que GR recebeu resultado significativo (5%) para Irrigação, além de apresentar interação significativa, na mesma probabilidade.

Nas Tabelas 8, 9, 10 e 11 estão os resultados dos testes de média para investigar a interação significativa entre biorreguladores e irrigação para a variável GR. É possível verificar na Tabela 7, o resultado do teste de médias de Biorregulador dentro do nível L0 de Irrigação, em que B2 (ethephon) se diferenciou estatisticamente, apresentando resultado superior ao de B5 (ácido abscísico). Na Tabela 8, está sendo apresentado o teste de comparação de Tukey para Irrigação dentro do nível B2 (ethephon) de Biorregulador, sendo que L100 (plantas irrigadas à capacidade de campo) apresentou resultado estatisticamente superior à L0 (déficit hídrico na antese). Resultado similar pode ser visualizado na Tabela 9, com a comparação da Irrigação dentro do nível B3 (cloreto de chlormequat), sendo que o oposto pode ser verificado ao analisar a Tabela 10, em que L0 apresentou resultado superior, quando o fator irrigação foi comparado ao nível B5 (ácido abscísico) de biorregulador.

Tabela 7. Análise de variância para as características bioquímicas avaliadas. B – Biorregulador; L – Irrigação; B x L – Interação dos fatores; FV – fonte de variação; GL – graus de liberdade; PR – atividade de proteínas ($\text{mg g}^{-1} \text{MF}^{-1}$); CAT – catalase ($\mu\text{mol min}^{-1} \text{mg de proteína}^{-1}$); SOD – superóxido dismutase (unidade de SOD $\text{mg de proteína}^{-1}$); GR - ($\mu\text{mol min}^{-1} \text{mg de proteína}^{-1}$).

FV	QM				
	GL	PR	CAT	SOD	GR
Biorreg. (B)	4	6.3819	0.001238	3.49E-05	1.98E-12
Irrigação (L)	1	1.3339	5.7E-05	1.11E-05	4.65E-12*
B x L	4	2.9472	0.001179	1.79E-05	4.42E-12*
Bloco	5	6.8963	0.000548	1.21E-05	4.58E-12
Resíduo	25	4.8689	0.001306	2.37E-05	1.32E-12
CV (%)		19.20%	23.16%	27.73%	27.60%

° - $p < 0,10$; * $p < 0,05$; ** - $p < 0,01$; *** - $p < 0,001$. CV – Coeficiente de Variação. Fonte: Dados de pesquisa, 2023.

Tabela 8. Teste de comparação de médias para Biorregulador dentro do nível L0 de Irrigação, para a variável GR. Tratamentos seguidos pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

Tratamento	Média
B2 (Ethrel)	5.46E-06 a
B3 (chlormequat)	5.06E-06 a
B4 (daminozida)	4.39E-06 ab
B1 (controle)	4.37E-06 ab
B5 (ABA)	2.30E-06 b

Tabela 9. Teste de comparação de médias para Irrigação dentro do nível B2 de Biorregulador, para a variável GR. Tratamentos seguidos pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

Tratamento	Média
L100	5.46E-06 a
L0	3.52E-06 b

Tabela 10. Teste de comparação de médias para Irrigação dentro do nível B3 de Biorregulador, para a variável GR. Tratamentos seguidos pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

Tratamento	Média
L100	5.06E-06 a
L0	3.29E-06 b

Tabela 11. Teste de comparação de médias para Irrigação dentro do nível B5 de Biorregulador, para a variável GR. Tratamentos seguidos pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

Tratamentos	Média
L0	4.76E-06 a
L100	2.30E-06 b

3.4.Discussão

3.4.1. Características agronômicas e produtivas

Muitos autores observam a eficiência da utilização do bioregulador etil-trinexapac nos cultivos de trigo, principalmente com o objetivo de controlar o acamamento em conjunto com doses elevadas de Nitrogênio. Este trabalho buscou verificar algumas alternativas de reguladores para este cultivo, mas não obteve muitos resultados significativos, sendo que estes podem ter sido influenciados pelo clima, material genético ou fonte dos agroquímicos utilizados.

Das características agronômicas avaliadas, apenas o número de grãos respondeu significativamente à aplicação dos produtos no primeiro experimento, sendo que ethephon (B2) proporcionou melhores resultados à esta característica, mas não à produtividade nem no peso de grãos. Wiersma et al. (1986) verificaram em seu ensaio que diferentes cultivares de Trigo respondem de maneira distinta à aplicação de ethephon, sendo que o cultivar Caldwell apresentou acréscimo na produtividade por conta do tratamento com biorregulador.

