

UNIVERSIDADE FEDERAL DE VIÇOSA

**Crescimento, produção e qualidade nutricional dos grãos de plantas de arroz:
papel do ácido abscísico**

Víctor Alves Amorim
Doctor Scientiae

**VIÇOSA - MINAS GERAIS
2025**

VÍCTOR ALVES AMORIM

**Crescimento, produção e qualidade nutricional dos grãos de plantas de arroz:
papel do ácido abscísico**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal, para obtenção do título de *Doctor Scientiae*.

Orientador: Dimas Mendes Ribeiro

Coorientador: Samuel C. Vitor Martins

**VIÇOSA - MINAS GERAIS
2025**

**Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca Central da Universidade
Federal de Viçosa - Campus Viçosa**

T

A524c Amorim, Víctor Alves, 1993-
2025 Crescimento, produção e qualidade nutricional dos grãos de
plantas de arroz: papel do ácido abscísico / Víctor Alves
Amorim. – Viçosa, MG, 2025.
1 tese eletrônica (87 f.): il. (algumas color.).

Orientador: Dimas Mendes Ribeiro.
Tese (doutorado) - Universidade Federal de Viçosa,
Departamento de Biologia Vegetal, 2025.
Inclui bibliografia.
DOI: <https://doi.org/10.47328/ufvbbt.2025.092>
Modo de acesso: World Wide Web.

1. Arroz - Metabolismo. 2. Arroz - Crescimento. 3. Ácido
abscísico. 4. Fluridona. 5. Cultivos agrícolas - Rendimento.
I. Ribeiro, Dimas Mendes, 1977-. II. Universidade Federal de
Viçosa. Departamento de Biologia Vegetal. Programa de
Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal. III. Título.

CDD 22. ed. 572.42

VÍCTOR ALVES AMORIM

**Crescimento, produção e qualidade nutricional dos grãos de plantas de arroz:
papel do ácido abscísico**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal, para obtenção do título de *Doctor Scientiae*.

APROVADA: 17 de fevereiro de 2025.

Assentimento:

Víctor Alves Amorim
Autor

Dimas Mendes Ribeiro
Orientador

Essa tese foi assinada digitalmente pelo autor em 19/03/2025 às 16:01:16 e pelo orientador em 19/03/2025 às 16:59:48. As assinaturas têm validade legal, conforme o disposto na Medida Provisória 2.200-2/2001 e na Resolução nº 37/2012 do CONARQ. Para conferir a autenticidade, acesse <https://siadoc.ufv.br/validar-documento>. No campo 'Código de registro', informe o código **RI21.XSR9.MXWV** e clique no botão 'Validar documento'.

AGRADECIMENTOS

Primeiro, agradecer à Deus pela oportunidade e suporte ao longo do caminho.

Aos meus pais e irmão, por todo apoio, amor e afeição.

Ao professor Dimas, pela orientação e na contribuição para o meu desenvolvimento acadêmico.

Aos amigos do Laboratório de Crescimento e Desenvolvimento de Plantas, pela amizade e ajuda ao longo desses anos, em especial: Anny, Carla, Camila, Genaina, Janaina, Johana, Juan, Lúbia, Rafaela, Thaline e Thiago.

Ao professor Samuel pela orientação e contribuições no trabalho.

À Universidade Federal de Viçosa e ao Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal, pela oportunidade.

Aos professores da Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal pelo conhecimento transmitido.

Aos técnicos e funcionários do Departamento de Biologia Vegetal.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e a Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG) pelo apoio financeiro.

Este estudo foi financiado pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001, Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG; RED-00060-23).

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001.

RESUMO

AMORIM, Víctor Alves, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, fevereiro de 2025. **Crescimento, produção e qualidade nutricional dos grãos de plantas de arroz: papel do ácido abscísico.** Orientador: Dimas Mendes Ribeiro. Coorientador: Samuel Cordeiro Vitor Martins.

O ácido abscísico (ABA) é um importante hormônio vegetal que controla diversos processos fisiológicos ao longo do ciclo de vida das plantas, tais como a formação das sementes, desenvolvimento vegetativo e reprodutivo. Em função da importância do ABA para o crescimento e desenvolvimento das plantas, no primeiro capítulo do presente trabalho buscou-se determinar as alterações ocasionadas pelo ABA no crescimento, produção e qualidade nutricional dos grãos de plantas de arroz. O segundo capítulo teve como objetivo determinar os efeitos do ABA no crescimento e metabolismo primário da raiz de plântulas de arroz. O ABA reduziu a altura das plantas de arroz, mas aumentou o número de perfilhos e número de folhas do arroz. O tratamento com fluridona, inibidor da síntese de ABA, não alterou significativamente o crescimento das plantas de arroz em relação ao controle. O tratamento com ABA aumentou a capacidade fotossintética e a eficiência do uso da água (UEA) além de diminuir a condutância estomática (gs). O tratamento com ABA, assim como o tratamento com fluridona, alterou o metabolismo primário de forma mais expressiva nas folhas do que na raiz. Apesar da redução na porcentagem de grãos cheios, as plantas tratadas com ABA produziram mais grãos devido ao aumento no número de perfilhos, quando comparado as plantas controle. O tratamento com ABA aumentou a concentração de fósforo, ferro, cobre e zinco, açúcares solúveis e amido nos grãos em comparação com o controle. O tratamento apenas com fluridona somente alterou a concentração de fósforo e proteínas totais nos grãos em comparação com as plantas controle. Os principais efeitos do ABA no crescimento da raiz de plântulas de arroz foi a redução do comprimento da raiz principal, menor número de raízes laterais e aumento do diâmetro radicular. Grande parte dos efeitos inibitórios na raiz promovidos pelo ABA foram revertidos com a adição de 1,4-diazabicyclo[2,2,2]octano (DABCO), um sequestrador de espécies reativas de oxigênio (EROs). Ademais, o ABA alterou o metabolismo primário da parte aérea e raiz das plântulas de arroz bem como aumentou a atividade da catalase e concentração de auxina na raiz. O tratamento com adição de DABCO ao ABA não mitigou os efeitos inibitórios do ABA na parte aérea como na raiz. Quando comparado com o controle, os resultados indicam que grande parte dos efeitos inibitórios do ABA na raiz são ocasionados pelo aumento da produção de EROs.

Portanto, o estudo apresenta novos resultados dos efeitos do ABA no crescimento, produção e qualidade nutricional dos grãos de plantas de arroz.

Palavras-chave: Palavras-chave: *Oryza sativa*; Hormônio vegetal; Metabolismo primário; Qualidade nutricional; Rendimento de grãos.

ABSTRACT

AMORIM, Víctor Alves, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, February, 2025. **Growth, production and grain nutritional quality of rice plants: role of abscisic acid.** Adviser: Dimas Mendes Ribeiro. Co-adviser: Samuel Cordeiro Vitor Martins.

Abscisic acid (ABA) is an important plant hormone that controls many physiological processes throughout plant life cycle such as seed development, plant growth and reproduction. Due to the importance of ABA to plant growth and development, in the first chapter aimed to determine the changes occasioned by ABA in growth, production and grain nutritional quality of rice plants. The second chapter, the aim was to determine the effects occasioned by ABA in growth and primary metabolism of rice seedling roots. ABA was able to decrease height of rice plants, but increased the number of tillers and the number of leaves of plants. The application of fluridone, ABA biosynthesis inhibitor, did not have significant changes in growth of rice plants when compared to control. ABA treatment increased the photosynthetic capacity and water usage efficiency (UEA) besides reduced stomatal conductance (gs). ABA, like fluridone, changed the primary metabolism more in the leaves than in the roots. Despite decreased the percentage of filled grains, the plants treated with ABA produced more grains due to the increased number of tillers when compared with control plants. ABA treated plants increased the concentrations of phosphorus, iron, copper and zinc in grains, besides the higher concentration of soluble sugars and starch comparing with control. The treatment with fluridone alone only changed the concentration of phosphorus and total proteins in grains. The main effects of ABA in root growth of rice seedlings were in decreased primary root growth, fewer lateral roots and increased root diameter. Great part of the inhibitory effects regulated by ABA were reversed adding 1,4-diazabicyclo[2,2,2]octane (DABCO), a reactive oxygen species scavenger (ROS). Furthermore, ABA strongly changed the primary metabolism of shoot and root of rice seedlings and also increased the activity of catalase and auxin concentration in the roots. The utilization of DABCO did not reverse the negative effects promoted by ABA in the shoots like in the roots. The results indicates that great part of the inhibitory effects of ABA, mainly in the roots, are occasioned by inducing the production of ROS. Thus, the study presents new results of the effects of ABA in growth, production and nutritional quality of rice plants.

Keywords: Keywords: *Oryza sativa*; Plant hormone; Primary metabolism;

Nutritional quality; Grain yield.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	10
Referências.....	15
CAPÍTULO 1 – EFEITO DO ÁCIDO ABCSÍCICO NO CRESCIMENTO, NA PRODUÇÃO E NA QUALIDADE DOS GRÃOS DE PLANTAS DE ARROZ	20
Resumo	20
Abstract.....	21
1. Introdução.....	22
2. Material e métodos	25
2.1 Material vegetal e condições de cultivo	26
2.2 Crescimento	27
2.3 Trocas gasosas e pigmentos fotossintéticos	27
2.4 Análises bioquímicas.....	28
2.5 Quantificação de ABA	29
2.6 Determinação de parâmetros de produção	29
2.7 Quantificação de minerais.....	30
2.8 Análise estatística	30
3. Resultados.....	31
3.1 O ABA altera o padrão morfológico das plantas de arroz.....	31
3.2 O tratamento com ABA provocou alterações significativas nos parâmetros de trocas gasosas	32
3.3 Influência do ABA no metabolismo primário	33
3.4 ABA e a produção de arroz	35
3.5 ABA induz alterações na qualidade nutricional dos grãos de arroz.....	35
4. Discussão	37
5. Conclusão.....	42
Referências.....	43
Figuras.....	50
Dados suplementares.....	56
CAPÍTULO 2 – ALTERAÇÕES NO CRESCIMENTO E NO METABOLISMO PRIMÁRIO DA RAIZ DE PLÂNTULAS DE ARROZ (<i>Oryza sativa</i> L.) EM RESPOSTA AO ÁCIDO ABCSÍCICO.....	59

Resumo	59
Abstract.....	60
1. Introdução.....	60
2. Material e métodos	64
2.1 Material vegetal e condições de crescimento	64
2.2 Análise do sistema radicular	64
2.3 Análise bioquímica	65
2.4 Ensaio com azul de nitrotetrazólio	65
2.5 Atividade da catalase	66
2.6 Quantificação de auxina	66
2.7 Análise estatística.....	66
3. Resultados.....	67
3.1 O ABA restringe o crescimento radicular.....	68
3.2 O 1,4-diazabicyclo[2,2,2]octano (DABCO) mitiga os efeitos inibitórios provocados pelo ABA na raiz	68
3.3 O ABA altera o metabolismo primário das plântulas de arroz	69
3.4 Localização de O_2^- , atividade da catalase e concentração de auxina na raiz.....	70
4. Discussão	71
5. Conclusão.....	75
Referências.....	75
Figuras.....	80
Dados Suplementares	84
CONCLUSÃO GERAL.....	87

INTRODUÇÃO GERAL

Os hormônios (ácido abscísico - ABA -, ácido salicílico, auxina, brassinosteróide, citocinina, estrigolactona, etileno, giberelina e jasmonato) são versáteis compostos de sinalização que regulam os processos de crescimento, desenvolvimento e a resposta das plantas a estresse biótico e abiótico (Waadt, 2020; Qin et al., 2021). O ABA foi descoberto na década de 60 e acreditava-se que o hormônio tinha como papel primordial promover a abscisão de folhas de algodão (Cutler et al., 2010). O ABA é considerado um ácido fraco, do grupo dos terpenos e possui 15 carbonos na sua composição (Berli et al., 2022). Nas plantas há várias formas do ABA que podem ser ativas e inativas, no entanto a forma ativa natural mais importante é a (S)-cis-ABA (Finkelstein, 2013). O hormônio é produzido em todas as plantas e os primeiros passos para a biossíntese ocorrem nos plastídios e as reações finais transcorrem no citosol (Sano e Marion-Poll, 2021). O ABA pode ser transportado a curta e longa distância sendo capaz de exercer função por toda planta (Zhang et al., 2021).

Por ser um ácido fraco ($pK_a = 4,7$), grande parte do ABA está na forma protonada (ABA-H) no apoplasto ($pH \sim 5,0$) e atravessa a membrana por difusão (Boursiac et al., 2013). No simplasto, onde o pH é básico ($pH \sim 7,0$), o ABA encontra-se predominantemente na forma iônica (ABA^-) e necessita de transportadores para o efluxo (Boursiac et al., 2013). Embora o influxo de ABA predomine na forma passiva, os transportadores de ABA auxiliam o transporte em condições em que difusão esteja limitada (Windsor et al., 1992). Os transportadores *adenosine triphosphate-binding cassette* (ABC) são proteínas de membrana responsáveis pelo efluxo e influxo de várias moléculas (Kuromori e Shinozaki, 2010; Zhou et al., 2024). Os transportadores

ABCG16 e ABCG25 são responsáveis pelo efluxo e influxo de ABA, respectivamente (Zhou et al., 2024). O ABA é transportado das folhas para as raízes, assim como das raízes para a parte aérea via xilema e floema (McAdam et al., 2016). Dentre as principais funções do hormônio nas plantas estão a dormência e inibição da germinação de sementes, amadurecimento de frutos, divisão e expansão celular, fechamento estomático e florescimento (Finkelstein, 2013). A concentração do ABA aumenta especialmente em condições de estresse como alta salinidade, baixa disponibilidade de água e alta temperatura (Kishor et al., 2022). Nestas circunstâncias, genes associados com enzimas da biossíntese de ABA como zeaxantina epoxidase (ZEP), aldeído oxidase (AAO) e a 9-cis-epóxi-carotenoide-deioxygenase (NCED) são regulados positivamente (Aslam et al., 2022).

Um dos principais processos controlado pelo ABA é o fechamento estomático. As plantas necessitam responder rapidamente aos estresses e o acúmulo de ABA nas folhas ocasiona o fechamento dos estômatos para prevenir a perda de água de modo excessivo (Bharath et al., 2021). A indução do fechamento estomático provocado pelo ABA pode ocorrer por uma via que aumenta a concentração citosólica de Ca^{2+} nas células guardas e outra independente de Ca^{2+} (Siegel et al., 2009). O ABA induz um aumento na concentração de espécies reativas de oxigênio (EROs) que ativa canais de influxo de Ca^{2+} que permitem proteínas sensoras ativarem canais de efluxo de K^+ e Cl^- nas células guarda para diminuir o potencial hídrico e provocar o fechamento dos estômatos (Chen et al., 2019). Na via independente de Ca^{2+} , o ABA ativa a proteína *Open Stomata1* (OST1) que promove o efluxo de malato²⁻, Cl^- e K^+ , além de inibir o influxo de K^+ , para induzir a redução do potencial hídrico das células-guarda e, conseqüentemente, o fechamento estomático (Chen et al., 2019).

O ABA também exerce papel importante durante a fase de desenvolvimento dos grãos (Kishor et al., 2022). Os grãos necessitam adquirir uma série de características (e.g., dormência e tolerância a dessecação) para completarem a maturação (Ali et al., 2022). No início do desenvolvimento, o ABA sintetizado nas folhas é transportado para o grão e desempenha papel crucial no seu desenvolvimento (Frey et al., 2004). Durante a maturação, o hormônio é produzido pelo próprio embrião sendo fundamental na síntese de proteínas de armazenamento, indução da dormência, tolerância a dessecação e acúmulo de açúcares e compostos antioxidantes (Ali et al., 2022). Durante o processo de senescência a síntese de ABA aumenta e estimula a mobilização dos nutrientes dos tecidos fonte para os grãos para assegurar a reprodução (Wang et al., 2024). O ABA não apenas intensifica o transporte para a remobilização das reservas, como também aumenta a atividade de enzimas do metabolismo do açúcar, intensificando a taxa de enchimento de grãos (Yang et al., 2002). Em cereais, o ABA está envolvido em múltiplos processos fisiológicos que intensifica o enchimento de grãos que inclui a sinalização de açúcar, descarregamento de assimilados, aumento da expressão de genes de proteínas envolvidas no metabolismo de carbono e nitrogênio (Wang et al., 2015).