Lima e Lovato (1995), em um ensaio com cloreto de chlormequat ou cloreto de cloro colina (CCC) no trigo, não obtiveram resultados conclusivos, sendo que o regulador não se diferenciou estatisticamente para as características rendimento de grãos (kg ha^{-1}), nem no número de grãos por espiga e nem no número de espigas, mas proporcionou redução significativa para altura de plantas no teste de Duncan à 5%. Os autores ainda afirmam que a inconsistência da resposta do cultivo ao biorregulador recomenda mais estudos verificando os fatores que afetam a resposta da planta a este agroquímico.

Espindula (2007), também verificou que aplicações de CCC não resultaram no incremento de produtividade, apenas na redução da altura de plantas, sendo que no mesmo ensaio observou que etil-trinexapac, em adição com nitrogênio, resultou em maior produtividade.

A aplicação de ácido abscísico (ABA) não diferiu significativamente em nenhuma das características agronômicas e produtivas, em contraste, Murcia (2016), observou diminuição no alongamento das plantas, na produção de massa seca e incremento no peso seco dos grãos, proporcionando maior índice de colheita, quando realizou duas aplicações de ABA em seu ensaio, na dose de 24 g L^{-1} . Futuros estudos envolvendo o efeito isolado dos bioreguladores em diferentes doses e número de aplicações podem ser relevantes para o entendimento e estabelecimento de práticas agronômicas envolvendo esses agroquímicos na cultura do trigo.

3.4.2. Respostas das análises bioquímicas

A atividade total de proteínas, catalase e superóxido dismutase não diferenciaram estatisticamente, porém glutatona redutase (GR) resultou em diferença estatística. Quando analisados os efeitos de biorreguladores em déficit hídrico, é possível observar que o regulador ethephon (B2) induziu maior atividade da enzima, seguido de CCC (B3) e daminozida (B4). ABA (B5) apresentou o resultado mais baixo, ficando atrás inclusive do tratamento de controle (B1), sendo que estatisticamente se diferenciou apenas de B2.

Ao se analisar os efeitos do regime hídrico em B2, é possível verificar que as plantas mantidas na capacidade de campo (L100) resultaram em maior atividade da enzima GR, sendo que o mesmo ocorreu para B3, porém ao observar o efeito de ABA, é possível verificar que, quando em conjunto com L0 (déficit hídrico na antese), induziu maior atividade da enzima, em comparação com L100.

Segundo Kelly et al. (2013), o aumento no nível de ABA pode interferir induzindo a produção de NO nas células-guarda, resultando no fechamento dos estômatos, o que ajuda a planta a manter seu conteúdo de água. O hormônio etileno também auxilia no processo de fechamento dos estômatos e no combate ao estresse por falta de água (WILKINSON; DAVIES, 2010).

3.5. Conclusões Específicas

O uso de ethephon e ácido abscísico auxilia no combate à estresses abióticos e auxilia na manutenção de boa sanidade dos cultivos. Além disso, os biorreguladores podem exercer a função de sinalizadores da resposta da planta ao déficit hídrico.

Referências

ALBANI, S. M.; BORGES, A. P.; MARTINS, M. C.; RESTELLO, R. M.; CAMERA, F. D.; PAROUL, N.; CANSIAN, R. L.; MIELNICZKI-PEREIRA, A. A. Padronização da quantificação de glutatona redutase em *Aegla singularis* (anomura, crustacea) utilizando planejamento experimental DCCR. **Química Nova**, v. 43, p. 607-612, 2020.

AZEVEDO, R. A.; ALAS, R. J.; SMITH, P. J. L. Response of antioxidant enzymes to transfer from elevated carbon dioxide to air and ozone fumigation, in the leaves and roots of wild-type and a catalase-deficient mutant of barley. **Physiologia Plantarum**, v. 104, n. 2, p. 280-292, 1998.

BLACKMAN, G. E.; WILSON, G. L. Physiological studies in the analysis of plant environment. VII. An analysis of the differential effects of light intensity on the net assimilation rate, leaf area ratio and relative growth rate of different species. **Annals of Botany** v. 15, n. 59, p. 373-408, 1951.

BOVERIS, A.; SANCHEZ, R. A.; BECONI, M. T. Antimycin- and cyanide-resistant respiration and superoxide anion production in fresh and aged potato tuber mitochondria. **FEBS Letters**, v. 92, p. 333-338, 1978.

CAKMAK, I.; MARSCHNER, H. Magnesium deficiency and high light intensity enhance activities of superoxide dismutase, ascorbate peroxidase and glutathione reductase in bean leaves. **Plant Physiology**, v. 98, p. 1222-1227, 1992.

CASTRO, P. R. C.; PITELLI, R. A.; PASSILONGO, R. L. Avaliação na ocorrência de algumas pragas do amendoineiro relacionadas com o desenvolvimento da cultura. *Anais... Sociedade Entomológica do Brasil Itabuna*, n. 1, p. 5-16, 1972.

CASTRO, P. R. C.; KLUGE, R. A.; DEMÉTRIO, C. G. B.; ANZAI, N. H.; SCHEFFER, V. S. Análise de crescimento de mudas de pimentão 'ikedá' tratadas com fertilizantes e biorregulador. **Rev. de Agricultura**, v. 78, n. 3, p. 355 – 362, 2003.

CEMBROWSKA-LECH, D.; KOPROWSKI, M.; KEPCZYNSKI, J. Germination induction of dormant *Avena fatua* caryopses by KAR1 and GA3 involving the control reactive oxygen species (H_2O_2 and O_2^-) and enzymatic antioxidants (superoxide dismutase and catalase) both in the embryo and the aleurone layers. **J. Plant Physiol.**, v. 176, p. 169-179, 2015.

ELSTNER, E. F. Oxygen activation and oxygen toxicity. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 33, p. 73-96, 1982.

EMBRAPA. Soluções tecnológicas: Trigo – BRS 264, 2021. Disponível em <<https://www.embrapa.br/busca-de-solucoes-tecnologicas/-/produto-servico/722/trigo---brs-264>> Acesso em 07 de outubro de 2023.

ESPINDULA, M. C. Adubação nitrogenada e redutores de crescimento na cultura do trigo. **Dissertação de Mestrado em Fitotecnia**, Universidade Federal de Viçosa – UFV, Viçosa, 2007, 86 p.

GAMBLE, P. E.; BURKE, J. J. Effect of water stress on the chloroplast antioxidant system. I. alterations in glutathione reductase activity. **Plant Physiol.**, v. 76, p. 615-621, 1984.

GIANNOPOLITIS, C. N.; RIES, S. K. Superoxide dismutases: II. Purification and quantitative relationship with water-soluble protein in seedlings. **Plant Physiology**, v. 59, n. 2, p. 315-318, 1977.

- GOVIND, G.; SEILER, C.; WOBUS, U.; SREENIVASULU, N. Importance of ABA homeostasis under terminal drought stress in regulating grain filling events. **Plant Signal. Behav.**, v. 6, p. 1228–1231, 2011.
- HUQ, S.; PALMER, J. M.; Superoxide and hydrogen peroxide production in cyanide resistant *Arum maculatum* mitochondria. **Plant Science Letters**, v. 11, p. 351-358, 1978.
- KELLY, G.; MOSHELION, M.; DAVID-SCHWARTZ, R.; HALPERIN, O.; WALLACH, R.; ATTIA, Z.; BELAUSOV, E.; GRANOT, D. Hexokinase mediates stomatal closure. **Plant J.**, v. 75, p. 977–988, 2013.
- LI, Y.; YE, W.; WANG, M.; YAN, X. Climate change and drought: A risk assessment of crop-yield impacts. **Climate Research**, v. 39, p. 31–46, 2009.
- LIMA, M. R. S. S.; LOVATO, C. Efeito do cloreto de chlormequat sobre quatro cultivares de trigo em duas épocas de semeadura. **Ciência Rural**, v. 25, p. 371-374, 1995.
- MANFRON, P. A.; LAZZAROTTO, C.; MEDEIROS, S. L. P.; TRIGO-Aspectos agrometeorológicos. **Ciência Rural**, v. 23, p. 233-239, 1993.
- MURCIA, J. A. G. Ação de reguladores vegetais em trigo (*Triticum aestivum* L.) e cevada (*Hordeum vulgare* L.). **Dissertação de Mestrado em Fisiologia e Bioquímica de Plantas**, Universidade de São Paulo – USP, Piracicaba, 2016, 61 p.
- PASTORI, M.; TRIPPI, S. Oxidative stress induces high rate of glutathione reductase synthesis in a drought-resistant maize strain. **Plant and Cell Physiology**, v. 33, n. 7, p. 957-961, 1992.
- R Core Team (2023). **R: a language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- RICH, P. R.; BOVERIS, A.; BONNER, W. D.; MOORE, A. L.; Hydrogen peroxide generation by the alternate oxidase of higher plants. **Biochemical and Biophysical Research Communications**, v. 71, p. 695-703, 1976.
- RENNENBERG, H. Glutathione metabolism and possible biological roles in higher plants. **Phytochemistry**, v. 21, n. 12, p. 2771-2781, 1980.
- VASCONCELOS, G. R.; LIMA, M. H. Hypometabolism, antioxidant defenses and free radical metabolism in the pulmonate land snail *Helix aspersa*. **Journal of Experimental Biology**, v. 206, n. 4, p. 675-685, 2003.
- WIERSMA, D. W.; OPLINGER, E. S.; GUY, S. O. Environment and cultivar effects on winter wheat response to ethephon plant growth regulator 1. **Agronomy Journal**, v. 78, n. 5, p. 761-764, 1986.
- WILKINSON, S.; DAVIES, W. J. Drought, ozone, ABA and ethylene: new insights from cell to plant to community. **Plant Cell Environ.**, v. 33, p. 510–525, 2010.