O ABA, assim com todos os outros hormônios, possui a capacidade de regular a arquitetura da raiz (Harris, 2015). O sistema radicular das plantas de arroz (*Oryza sativa* L.) é composto por três tipos principais de raízes: as raízes seminais, que surgem da semente; as raízes da coroa, que se originam do caule; e as raízes laterais, que se desenvolvem a partir das raízes seminais (Atkinson et al., 2014). O ABA pode desempenhar papel para estimular ou inibir o crescimento da raiz dependendo da concentração do hormônio, do tipo de raiz e da espécie vegetal (Qin et al., 2023; Harris, 2015). O ABA pode controlar o desenvolvimento de toda raiz, desde a

emergência, ativação do meristema, até a divisão e expansão celular (Harris, 2015). Em condições de baixo potencial hídrico, ABA acumula nas raízes e direciona o crescimento da raiz principal para regiões do solo que contém água (hidrotropismo) (Waadt, et al., 2022). Ademais, o ABA juntamente com a auxina são importantes na inibição do desenvolvimento de raízes laterais em áreas do solo que não contém água (*xerobanching*) (Dinnyeny, 2019). A regulação do crescimento radicular através do ABA não ocorre de maneira independente, mas, sim, em interação com uma rede complexa de outros compostos (Qin et al., 2023). A inibição do crescimento induzida pelo ABA envolve, ao menos, a participação da auxina, etileno e espécies reativas de oxigênio (Sun et al., 2018; Huang et al., 2022; Qin et al., 2022)

Muitos processos fisiológicos, como o crescimento radicular e desenvolvimento do grão, são coordenados pelos hormônios e podem impactar a produção das espécies cultivadas (Wilkinson et al., 2012). As plantas estão submetidas às condições de estresse recorrentes ao longo do cultivo e em condições mais severas não conseguem produzir a quantidade de fotoassimilados necessários para atingir uma boa produção (Albacete et al., 2014). O ABA, particularmente, desempenha um papel fundamental nas respostas aos estresses e processos fisiológicos que permitem a adaptação das plantas as condições adversas que podem afetar a produção (Chaudhry e Sidhy, 2021). A instabilidade climática e baixa disponibilidade de áreas agricultáveis são desafios para o aumento da produção das espécies cultivadas ao redor do mundo (Mathan et al., 2016). Em vista disso, há uma grande preocupação atualmente se a produção vegetal irá conseguir suprir a crescente demanda populacional que coloca em risco a segurança alimentar (Wani et al., 2016). Entre as mais de 50 mil plantas comestíveis disponíveis, mais da metade das calorias

consumidas no mundo são fornecidas por apenas três espécies graníferas (arroz, milho e trigo) (Zhang et al., 2022).

O arroz destaca-se por ser uma das principais espécies cultivadas no mundo e consiste como base da alimentação para grande parte da população (Fukagawa e Ziska, 2019). Os cultivos de arroz envolvem o plantio de duas principais subespécies: a *indica* e a *japonica* (Campbell et al., 2020). A domesticação da espécie começou a partir do arroz vermelho selvagem (*Oryza rufipogon*) há aproximadamente 9000 anos quando os seres-humanos começaram a cultivá-lo na região da China e Índia (Callaway, 2014). Ademais, o arroz pode ser cultivado em várias condições climáticas e adapta-se bem a ambientes secos e úmidos e de baixa e alta altitude (Wasaya et al., 2022). A espécie está na segunda posição em termos de área plantada mundialmente (Wasaya et al., 2022). O Departamento de Agricultura dos Estados Unidos (USDA) prevê que a colheita de arroz em 2024 seja por volta de 523 milhões de toneladas, um aumento de 0.8% em relação ao ano anterior (USDA, 2023). A espécie é cultivada em mais de 100 países com grande parte da produção concentrada na região asiática (Mohidem et al., 2022). Em regiões de clima tropical, subtropical, continental e temperado cultiva-se aproximadamente 49 milhões de hectares de arroz (Ijaz et al., 2023). O Brasil é o décimo primeiro país que mais produz arroz no mundo, com produção em torno de 10 milhões de toneladas por ano (Companhia Nacional de Abastecimento - CONAB, 2024; Mohidem et al., 2022). Embora o arroz seja amplamente produzido, projeta-se um aumento na demanda no futuro próximo devido ao crescimento populacional, que exigirá maior produtividade (Wasaya et al., 2022).

Considerando que o arroz é uma das principais espécies cultivadas globalmente, é necessário abordar as limitações na produção causadas pela

instabilidade climática e a crescente demanda de alimento resultada pelo aumento populacional. Esses problemas ressaltam a necessidade de investigar novas estratégias para o aumento da produtividade. Além do mais, a análise dos impactos negativos que limitam o desenvolvimento das plantas não só contribui para uma compreensão mais aprofundada dos mecanismos envolvidos, como também ajuda a desenvolver formas de superá-los. Uma vez que o ABA é um importante hormônio que regula diversos processos fisiológicos e de desenvolvimento das plantas, examinar seu impacto na cultura do arroz torna-se indispensável. A presente tese está dividida em dois capítulos. O primeiro capítulo procurou investigar os efeitos do ABA no crescimento, trocas gasosas, metabolismo primário, produção e o impacto na qualidade nutricional dos grãos de plantas de arroz. O segundo capítulo investigou os efeitos do ABA no crescimento da raiz de plântulas de arroz.

Referências

- ALBACETE, A. A.; MARTÍNZES-ANDÚJAR, C.; PÉREZ-ALFOCEA, F. Hormonal and metabolic regulation of source-sink relations under salinity and drought: from plants survival to crop yield stability. **Biotechnology Advances**, v. 32, p. 12-30. 2014. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2013.10.005>
- ALI, F.; QANMBER, G.; LI, F.; WANG, Z. Updated role of ABA in seed maturation, dormancy, and germination. **Journal of Advanced Research**, v. 35, p. 199-214, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jare.2021.03.011>
- ASLAM, M. M.; WASEEM, M.; JAKADA, B. H.; OKAL, E. J.; ELI, Z.; SAQIB, H. S. A.; YUAN, W.; XU, W.; ZHANG, Q. Mechanisms of abscisic acid-mediated drought stress responses in plants. **International Journal of Molecular Science**, v.23, p. 1-21, 2022. <https://doi.org/10.3390/ijms23031084>
- ATKINSON, J. A.; RASMUSSEN, A.; TRAINI, R.; VOSS, U.; STURROCK, C.; MOONEY, S. J.; WELLS, D. M.; BENNETT, M. J. Branching out in roots: uncovering form, function, and regulation. **Plant Physiology**, v. 166, p. 538-550, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.114.245423>
- BERLI, F.; PICCOLI, P.; BOTTINI, R. Abscisic acid and fruit ripening: it's role in grapevine acclimation to the environment, a case of study. IN: GUPTA, D.; CORPAS,

F. J. **Hormones and Plant Response**, v. 1, p. 191-209, 2022. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-030-77477-6_8

BHARATH, P.; GAHIR, S.; RAGHAVENDRA, A. S. Abscisic acid-induced stomatal closure: an important component of plant defense against abiotic and biotic stress. **Frontiers in Plant Science**, v. 12, p. 1-18, 2021. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.615114>

BOURSIAC, Y.; LÉLAN, S.; CORRATGÉ-FAILLIE, C.; GOJON, A.; KROUK, G.; LACOMBE, B. ABA transport and transporters. **Trends in Plant Sciences**, v. 18, p. 325-333, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2013.01.007>

CALLAWAY, E. Domestication: the birth of rice. **Nature**, v. 524, p. 58-59, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1038/514S58a>

CAMPBELL, M. T.; DU, Q.; LIU, K.; SHARMA, S.; ZHANG, C.; WALIA, H. Characterization of the transcriptional divergence between the subspecies of cultivated rice (*Oryza sativa*). **BMC Genomics**, v. 21, p. 1-16, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12864-020-06786-6>

CHEN, K.; LI, G. J.; BRESSAN, R. A.; SONG, C. P.; ZHU, J. K.; ZHAO, Y. Abscisic acid dynamics, signaling, and functions in plants. **Journal of Integrative Plant Biology**, v. 62, p. 25-54, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1111/jipb.12899>

COMPAINHA NACIONAL DE ABASTECIMENTO (CONAB). **Acompanhamento da Safra Brasileira, Grãos: Safra 2021/22 10º levantamento**, julho, v. 9, n. 12, 2024.