4. CARACTERÍSTICAS BIOMÉTRICAS E PRODUTIVAS DO TRIGO COM DÉFICIT HÍDRICO NA ANTESE E APLICAÇÃO DE REGULADORES VEGETAIS

Resumo

O trigo é um dos cereais mais cultivados globalmente, mas é altamente suscetível ao estresse hídrico, resultando em perdas significativas produtividade. A falta de água é considerada o fator mais limitante para o crescimento desenvolvimento das plantas, sendo que esse tipo de estresse durante a antese pode prejudicar o enchimento de grãos, até mesmo deixando os grãos vazios. Melhorar a tolerância ao estresse hídrico no trigo é crucial para garantir a segurança alimentar diante das mudanças climáticas globais. Diversos biorreguladores e hormônios vegetais têm sido estudados para aumentar a tolerância ao estresse em cultivos, como ethephon, ABA (ácido abscísico), CCC (cloreto de chlormequat) e daminozida. Essas práticas prometem melhorar a capacidade das plantas para lidar com o estresse hídrico e garantir uma boa produção. No experimento semeou-se o cultivar de trigo IAC 385 MOJAVE. Foi utilizada uma população de 8 plantas por vaso, com capacidade de 20 litros, com solo de Latossolo roxo, areia e substrato de matéria orgânica. O experimento adotou um delineamento de blocos ao acaso, em um esquema fatorial 5x2, onde o primeiro fator foi a aplicação de biorreguladores e o segundo fator a irrigação. O experimento contou com 60 unidades experimentais em 6 blocos e 6 repetições. Foram avaliadas características biométricas e produtivas, além do índice de colheita, para uma boa comparação entre os experimentos. Os dados foram a ANOVA, com resultados significativos avaliados pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade, utilizando o software livre R. No segundo experimento, nenhuma das características analisadas apresentou diferença estatística, mesmo com coeficientes de variação com valores médios e baixos, além disso, a resposta das plantas pode variar de acordo com o material genético. A produtividade média de grãos no primeiro experimento foi consideravelmente maior, com cerca de 5340 kg por hectare, em comparação com os 2480 kg por hectare no segundo experimento. Além disso, o índice de colheita foi mais baixo no segundo experimento (0,21) em comparação com o primeiro experimento (0,43). Essas diferenças podem estar relacionadas a vários fatores, incluindo o clima, material genético e fonte dos produtos aplicados. O segundo experimento não mostrou diferenças significativas nas características analisadas, enquanto o primeiro experimento apresentou resultados notáveis, com o ethephon beneficiando o número de grãos.

Palavras-chave: déficit hídrico; reguladores vegetais; crescimento; cultivar; cereais

BIOMETRIC AND PRODUCTIVE CHARACTERISTICS OF WHEAT WITH WATER DEFICIT IN ANTHESIS AND APPLICATION OF PLANT REGULATORS

Abstract

Wheat is one of the most widely cultivated cereals globally, but it is highly susceptible to water stress, resulting in significant productivity losses. Water scarcity is considered the most limiting factor for plant growth and development, especially when this type of stress occurs during anthesis, potentially affecting grain filling and even leading to empty grains. Enhancing water stress tolerance in wheat is crucial for ensuring food security amid global climate change. Various plant growth regulators and hormones, such as ethephon, ABA (abscisic acid), CCC (chlormequat chloride) and daminozide have been studied to increase stress tolerance in crops. These practices hold promise for improving plants ability to cope with water stress and ensure robust yields. In the experiment, the wheat cultivar IAC 385 MOJAVE was sown. A population of eight plants per pot was used, with a pot capacity of 20

liters and a substrate composed of Latosol, sand, and organic matter. The experiment followed a randomized complete block design in a 5x2 factorial scheme, with the first factor being the application of plant growth regulators and the second factor being irrigation. There were 60 experimental units distributed across six blocks, each with six replicates. Biometric and productive characteristics, as well as the harvest index, were evaluated for comparison between experiments. The data were subjected to ANOVA, and significant results were assessed using Tukey's test at a 5% significance level, utilizing the open-source software R. In the second experiment, none of the analyzed characteristics showed statistically significant differences, despite coefficients of variation with medium to low values. Furthermore, plant responses may vary based on genetic material. The average grain yield in the first experiment was considerably higher, around 5340 kg per hectare, compared to 2480 kg per hectare in the second experiment. Additionally, the harvest index was lower in the second experiment (0.21) compared to the first experiment (0.43). These differences may be attributed to various factors, including climate, genetic material, and the source of applied products. The second experiment did not reveal significant differences in the analyzed characteristics, whereas the first experiment showed noteworthy results, with ethephon benefiting grain numbers.

Keywords: water deficit; plant regulators; growth; cultivar; cereals

4.1. Introdução

O trigo é considerado o cultivo mais expressivo de cereais cultivados no mundo e apresenta alta sensibilidade ao estresse hídrico, que ocorre regularmente no estágio pós-antese e resulta em perdas significativas de rendimento (COSSANI; REYNOLDS, 2012; WANG et al., 2014a). Autores ainda afirmam que a falta de água é vista como o fator que mais limita o desenvolvimento e rendimento das espécies vegetais (SIDDIQUI et al., 2015; JABBOROVA et al., 2021).

O estresse por falta de água ocorrido na antese pode não só prejudicar o enchimento de grãos, mas pode chegar ao ponto de deixar os grãos completamente vazios (DHANDA; SETHI, 2002), uma vez que o enchimento de grãos é predominantemente um relação fonte-dreno conectada (THAKUR et al., 2010). Ullah et al. (2022) asseguram que melhorar a tolerância ao estresse hídrico durante a fase pós-antese no trigo é algo crucial para manter a segurança alimentar no atual cenário climático global.

Diversos biorreguladores e hormônios vegetais têm sido testados para melhorar a resistência aos diversos tipos de estresse nos cultivos (SRIVASTAVA et al., 2016). O biorregulador ethephon é amplamente utilizado para aumentar a produção de etileno em plantas (KHAN et al., 2008; ZHANG; WEN 2010), sendo que o aumento no nível de etileno nas plantas contribui com a tolerância ao estresse hídrico, o que pode ser atribuído ao fator resposta de etileno (ERF) e a sinalização promovida por ABA (ZHANG et al., 2018; HUSSAIN et al., 2020).

A aplicação exógena de biorreguladores, como o cloreto de cloromequat (CCC; um retardante anti-giberelina) pode aumentar a concentração de prolina intracelular e resultar em maior tolerância à seca por parte das plantas (SHEKOOFA; EMAM, 2008). Já a daminozida (DM), um co-substrato de dioxigenases que catalisa a última etapa da formação de GA, reduz o excesso crescimento vegetativo em árvores e plantas ornamentais (RADEMACHER, 2000), sendo que Plaza-Wüthrich et al. (2016) comentam que inibidores da biossíntese de ácido giberélico são conhecidos por reduzir a altura dos cultivos e aumentar a resistência ao acamamento de cereais como arroz e trigo, além relevância de estudos que relacionam esses fatores com a tolerância à seca, por parte das plantas.

4.2. Material e Métodos

4.2.1. Área experimental, material genético, tratamentos e condução

A condução deste ensaio foi em área protegida com telado, situada no Horto Experimental Walter Radamés Accorsi, do Departamento de Ciências Biológicas da ESALQ/USP, sendo que semeadura foi realizada em 30 de maio de 2022.

Foram semeadas 10 sementes por vaso do cultivar de trigo IAC 385 MOJAVE, com ciclo precoce. Além disso, o cultivar ainda apresenta porte baixo, de 80 a 90 centímetros, produtividade média de 5000 kg/ha em sequeiro e 6,5 em cultivos irrigados e peso de mil sementes de 55 g, desenvolvido para colheita mecanizada e possui ciclo médio de 130 a 140 dias (GOMES, 2011). Foi realizado o desbaste das plantas para uma população de 8 plantas por vaso, com o objetivo de padronizar o experimento.

Utilizou-se vasos de 20 litros, com Latossolo roxo de barranco, areia e substrato de matéria orgânica, na proporção 2:1:1. É possível verificar na Tabela 12 os dados climáticos ocorridos na região em que o experimento foi realizado, sendo que os valores foram obtidos por meio da estação meteorológica da ESALQ/USP.

Tabela 12. Dados climáticos dos meses de maio a agosto de 2022, Fonte: Departamento de Engenharia de Biossistemas da ESALQ/USP.