CUTLER, S. R.; RODRIGUEZ, P. L.; FINKELSTEIN, R. R.; ABRAMS, S. R. Abscisic acid: emergence of a core signaling network. **Annual Review of plant biology**, v. 61, p. 651-679, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042809-112122>

CHAUDHRY, S.; SIDHU, G. P. S. Climate change regulated abiotic stress mechanisms in plants: a comprehensive review. **Plant Cell Reports**, v. 41, p. 1-31, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00299-021-02759-5>

DINNENY, J. R. Developmental responses to water and salinity in root systems. **Annual Review of Cell and Developmental Biology**, v. 35, p. 239-257, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1146/annualreviews.org>

FINKELSTEIN, R. R. Abscisic acid synthesis and response. In: **Arabidopsis Book**, v. 11, p. 1-36, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1010.1199/tab.0166>

FREY, A.; GODIN, B.; BONMET, M.; SOTTA, B.; MARION-POLL, A. Maternal synthesis of abscisic acid controls seed development and yield in *Nicotiana glumbaginifolia*. **Planta**, v. 218, p. 958-964, 2004. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00425-003-1180-7>

FUKAGAWA, N. K.; ZISKA, L. H. Rice: Importance for global nutrition. **Journal of Nutritional Science and Vitaminology**, v. 65, p. 2-3, 2019. DOI: <https://doi.org/10.3177/nsv.65.S2>

HARRIS, J. Abscisic acid: hidden architect of root system structure. **Plants**, v. 4, p. 548-572, 2010. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants4030548>

IJAZ, U.; AHMED, T.; RIZWAN, M.; NOMAAN, M.; SHAH, A. A.; AZEEM, F.; ALAHARBY, H. F.; BAMAGOOS, A. A.; ALHARBI, B. M.; ALI, S. Rice straw based silicon nanoparticles improve morphological and nutrient profile of rice plants under salinity stress by triggering physiological and genetic repair mechanism. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 201, p. 1-11, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2023.107788>

KISHOR, P. B. K.; TIOZON JUNIOR, R. N.; FERNIE, A. R.; SREENIVASULU, N. Abscisic acid and its role in the modulation of plant growth, development, and yield stability. **Trends in Plant Science**, v. 27, p. 1283-1295, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2022.08.013>

KUROMORI, T.; SHINOZAKI, K. ABA transport factors found in *Arabidopsis* ABC transporters. **Plant Signaling & Behavior**, v. 5, p. 1124-1126, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas0912516107>

MATHAN, J.; BHATTACHARYA, J.; RANJAN, A. Enhancing crop yield by optimizing plant developmental features. **Development**, v. 143, p. 3283-3294, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1242/dev.134072>

MCADAM, S. A. M.; MANZI, M.; ROSS, J. J.; BRODRIBB, T. J.; GÓMEZ-CADENAS, A. Uprooting an abscisic acid paradigm: shoots are the primary source. **Plant Signaling & Behavior**, v. 11, p. 1-2, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1080/15592324.2016.1169359>

MOHIDEM, N.; A.; HASHIM, N.; SHAMSUDIN, R.; MAN, H. C. Rice for food security: revisiting its production, diversity, rice milling process and nutrient content. **Agriculture**, v. 12, p. 1-28, 2022. DOI: <https://doi.org/10.3390/agriculture12060741>

QIN, H.; WANG, J.; ZHOU, J.; QIAO, J.; LI, Y.; QUAN, R.; HUANG, R. Abscisic acid promotes auxin biosynthesis to inhibit root elongation in rice, v. 191, p. 1953-1967, 2023. **Plant Physiology**. DOI: <https://doi.org/10.1093/plphys/kiac586>

QIN, P.; ZHANG, G.; HU, B.; WU, J.; CHEN, W.; REN, Z.; LIU, Y.; XIE, J.; YUAN, H.; TU, B.; MA, B.; WANG, Y.; YE, L.; LI, L.; XIANG, C.; LI, S. Leaf-derived ABA regulates rice seed development via a transporter-mediated and temperature-sensitive mechanism. **Science Advances**, v. 7, p. 1-12, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1126/sciadv.abc8873>

SANO, N.; MARON-POLL, A. ABA metabolism and homeostasis in seed dormancy and germination. **International Journal of Molecular Science**, v. 22, p. 1-26, 2021. DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms22105069>

SIEGEL, R. S.; XUE, S.; MURATA, Y.; YANG, Y.; NISHIMURA, N.; WANG, A.; SCHROEDER, J. I. Calcium elevation- and attenuated resting calcium-dependent abscisic acid induction of stomatal closure and abscisic acid-induced enhancement of calcium sensitivities of S-type anion and K⁺ channels in Arabidopsis guard cells. **Plant Journal**, v. 59, p. 207-220, 2009. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313.2009.0387.x>

SUN, L. R.; WANG, Y. B.; HE, S. B.; HAO, F. S. Mechanisms for abscisic acid inhibition of primary root growth. **Plant Signaling & Behavior**, v. 13, p. 1-4, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1080/15592324.2018.1500069>

UNITED STATES DEPARTMENT OF AGRICULTURE (USDA). Rice Outlook: August 2023. **Economic Research Service**, p. 1-23, 2023.

YANG, J.; ZHANG, J.; WANG, Z.; ZHU, Q.; LIU, L. Abscisic acid and cytokinin in the root exudates and leaves and their relationship to senescence and remobilization of carbon reserves in rice subjected to water stress during grain filling. **Planta**, v. 215, p. 645-652, 2002. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00425-002-0789-2>

WAADT, R. Phytohormone signaling mechanisms and genetic methods for their modulation and detection. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 57, p. 31-40, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2020.05.011>

WAADT, R.; SELLER, C. A.; SHU, P. K.; TAKAHASHI, Y.; MUNEMASA, S.; SCHROEDER, J. I. Plant hormone regulation of abiotic stress responses. **Nature Reviews Molecular Cell Biology**, 23, p. 680-694, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41580-022-00501-x>

WANG, J. D.; WANG, J.; HUANG, L. C.; KAN, L. J.; WANG, C. X.; XIONG, M.; ZHOU, P.; ZHOU, L. H.; CHEN, C.; ZHAO, D. S.; FAN, X. L.; ZHANG, C. Q.; ZHOU, Y.; ZHANG, L.; LIU, Q. Q.; LI, Q. F. ABA-mediated regulation of rice grain quality and seed dormancy via the NF-YB1-SLRL2-bHLH144Module. **Nature Communications**, v. 15, p. 1-16, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41467-024-48760-w>

WANG, Z.; XU, Y.; CHEN, T.; ZHANG, H.; YANG, J.; ZHANG, J. Abscisic acid and the key enzymes and genes in sucrose-to-starch conversion in rice spikelets in response to soil drying during grain filling. **Planta**, p. 1-17, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00425-015-2245-0>

WANI, S. H.; KUMAR, V.; SHRIRAM, V.; SAH, S. K. Phytohormones and their metabolic engineering of abiotic stress tolerance in crop plants. **The Crop Journal**, v. 4, p. 162-176, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cj.2016.01.010>

WASAYA, A.; YASIR, T. A.; SARWAR, N.; REHMAN, A.; MUBEEN, K.; RAJENDRAN, K.; HADIFA, A.; SABAGH, A. E. L. Climate change and global rice security. In: SARWAR, N.; REHMAN, A.; HASANUZZAMN, M. **Modern Techniques of rice Crop Production**, p. 13-26, 2022. DOI: https://doi.org/10.1007/978-981-16-4955-4_2

WINDSOR, M. L.; MILBORROW, B. V.; MCFARLANE, I. J. The uptake of (+)-S and (-)-R-abscisic acid by suspension culture cells of hopbush (*Dodonaea viscosa*). **Plant Physiology**, v. 100, p. 54-62, 1992. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.100.1.54>

WILKINSON, S.; KUDOYAROVA, G. R.; VESELOV, D. S.; ARKHIPOVA, T. N.; DAVIES, W. J. Plant hormone interactions: innovative targets for crop breeding and management. **Journal of Experimental Botany**, v. 63, p. 3499-3509, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/ers148>

ZHANG, Y.; KILAMBI, H. V.; LIU, J.; BAR, H.; LAZARY, S.; EGBARIA, A.; RIPPER, D.; CHARRIER, L.; BELEW, Z. M.; WULFF, N.; DAMODARAN, S.; NOUR-ELDIN, H. H.; AHARONI, A.; RAGNI, L.; STRADER, L.; SADE, N.; WEISTAIN, R.; GEISLER, M.; SHANI, E. ABA homeostasis and long-distance translocation are redundantly regulated by ABCG ABA importers. **Science Advances**, v. 7, p. 1-17, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1126/sciadv.abf6069>

ZHANG, Z.; ZHANG, J.; LU, P.; WU, B.; LIU, M.; GAO, J.; WANG, C.; BAI, K.; GUO, G. Six underutilized grain crops for food and nutrition in China. **Plants**, v. 11, p. 1-20, 2022. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants11192451>

ZHOU, Y.; WANG, Y.; ZHANG, D.; LIANG, J. Endomembrane-biased dimerization of ABCG16 and ABCG25 transporters determines their substrate selectivity in ABA-regulated plant growth and stress responses. **Molecular Plant**, v. 17, p. 478-495, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.molp.2024.02.005>

CAPÍTULO I

Efeito do ácido abscísico no crescimento, na produção e na qualidade dos grãos de plantas de arroz

Resumo

O ácido abscísico (ABA) é um dos principais hormônios vegetais e amplamente estudado por seu papel fundamental nos processos de crescimento e desenvolvimento das plantas. Estudos recentes destacam o potencial do ABA na regulação da relação fonte-dreno, podendo aumentar a produção de plantas de arroz. Assim, o presente estudo tem como hipótese que o ABA é capaz de modificar o metabolismo primário e aumentar a produção de plantas de arroz. O objetivo do trabalho foi examinar o efeito do ABA no desenvolvimento vegetativo e reprodutivo das plantas de arroz bem como na qualidade dos grãos. As plantas de arroz da cultivar IRGA 424 RI (subsp. *indica*) foram tratadas com água destilada (água), ABA, fluridona e ABA + fluridona em condições de casa de vegetação. O tratamento com ABA reduziu a altura das plantas, mas aumentou o número de folhas, perfilhos e biomassa de folha e raiz quando comparadas com as plantas do controle. O ABA aumentou a assimilação líquida de CO₂ (A), apesar de diminuir a condutância estomática (g_s) e a concentração interna de CO₂ (C_i). O tratamento com ABA aumentou a concentração de açúcares nas folhas apesar da menor concentração de proteínas em relação ao controle. A fluridona, por outro lado, diminuiu a concentração dos açúcares e aumentou a concentração de proteínas nas folhas em comparação ao controle. Ademais, as plantas tratadas com ABA produziram mais panículas e grãos por planta, porém diminuiu a porcentagem de grãos cheios em comparação as plantas controle. Apesar disso, as plantas ainda produziram mais massa de grãos em comparação ao controle. As plantas tratadas com ABA acumularam mais amido nos grãos, além de aumentar a concentração de alguns micronutrientes (Fe, Cu e Zn) quando comparadas com os demais tratamentos. Os resultados mostram que as plantas de arroz tratadas com ABA apresentaram mudança no padrão morfológico e melhorias nos parâmetros de trocas gasosas que proporcionaram as plantas um aumento de produção de grãos. Ademais, o tratamento com ABA aumentou a qualidade dos grãos das plantas de arroz, especialmente em alguns minerais.

Palavras-chave: hormônio; fotossíntese; relação fonte e dreno; *Oryza sativa*; produção de grãos

Abscisic acid effects on growth, grain yield and quality of rice plants

Abstract

Abscisic acid (ABA) is one of the major plant hormones and one of the most studied due to the fundamental role in plant growth and physiological processes. Recently, some works describes a positive regulation of ABA in source-sink relationship, being able to increase rice grain yield. Thus, the present study has the hypothesis that ABA is capable of change primary metabolism and increase rice plants production. The aim of the study was to examine the effects of ABA treatment in development and reproductive of rice plants and also the grain quality. The rice plants cultivar IRGA 424 RI (subsp. *indica*) were treated with water (control), ABA, fluridone and ABA + fluridone in a greenhouse condition. ABA treatment decreased plants height, but increased the number leaves, tillers and leaf and root biomass when compared to control plants. ABA increased net CO₂ assimilation (A), despite decreased stomatal conductance (g_s) and internal CO₂ concentration (C_i). ABA treatment increased the sugars concentrations in the leaves despite decreased the lower concentrations of proteins comparing to control. On the other hand, fluridone decreased the sugars concentration and increased the proteins concentration in the leaves comparing to control. Furthermore, ABA treated plants produced more panicles and grains per plant, but decreased the filled grains percentage when compared to control plants. Nonetheless, still produced more weight of grains per plant comparing to control. Plants treated with ABA accumulated more starch in the grains, besides the increased concentration of some micronutrients (Fe, Cu and Zn) when compared to the other treatments. The results show a change in morphological standard of rice plants under ABA treatment and an improvement in gas exchange parameters to support the increase of panicle and grain. Furthermore, ABA treatment increased grains quality of rice plants, especially some micronutrients.

Keywords: hormone; photosynthesis; source-sink relationship; *Oryza sativa*; grain production.

1. Introdução

O arroz é um alimento básico para uma grande parte da população mundial por ser uma boa fonte de carboidratos, calorias e nutrientes (Li et al., 2019). O arroz fornece mais de 20% das calorias consumidas ao redor do mundo e a porcentagem é ainda superior nos países asiáticos (Fukagawa e Ziska, 2019). Considerando o aumento da população e a instabilidade climática, a segurança alimentar tornou-se uma preocupação crescente (Yang e Zhang, 2010). Recentemente, a produtividade das plantas cultivadas, principalmente das culturas graníferas, não vem crescendo como a expectativa dos analistas e os agricultores encontram desafios para atingir altas produtividades devido a fatores limitantes como a baixa pluviosidade (Fan et al., 2011). Nos países que mais produzem arroz (e.g., China, Japão, Indonésia e Coréia do Sul), a produtividade permanece sem aumentos consideráveis nas últimas duas décadas (Qian et al., 2016). Na segunda metade do século passado, a produção aumentou devido a utilização de insumos agrícolas (e.g., fertilizantes e agroquímicos) e a novas técnicas de manejo (Reynolds et al., 2020). Um potencial alvo na agricultura moderna é aumentar a produtividade através do melhoramento genético, podendo alterar a síntese e sinalização de hormônios que regulam o crescimento e a fisiologia da planta (Reynolds et al., 2020).

O ácido abscísico (ABA) é um dos principais hormônios das plantas e um dos efeitos mais estudados é o fechamento estomático para inibir a perda de água de forma excessiva (Kishor et al., 2022). O ABA é o principal hormônio na resposta ao estresse, pode ser sintetizado tanto na parte aérea quanto na raiz e ser transportado

pelo xilema e floema por toda planta (Manzi et al., 2015; Zhou et al., 2024). O conhecimento dos efeitos dos hormônios nas plantas pode ajudar a desenvolver estratégias para melhorar as respostas das plantas a condições de estresse e aumentar a produção (Serres et al., 2019). Neste sentido, o ABA possui a capacidade de aumentar a remobilização de reservas das folhas para os grãos em plantas de arroz (Islam et al., 2019). Alguns estudos têm associado o ABA a alterações positivas na produção e no metabolismo primário das folhas e grãos (Islam et al., 2019; Chen et al., 2019b). Algumas culturas não atingem o máximo potencial produtivo por limitações na fixação e transporte de carbono das folhas para os grãos, um problema na relação fonte-dreno (Furbank et al., 2009). A sacarose produzida nas folhas bandeira representa uma grande porcentagem dos carboidratos alocados nos grãos durante os estádios de enchimento (Scofield et al., 2007). Os trabalhos de Chen et al., (2019b) e Islam et al. (2019) mostram que o ABA pode aumentar a expressão de genes relacionados com o metabolismo de carbono e com o transporte de sacarose das folhas para os grãos e melhorar a alocação de assimilados nos grãos em desenvolvimento. Ademais, o ABA desempenha papel crucial em diversos processos celulares, fundamentais para o desenvolvimento vegetal (Yoshida et al., 2019).

Apesar da associação do ABA com a inibição do crescimento das plantas (Milborrow, 1974; Nambara, 2017), as respostas mediadas pelo hormônio são dependentes do tecido e órgão da planta, concentração, estágio de desenvolvimento e condições do ambiente (Humplik et al., 2017). Ademais, o ABA pode influenciar a sinalização de outros hormônios que também controlam o desenvolvimento vegetativo e reprodutivo das plantas (Brookbank et al., 2021). O ABA pode interagir com a auxina, citocinina, giberelina e etileno, afetando, assim, o crescimento da parte aérea e radicular (Brookbank et al., 2021). Durante a “Revolução Verde” cultivares anãs foram

selecionadas por apresentarem alto o índice de colheita, plantas de menor tamanho, ciclo de cultivo reduzido e maior facilidade de colheita (Chen et al., 2019a). Estas modificações devem-se principalmente a mutações na biossíntese e sinalização hormonal (Sasaki et al., 2002). A redução da altura das plantas e o aumento do número de perfilhos, devido à redução na biossíntese de giberelina, foram explorados com o objetivo de aumentar a produção do arroz (Kishor et al., 2022).