MAIO							
	Precipitação (mm)	Umidade Relativa (%)	T° MAX (°C)	T° MIN (°C)	T° Média (°C)	Evaporação	
Média	1.63	72.08	25.89871	11.85161	18.87516	2.75009	
Total	50.51	2234.51	802.86	367.4	585.13	85.2528	
Desvio							
Padrão	4.4	8	3.916269	4.151465	3.493978	0.508868	
Variância	19.1	66	15.33717	17.23467	12.20788	0.258947	
Valor							
Máximo	19.6	89	31.8	17.5	24.6	3.58	
Valor							
mínimo	0.0	56	14.6	4	10.75	1.566429	
Dias de Chuva	7.0						
JUNHO							
Média	0.31	75.34	25.749	11.79587	18.77243	2.440383	
Total	9.42	2260.05	772.47	353.876	563.173	73.21149	
Desvio							
Padrão	1.1	8	2.776816	2.82525	1.992749	0.258929	
Variância	1.2	61	7.710709	7.982037	3.97105	0.067044	
Valor							
Máximo	5.8	91	30.3	15.8	21.8	2.83	
Valor							
mínimo	0.0	63	20.12	5.146	13.158	1.71054	
Dias de Chuva	5.0						
JULHO							
Média	0.03	63.14	28.69903	11.57819	20.13861	2.761461	
Total	1.02	1957.20	889.67	358.924	624.297	85.6053	
Desvio							
Padrão	0.2	6	1.686358	2.155532	1.60554	0.220021	
Variância	0.0	38	2.843802	4.646317	2.577759	0.048409	
Valor							
Máximo	1.0	79	31.51	16.2	23.38	3.2064	
Valor							
mínimo	0.0	52	22.72	6.674	15.775	2.163429	
Dias de Chuva	1.0						
AGOSTO							
Média	0.91	63.31	26.64258	12.42903	19.53581	3.09798	
Total	28.18	1962.54	825.92	385.3	605.61	96.03737	
Desvio							
Padrão	3.6	12	4.558352	2.20025	2.83383	0.449366	
Variância	13.0	136	20.77857	4.841099	8.03059	0.20193	
Valor							
Máximo	19.8	89	33.2	17.8	25.5	4.04	
Valor							
mínimo	0.0	42	17.36	8.9	13.62	2.159743	

A área experimental contou com 60 vasos tendo capacidade de 20 litros e o ensaio foi realizado em delineamento de blocos ao acaso, com esquema fatorial 5x2, em que o primeiro fator é a aplicação dos reguladores vegetais, sendo B1=testemunha, com aplicação de água destilada; B2= Ethrel (ethephon) a 0,3 mL L⁻¹; B3= Tuval (cloreto de chlormequat) a 20 mL L⁻¹; B4= Alar (daminozida) a 3,53 g L⁻¹; B5= ácido abscísico (ABA) a 3,6 mL L⁻¹. O segundo fator se caracteriza pela irrigação, sendo L100 a lâmina de 100%, mantendo as plantas próximas a capacidade de campo e L0, sendo o déficit hídrico no momento do florescimento da cultura (final de julho). O experimento contou com 6 repetições, resultando em 60 unidades experimentais e 6 blocos. A aplicação dos biorreguladores foi realizada nos estádios finais de crescimento.

Em 4 de agosto de 2022 foi realizada aplicação de Karatê Zeon 250 cs, na dose 0,1 L ha⁻¹ devido a presença de pulgões. Em 8 de agosto de 2022 procedeu-se a aplicação dos reguladores vegetais. Na antese foram estabelecidas condições de déficit hídrico, como no primeiro ensaio, e em 15 de setembro foi realizada a colheita do experimento.

4.2.2. Características avaliadas

As variáveis analisadas foram PSPA - peso seco da parte aérea (g); HF - altura final (cm); TE - tamanho das espigas (cm); NE - número de espigas; PE - peso das espigas (g); PMG - peso de mil grãos (g); PG - peso de grãos (g); NGV - número de grãos por vaso, PRD - produtividade (kg ha⁻¹) e IC - índice de colheita.

4.2.3. Análise estatística dos dados

Os dados foram submetidos à uma análise de variância (ANOVA) e os resultados significativos analisados estatisticamente pelo teste de Tukey, ao nível de 5% de probabilidade. Toda análise estatística foi realizada por meio de rotinas desenvolvidas no Software Livre R (R Core Team, 2023).

4.3. Resultados e Discussão

É possível verificar nas Tabelas 13 e 14 os quadros de análise de variância para as características agronômicas e produtivas.

Tabela 13. Análise de variância para características agronômicas avaliadas. B – Biorregulador; L – Irrigação; B x L – Interação dos fatores; FV – fonte de variação; GL – graus de liberdade; PSPA – peso seco da parte aérea (g); HF – altura final (cm); TE – tamanho espiga (cm); NE – número de espigas; PE – peso espigas (g).

FV	QM					
	GL	PSPA	HF	TE	NE	PE
Biorreg. (B)	4	162.775	16.5955	1.5389	1.4833	12.5095
Irrigação (L)	1	73.682	10.795	1.176	7.35	0.9959
B x L	4	126.91	12.5192	1.5177	10.6833	19.2755
Bloco	5	119.57	6.2146	1.288	10.1767	29.6416
Resíduo	45	220.295	15.9409	1.0509	8.9174	16.3907
CV (%)		16.65%	4.81%	9.70%	18.92%	12.29%

° - $p < 0,10$; * $p < 0,05$; ** - $p < 0,01$; *** - $p < 0,001$. CV – Coeficiente de Variação. Fonte: Dados de pesquisa, 2023.

Tabela 14. Análise de variância para características produtivas avaliadas. B – Biorregulador; L – Irrigação; B x L – Interação dos fatores; FV – fonte de variação; GL – graus de liberdade; PMG – peso de mil grãos (g); PG – peso de grãos (g); NGV – número de grãos por vaso; PRD – produtividade de grãos (kg ha^{-1}); IC – índice de colheita.

FV	QM					
	GL	PMG	PG	NGV	PRD	IC
Produto (P)	4	15.0826	6.4511	621.26	64511	0.000783
Irrigação (L)	1	2.2821	1.9653	2347.07	19653	0.001273
P x L	4	21.0583	3.0522	1041.56	30522	0.000394
Bloco	3	7.5855	6.7874	1819.65	67874	0.001211
Resíduo	27	14.3625	14.4929	2641.13	144929	0.001063
CV (%)		8.01%	15.35%	9.83%	15.35%	16.10%

° - $p < 0,10$; * $p < 0,05$; ** - $p < 0,01$; *** - $p < 0,001$. CV – Coeficiente de Variação. Fonte: Dados de pesquisa, 2023.

Das características analisadas neste segundo experimento, nenhuma apresentou diferença estatística, mesmo com coeficientes de variação com valores médios e baixos. Em concordância com Pimentel-Gomes (2000), com coeficientes de variação (CV) inferiores a 10% verificam-se que os dados são considerados homogêneos; CVs entre 10 a 20% são médios e possuem boa precisão. Já nos valores entre 20 a 30% considera-se baixa precisão, finalmente, os valores acima de 30% possuem precisão extremamente baixa.

No primeiro experimento a variável ‘número de grãos’ foi a única que apresentou resultado significativo, sendo que ethephon proporcionou melhores resultados à esta característica, e como citado na discussão anterior (item 3.4.1), Wiersma et al. (1986) observaram que diferentes cultivares apresentam resposta distinta à aplicação de ethephon, sendo que o cultivar Caldwell apresentou acréscimo na produtividade de grãos quando tratado com este regulador. É possível levantar a hipótese de que a resposta deve variar com o material genético.

Outro fator relevante, ao se comparar os dois experimentos, é que a produtividade média de grãos foi consideravelmente menor. A produtividade média do primeiro experimento foi de cerca de 5340 kg ha⁻¹, enquanto que do segundo experimento 2480 kg ha⁻¹. Quanto ao índice de colheita, do primeiro experimento foi de 0,43, enquanto que o do segundo experimento foi 0,21. Esses fatores podem estar relacionados com o clima, material genético ou fonte dos produtos aplicados.

4.4. Conclusões Específicas

O cultivar de trigo IAC 385 MOJAVE não responde significativamente à aplicação dos biorreguladores nas doses utilizadas neste trabalho. Ao se comparar os dois experimentos deste trabalho, considera-se a hipótese de que dependendo do material genético, a resposta às aplicações de biorreguladores pode ser alterada, sendo que é necessária a realização de outros ensaios para conclusões mais efetivas.

Referências

COSSANI, C. M.; REYNOLDS, M. P. Physiological traits for improving heat tolerance in wheat. **Plant Physiol.**, v. 160, p. 1710–1718, 2012.

DHANDA, S. S.; SETHI, G. S. Tolerance to drought stress among selected indian wheat cultivars. **J. Agri. Sci.**, v. 139, p. 319–326, 2002.

GOMES, C. IAC lança variedade de trigo com o dobro de produtividade e redução de 30% na aplicação de defensivos agrícolas, Revista Cultivar, disponível em <<https://revistacultivar.com.br/noticias/iac-lanca-variedade-de-trigo-com-o-dobro-de-produtividade-e-reducao-de-30-na-aplicacao-de-defensivos-agricolas>> Acesso em 29 de setembro de 2023.

HUSSAIN, S.; ZHU, C. Q.; HUANG, J.; HUANG, J.; ZHU, L. F.; CAO, X. C.; NANDI, S.; KHASKHELI, M. A.; LIANG, Q. D.; KONG, Y. L.; JIN, Q. Y.; ZHANG, J. H. Ethylene response of salt stressed rice seedlings following Ethephon and 1-methylcyclopropene seed priming. **Plant Growth Regul.**, v. 92, n. 2, p. 219–231, 2020.