Em plantas de cevada e trigo, o ABA em elevada concentração está associado ao aumento da formação de perfilhos (Wang et al., 2018; Bai et al., 2024). Uma maior concentração de ABA diminui a biossíntese de estrigolactona, hormônio responsável por regular a ramificação, e aumentar o número de perfilhos (Borghini et al., 2016). Ambos hormônios, ABA e estrigolactona, compartilham *trans*- β -caroteno como precursor em suas rotas de síntese (Wang et al., 2018). Além disso, um estudo com plantas mutantes de tomate deficientes na síntese de ABA mostrou que a incapacidade de reter água restringiu o crescimento, mas quando exposta a ambientes de alta humidade, não foram capazes de restaurar o crescimento mesmo com o mesmo potencial hídrico foliar das plantas selvagens (Humplík et al., 2017). Por outro lado, algumas plantas mutantes de biossíntese de ABA apresentam redução no crescimento, entretanto, o tratamento com ABA é capaz de restaurar o crescimento daquelas plantas (Finkelstein, 2013). Um grande progresso nos programas de melhoramento genético no século passado deveu-se a modificação nos padrões de crescimento para atingir maiores produtividades (Peng et al., 2008). No entanto, atualmente, é preciso integrar o conhecimento do melhoramento genético do passado com informações bioquímicas para atingir novas fronteiras na produção (Parida et al., 2022).

Alguns pesquisadores questionam se a produtividade e a qualidade nutricional das plantas cultivadas atualmente podem ser mantidas devido à instabilidade climática (Tester e Langridge, 2010). A qualidade de grãos de arroz pode ser classificada como um grupo de características como o cozimento, aparência, moagem e qualidades nutricionais (Zhao et al., 2022). Muitas plantas cultivadas, como as plantas graníferas, fornecem boa quantidade de carboidratos, no entanto não são uma boa fonte de nutrientes minerais essenciais para a alimentação humana (Yu e Tian, 2018). Alguns estudos tiveram como objetivo estudar a relação do ABA com o estresse abiótico, como a seca, salinidade e alta temperatura e o impacto nos aspectos moleculares e na produção (Vishwakarma et al., 2017; Yang et al., 2022). Vários trabalhos mensuram a influência dos hormônios no processo de enchimento de grão de arroz, mas não nas características nutricionais do grão (Liu et al., 2023; Qin et al., 2021). Portanto, é fundamental que o objetivo dos estudos não seja apenas em quantidade, mas também a qualidade, para garantir uma apropriada nutrição alimentar (Zsögön et al., 2021).

O ABA pode influenciar vários processos fisiológicos durante o desenvolvimento das plantas e a mudança do padrão morfológico pode impactar a produção e qualidade nutricional do arroz (Wang et al., 2024). No presente capítulo investigou-se a hipótese de que o ABA é capaz de controlar o crescimento, aumentar a produção e modificar o metabolismo primário e a qualidade nutricional de grãos de plantas de arroz. Como descrito acima, vários estudos têm como objetivo estudar relação do ABA com o desenvolvimento dos grãos de arroz, mas ainda carece de mais investigações sobre os efeitos deste hormônio na qualidade nutricional do arroz.

2. Material e métodos

2.1 Material vegetal e condições de cultivo

O experimento foi conduzindo em dois anos consecutivos em casa de vegetação em Viçosa, Minas Gerais, Brasil (20° 45'S, 42° 54'W, 650 metros de altitude). O primeiro experimento foi realizado de setembro de 2022 até janeiro de 2023. O segundo ocorreu de outubro de 2023 até fevereiro de 2024. As condições de germinação das sementes e crescimento inicial das plântulas de arroz (*Oryza sativa* L. subsp. indica "IRGA 424 RI") seguiram as descrições de Malheiros et al. (2019). Após 10 dias em solução nutritiva, as plântulas foram transplantadas para vasos de 10 litros contendo uma mistura de 1:1 (v/v) de solo e substrato comercial (Tropstrato HT, Mogi Mirim, Brasil). Os vasos com as plântulas foram mantidos em casa de vegetação com condição controlada de temperatura e iluminação natural. Os detalhes das medições de temperatura, umidade relativa e déficit de pressão de vapor (DPV) estão apresentados no material suplementar (Fig. S1, S2 e S3). Os dados climáticos mostram uma média de 23.7 °C, 0.75 kPa (DPV) e 79.5% de umidade relativa ao longo do primeiro experimento. Durante o segundo experimento os dados mostram uma média de temperatura de 26.5 °C, 1.06 kPa (DPV) e 76.7% de umidade relativa.

Os tratamentos foram aplicados semanalmente com 50 ml de solução a partir de 40 dias após o transplante (DAT), visto que plantas muito jovens possuem tecidos muito sensíveis ao ABA, o que pode causar efeito adverso no crescimento e desenvolvimento do arroz. As seguintes soluções foram aplicadas na parte aérea das plantas: água (controle), ABA (50 µmol – 2-cis,4-trans-ácido abscísico), fluridona (50 µmol) e ABA + fluridona. As soluções continham óleo tween-20 (0.05% v/v) e foram aplicadas ao fim do período diurno. Os vasos foram rotacionados toda semana para

evitar alguma vantagem ou desvantagem devido a posição na bancada da casa de vegetação. As variáveis de crescimento, trocas gasosas, Fluorescência da clorofila (chl) *a*, concentração de metabólitos e pigmentos fotossintéticos foram mensurados durante o estágio de enchimento de grãos (R6, 100 DAT) na folha bandeira. Ao final do ciclo as panículas foram colhidas e as variáveis de produção foram mensuradas assim como os minerais e nutrientes dos grãos.

2.2 Crescimento

A altura da planta foi medida com uma régua graduada da altura do solo até a folha mais alta. As folhas, caules e raízes foram mantidas em estufa a 70°C até atingir a massa seca constante. Assim foi possível determinar a massa seca das folhas, do caule e das raízes. A biomassa total foi composta pela soma das biomassas da folha, caule e raiz. O número de folhas e perfilhos foram determinados mediante contagem. A área foliar foi mensurada com um medidor de área foliar de bancada (LI-3100C, Li-Cor Inc., Lincoln, USA).

2.3 Trocas gasosas e pigmentos fotossintéticos

A quantificação das trocas gasosas e fluorescência da clorofila *a* foram realizadas nas folhas bandeiras das plantas de arroz durante o período de enchimento de grãos (100 DAT) utilizando um medidor de trocas gasosas de fluxo aberto com calibração cruzada (modelo LI-6400XT) equipado com fluorômetro (LI-6400-40, LICOR Inc., Lincoln, NE, USA). A assimilação líquida de CO₂ (*A*), condutância estomática ao vapor de água (*g_s*), concentração interna de CO₂ (*C_i*), e transpiração

(*E*) foram mensurados simultaneamente com a fluorescência da clorofila *a*. As quantificações foram conduzidas no período da manhã (9:00 às 11:00) e da noite (2 horas após o pôr do sol). Para as quantificações a temperatura do bloco foi configurada para 25°C, 410 $\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol}^{-1}$ ar e densidade de fluxo de fótons fotossintéticos de 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, com 10% de luz azul para otimizar a abertura estomática. A eficiência do uso da água (UAE) foi estimada dividindo a fotossíntese líquida (*A*) pela transpiração (*E*). Para o cálculo da fotorrespiração (*R_p*) foi utilizado a equação descrita por Martins et al. (2014). As curvas *A/C_i* foram obtidas em folhas bandeira durante o dia. A medição iniciou com a concentração de CO_2 ambiente (*C_a*) de 400 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ sob saturação de luz de 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (densidade de fluxo de fótons fotossintéticos). Após estabilização, a *C_a* foi diminuída gradualmente até 50 $\mu\text{mol CO}_2 \text{mol}^{-1}$ de ar. Posteriormente, a *C_a* retornou para 400 $\mu\text{mol CO}_2 \text{mol}^{-1}$ de ar, para restaurar o *A* inicial, e foi aumentada gradualmente até 1600 $\mu\text{mol CO}_2 \text{mol}^{-1}$ de ar. As curvas *A/C_i* foram formadas a partir de 12 diferentes pontos de *C_a*. Com base nas medições da curva *A/C_i*, foi calculado a taxa máxima de carboxilação da ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase (RuBisCO) (*V_{cm}*), a taxa máxima de carboxilação da RuBisCO limitada pelo transporte de elétrons (*J_{max}*) e o uso de triose fosfato (*TPU*). Correções devido a vazamentos de CO_2 dentro e fora da câmara da folha do LI-6400 foram realizadas, como descrito por Rodeghiero et al. (2007).