JABBOROVA, D.; ANNAPURNA, K.; KAKHRAMON, D.; ABDUJALIL, N.; YURIY, E.; ASAD, S.; ELGORBAN, A. M.; BAHKALI, A. H.; WIRTH, S.; SAYYED, R. Z.; GAFUR, A. Co-inoculation of rhizobacteria promotes growth, yield and nutrient contents in soybean and improves soil enzymes and nutrients under drought conditions. **Sci. Rep.**, v. 11, n. 22081, p. 1-9, 2021.

KHAN, N. A.; MIR, M. R.; NAZAR, R.; SINGH, S. The application of ethephon (an ethylene releaser) increases growth, photosynthesis and nitrogen accumulation in mustard (*Brassica juncea* L.) under high nitrogen levels. **Plant Biol.**, v. 10, n. 5, p. 534–538, 2008.

PIMENTEL-GOMES, F. **Curso de estatística experimental**. 14 ed. Piracicaba, SP: Degaspari, 2000. 477p.

PLAZA-WÜTHRICH, S.; BLÖSCH, R.; RINDISBACHER, A.; CANNAROZZI, G.; TADELE, Z. Gibberellin deficiency confers both lodging and drought tolerance in small cereals. **Frontiers in Plant Science**, v. 7, p. 643, 2016.

R Core Team (2023). **R: a language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

RADEMACHER, W. Growth retardants: effects on gibberellin biosynthesis and other metabolic pathways. **Annu. Rev. Plant Physiol. and Plant Mol. Biol.**, v. 51, p. 501–531, 2000.

SHEKOOFA, A.; EMAM, Y. Effect of nitrogen fertilization and plant growth regulators (pgrs) on yield of wheat. shiraz. **Journal of Agricultural Science & Technology**, v. 10, p. 101-108, 2008.

SIDDIQUI, M. H.; AL-KHAISHANY, M. Y.; AL-QUTAMI, M. A.; AL-WHAIBI, M. H.; GROVER, A.; ALI, H. M.; AL-WAHIBI, M. S. Response of different genotypes of faba bean plant to drought stress. **Int. J. Mol. Sci.**, v. 16, p. 10214–10227, 2015.

SRIVASTAVA, A. K.; PASALA, R.; MINHAS, P. S.; SUPRASANNA, P. Plant bioregulators for sustainable agriculture: integrating redox signaling as a possible unifying mechanism. **Advances in Agronomy**, v. 137, n. 120, p. 237–78, 2016.

THAKUR, P.; KUMAR, S.; MALIK, J. A.; BERGER, J. D.; NAYYAR, H. Cold stress effects on reproductive development in grain crops: an overview. **Environ. Exp. Bot.**, v. 67, p. 429–443, 2010.

ULLAH, A.; TIAN, Z.; XU, L.; ABID, M.; LEI, K.; KHANZADA, A.; ZEESHAN, M.; SUN, C.; YU, J.; DAI, T. Improving the effects of drought priming against post-anthesis drought stress in wheat (*Triticum aestivum* L.) using nitrogen. **Front. Plant Sci.**, v. 13, p. 965996, 2022.

WANG, X.; VIGNJEVIC, M.; LIU, F.; JACOBSEN, S.; JIANG, D.; WOLLENWEBER, B. Drought priming at vegetative growth stages improves tolerance to drought and heat stresses occurring during grain filling in spring wheat. **Plant Growth Regul.**, v. 75, p. 677–687, 2014a.

WIERSMA, D. W.; OPLINGER, E. S.; GUY, S. O. Environment and cultivar effects on winter wheat response to ethephon plant growth regulator 1. **Agronomy Journal**, v. 78, n. 5, p. 761-764, 1986.

ZHANG, N.; HAN, L.; XU, L. X.; ZHANG, X. Z. Ethephon seed treatment impacts on drought tolerance of kentucky bluegrass seedlings. **Hort. Technology**, v. 28, n. 3, p. 319–326, 2018.

ZHANG, W.; WEN, C. K. Preparation of ethylene gas and comparison of ethylene responses induced by ethylene, ACC, and ethephon. **Plant Physiol. Biochem.**, v. 48, n. 1, p. 45–53, 2010.

5. CONCLUSÕES GERAIS

O uso de biorreguladores proporciona às plantas de trigo maior tolerância à estresses abióticos, principalmente ao déficit hídrico, além de funcionar como sinalizadores para uma boa resposta das plantas aos estresses, porém seu efeito pode variar com o clima, material genético e fonte dos fitoquímicos.