A concentração das clorofilas e carotenoides foram determinadas através de extratos obtidos de discos foliares da folha bandeira completamente expandidas durante o estágio de enchimento de grãos utilizando acetona (80%) de acordo com Lichtenthaler (1987).

2.4 Análises bioquímicas

As amostras da folha bandeira e raiz foram coletadas no estágio de enchimento de grão (100 DAT), colocadas em nitrogênio líquido e, posteriormente, armazenadas em -80°C até a análise. As amostras foram maceradas até formar um pó fino e uma fração das amostras de aproximadamente 60 mg foram pesadas para extração metanólica. As amostras foram levadas ao Termomix à 80°C por 20 minutos e centrifugados a 12000 g por 15 minutos. No sobrenadante foi determinado as concentrações de açúcares solúveis e aminoácidos totais. Na fração insolúvel foi determinado as concentrações de amido e proteínas totais. Para a determinação das concentrações de açúcares, aminoácidos, proteínas e aminoácidos, seguiu-se o protocolo descrito por Cross et al. (2006). A concentração de amido foi obtida como glicose equivalente, assim descrito por Hendricks et al. (2003).

2.5 Quantificação de ABA

As amostras da folha bandeira foram coletadas durante o estágio de enchimento de grãos (100 DAT), mantidas em nitrogênio líquido e, posteriormente, armazenadas em -80°C até a análise. A concentração de ABA foi determinada utilizando o método descrito por Müller e Munné-Bosch (2011) com pequenas modificações. As amostras foliares foram extraídas em metanol/isopropanol/ácido acético (20/19/1) contendo um padrão interno ($[^2\text{H}_6]$ ABA). O ABA foi identificado em um LC-MS/MS Agilent 1200 Infinity Series acoplado a um espectrômetro de massa do tipo triplo-quadruplo (QqQ) modelo 6430 (Agilent Technology, Palo Alto, CA, USA).

2.6 Determinação de parâmetros de produção

No estágio de maturação (120 DAT) as panículas foram coletadas e colocadas para secar em estufa a 70°C por 72 horas para secagem até atingir a massa constante. As panículas e grãos foram contados para determinar o número de grãos por planta, número de panículas por planta, porcentagem de grãos cheios e média de grãos por panículas. Os grãos de cada planta foram pesados para determinar a massa de grãos por planta, massa de 1000 grãos, média da massa de grãos por panícula (MMG). Para a obtenção do índice de colheita, as partes vegetativas das plantas de arroz (folhas, colmos e raízes) coletadas aos 120 DAT foram secas em estufa a 70°C por 72 horas e pesadas. A massa dos grãos foi dividida pela massa total das plantas (vegetativa + reprodutiva) para obter o índice de colheita.

2.7 Quantificação de minerais

Os grãos foram colhidos no estágio de maturação (120 DAT) colocados em estufa a 70 °C por 72 horas até atingir massa constante. As amostras foram maceradas, submetidas a digestão nitro-perclórica (10:1 v/v) e analisadas quanto às concentrações de N, P, K, Mg, Ca, S, Cu, B, Fe, Mn e Zn utilizando um espectrômetro de emissão óptica em plasma induzido (ICP-OES, Perkin-Elmer, Shelton, CT, USA) como descrito por Wheal et al. (2011).

2.8 Análise estatística

Os experimentos foram conduzidos em delineamento inteiramente casualizado com quatro tratamentos (controle, ABA, fluridona e ABA + fluridona). A unidade

experimental consistiu de quatro plantas por vaso e seis repetições por tratamentos. Os dados foram submetidos a análise de variância e as comparações entre médias foram feitas utilizando-se o teste de Tukey, em nível de 5% de probabilidade. Todas as análises foram realizadas com auxílio do Software R (versão 4.0.3).

3. Resultados

3.1 O ABA altera o padrão morfológico das plantas de arroz

Apenas o tratamento com ABA alterou o crescimento das plantas de arroz (Fig. 1a). O tratamento com ABA reduziu em 8% a altura das plantas em relação ao controle (Fig. 1b). No entanto, a fluridona e ABA + fluridona não afetaram a altura das plantas em relação ao controle (Fig. 1b). Apenas o tratamento com ABA aumentou significativamente o número de perfilhos (49%), número de folhas (25%) e área foliar total (67%) das plantas de arroz quando comparado ao controle (Fig. 1c, d, e). Sob tratamento com ABA, a biomassa foliar das plantas de arroz aumentou em 54% quando comparado com as plantas do controle (Fig. 1f). Por outro lado, o tratamento com fluridona e ABA + fluridona não alteraram significativamente o número de perfilho, número de folhas e área foliar das plantas, quando comparado com o controle. Não houve diferença significativa entre os tratamentos na biomassa caulinar das plantas (Fig. 1g). As plantas de arroz tratadas com ABA apresentaram um aumento de 25% na biomassa da raiz e de 31% na biomassa total em comparação com as plantas do controle (Fig. 1h, i). Por outro lado, os tratamentos com fluridona e ABA + fluridona não alteraram significativamente a biomassa da raiz e a biomassa total das plantas de arroz em comparação com o controle. A concentração de ABA na folha bandeira

aumentou significativamente em 48% nas plantas sob tratamento com ABA (Fig. 1j). Ademais, sob tratamento com fluridona, a concentração de ABA na folha bandeira das plantas diminuiu em 12%, porém não foi o suficiente para alterar significativamente em relação as plantas do controle (Fig. 1j). O tratamento com ABA+fluridona não diferenciou estatisticamente das plantas do tratamento controle.

3.2 O tratamento com ABA provocou alterações significativas nos parâmetros de trocas gasosas

A assimilação líquida de CO₂ (A) aumentou em 17% nas plantas tratadas com ABA em relação as plantas do controle (Fig. 2a). Por outro lado, a condutância estomática (g_s) das plantas tratadas com ABA diminuiu em 21% em relação as plantas do controle (Fig. 2b). Os tratamentos fluridona e ABA + fluridona não alteraram significativamente a A e g_s das plantas de arroz, quando comparado com as plantas controle (Fig. a-b). Ademais, a transpiração (E) das plantas tratadas com ABA reduziu em 17% em comparação com as plantas do controle (Fig. 1c). O tratamento com fluridona aumentou em 4,7% a E das plantas de arroz em comparação ao controle. Por outro lado, a combinação ABA + fluridona não alterou estatisticamente a E das plantas em comparação com o controle. Considerando que a A das plantas de arroz tratadas com ABA foi superior e a E inferior, em comparação com as plantas do controle, o uso eficiente da água (UEA) aumento em 52% (Fig. 2d). Os tratamentos com fluridona e ABA + fluridona não alteraram significativamente o UEA, quando comparado ao controle. A concentração interna de CO₂ (C_i) das plantas tratadas com ABA foi significativamente menor em relação as plantas do controle. No entanto, a adição de fluridona ao ABA resultou em uma C_i próxima das plantas controle (Fig. 2e).

Os tratamentos ABA e ABA + fluridona reduziram a fotorrespiração (R_p) das plantas de arroz em 26% e 19%, respectivamente, em comparação ao controle (Fig. 2f). A taxa máxima de carboxilação da RuBisCO (V_{cmax}) na folha bandeira das plantas tratadas com ABA aumentou em 25,9% em relação as plantas do controle (Fig. 2g). A taxa máxima de carboxilação da RuBisCO limitada pelo transporte de elétrons (J_{max}) na folha bandeira das plantas sob tratamento com ABA aumentou em 18% em relação ao controle (Fig. 2h). No entanto, os tratamentos com fluridona e ABA + fluridona não influenciaram significativamente a J_{max} das folhas das plantas de arroz. As plantas tratadas com ABA aumentaram em 20% o uso de triose-P (TPU) em comparação com as plantas do controle. Os tratamentos com fluridona e ABA + fluridona reduziram o TPU das plantas em comparação ao controle (Fig. 3i). Nenhuma diferença estatística entre os tratamentos foi observada na taxa de transporte de elétrons (ETR) na folha bandeira das plantas de arroz (Fig. 2j). As plantas tratadas com ABA aumentaram a concentração de clorofilas totais (Chl total) e carotenoides em comparação as plantas do controle (Fig. 2k-l). O tratamento com fluridona reduziu em 19% e 24% as concentrações de Chl total e carotenoides em comparação as plantas do controle (Fig. 2k-l).

3.3 Influência do ABA no metabolismo primário

Os efeitos dos tratamentos foram mais expressivos no metabolismo das folhas do que nas raízes (Fig. 3). O tratamento com ABA aumentou significativamente a concentração de glicose (50%), frutose (23%) e sacarose (15%) nas folhas bandeira das plantas de arroz, quando comparado com o controle (Fig. 3a-c). Por outro lado, nas raízes, apenas a concentração de glicose aumentou significativamente nas

plantas tratadas com ABA quando comparado ao controle (Fig. 3a). Ademais, o tratamento com ABA + fluridona reduziu a concentração de glicose nas folhas em relação ao tratamento com ABA, mas não o suficiente para igualar estatisticamente as plantas do controle. A concentração de frutose nas raízes das plantas não foi afetada pelos tratamentos (Fig. 3b). Dos açúcares quantificados, o tratamento com fluridona diminuiu significativamente apenas a concentração de sacarose nas folhas e raízes das plantas de arroz em comparação ao controle (Fig. 3a-c). As plantas sob tratamento com ABA + fluridona diminuíram a concentração de sacarose nas folhas em comparação com as plantas tratadas apenas com ABA. Ademais, a concentração de açúcares solúveis nas folhas aumentou nas plantas tratadas com ABA, mas reduziu nas plantas tratadas com fluridona em comparação ao controle (Fig. 3d). Não houve diferença estatística entre os tratamentos na concentração de açúcares solúveis na raiz (Fig. 3d). As plantas sob os tratamentos com ABA e fluridona, individuais e combinados, diminuíram a concentração de amido e proteínas totais nas folhas (Fig. 3e-f). Por outro lado, na raiz das plantas de arroz, os tratamentos com ABA e fluridona, individuais e combinados, aumentaram a concentração de amido em relação ao controle. A concentração de proteínas totais nas raízes não foi afetada pelos tratamentos (Fig. 3f). O tratamento com fluridona aumentou a concentração de aminoácidos totais na folha das plantas de arroz em relação ao controle (Fig. 3g). Não houve diferença na concentração de aminoácidos totais na folha entre os tratamentos com ABA e ABA+fluridona em relação ao controle. No entanto, a concentração de aminoácidos diminuiu nas raízes sob tratamento com ABA e ABA + fluridona, quando comparado com o controle (Fig. 3g). O tratamento com fluridona não afetou a concentração de aminoácidos na raiz em relação ao controle (Fig. 3g).

3.4 ABA e a produção de arroz

O número de grãos por planta aumentou em 28% nas plantas tratadas com ABA em comparação com o controle (Fig. 4a). As plantas sob tratamento com ABA + fluridona tiveram uma ligeira tendência ascendente para o número de grãos (6%) em comparação com controle. As plantas tratadas com fluridona não diferenciaram estatisticamente em relação ao número de grãos, quando comparado com as plantas do controle (Fig. 4a). Os resultados mostram um aumento significativo no número de panículas apenas nas plantas tratadas com ABA, quando o número de panículas foi aumentado em 22%, em comparação com as plantas do controle (Fig. 4b). A massa de grãos por planta aumentou em 25% e 14% nas plantas sob tratamento com ABA e ABA + fluridona, respectivamente, em comparação com as plantas do controle (Fig. 4c). O tratamento com fluridona reduziu em 3% a massa de grãos por planta em comparação ao controle. Por outro lado, a média da massa de grãos por panícula (MMG) nas plantas sob tratamento com ABA diminuiu em 12%, mas aumentou em 13% nas plantas tratadas com fluridona em comparação com o controle (Fig. 4d). Ademais, a porcentagem dos grãos cheios das plantas tratadas com ABA diminuiu em 13,9% em comparação com as plantas controle (Fig. 4e). A média de grãos por panícula das plantas não diferenciaram estatisticamente entre os tratamentos (Fig. 4f). O índice de colheita das plantas sob tratamento com ABA foi estatisticamente menor do que os demais tratamentos (Fig. 4g). A massa de 1000 grãos das plantas de arroz não diferenciou estatisticamente entre os tratamentos (Fig. 4h).

3.5 ABA induz alterações na qualidade nutricional dos grãos de arroz

Os tratamentos com ABA e fluridona aumentaram em 15% e 14%, respectivamente, a concentração do P nos grãos de arroz em comparação ao controle (Fig. 5A). O tratamento com ABA + fluridona não afetou a concentração de P nos grãos em relação ao controle (Fig. 5a). O tratamento com ABA aumentou a concentração do Fe (19%), Cu (20%) e Zn (16%) em relação aos grãos das plantas do controle (Fig. 5 b, c, d). Ademais, a concentração de Fe nos grãos aumentou nas plantas sob tratamento ABA + fluridona em comparação ao controle (Fig. 5 b). A concentração de Cu nos grãos das plantas sob tratamento com ABA+fluridona diminuiu em 5% quando comparados as plantas do controle (Fig. 5c). As plantas tratadas com ABA aumentaram significativamente a concentração de Zn, quando comparado com o controle (Fig. 5d). Por outro lado, as concentrações de Zn nos grãos das plantas sob os tratamentos com fluridona e ABA + fluridona não diferenciaram estatisticamente do controle. A concentração de glicose nos grãos foi superior nas plantas tratadas com ABA (53%) e na combinação ABA + fluridona (40%) em comparação ao controle (Fig. 5e). As plantas tratadas com ABA e ABA + fluridona aumentaram em 17% e 29%, respectivamente, a concentração de frutose nos grãos em comparação ao controle (Fig. 5f). Ademais, as plantas submetidas aos tratamentos com ABA e ABA+fluridona aumentaram a concentração de açúcares solúveis nos grãos em comparação ao controle (Fig. 5g). A concentração de amido nos grãos aumentou significativamente apenas nas plantas tratadas com ABA (9,9%) em comparação ao controle (Fig. 5h). Para proteínas totais nos grãos, o tratamento com fluridona aumentou em 76% a concentração de proteínas totais nos grãos em comparação ao controle (Fig. 5i). Ademais, os tratamentos com ABA e ABA + fluridona não afetaram a concentração de proteínas totais nos grãos em relação ao controle (Fig. 5i).

4. Discussão

Alguns trabalhos tem demonstrado o potencial do ABA na capacidade de aumentar a produção de arroz (Chen et al., 2019b; Islam et al., 2018). No entanto, ainda há poucas informações sobre o modo que o ABA modifica os processos fisiológicos para aumentar a produção das plantas de arroz. O presente trabalho mostra que o ABA influencia diferentes processos fisiológicos nas plantas de arroz incluindo o crescimento, trocas gasosas, metabolismo primário e a qualidade nutricional dos grãos. A preocupação corrente sobre o aumento da produtividade e os diversos estresses que influenciam negativamente a produtividade, faz com que o ABA seja um interessante alvo de investigação para atingir melhores resultados produtivos das espécies cultivadas.

O maior crescimento das plantas tratadas com ABA se deu principalmente devido maior biomassa foliar e radicular (Fig. 1). Os tratamentos com fluridona e ABA+fluridona não alteraram a morfologia das plantas em comparação ao controle. Por outro lado, as plantas tratadas com ABA reduziram a altura e aumentaram o número de perfilhos, em comparação as plantas controle. Existe uma estreita relação entre o ABA e a estrigolactona na formação de perfilhos em arroz e trigo (Kishor et al., 2022). Ambos hormônios provém da rota de biossíntese dos carotenoides e é bem conhecido que maiores concentrações de ABA podem diminuir a concentração de estrigolactona e aumentar o perfilhamento de plantas (Wang et al., 2018). Em plantas de arroz é importante aumentar o número de perfilhos, visto que eles estão predestinados a desenvolverem panículas e, assim, produzir mais grãos (Parida et al., 2022). Ademais, o maior número de perfilhos nas plantas tratadas com ABA, em

comparação com as plantas controle, foi importante para aumentar o número de folhas e, conseqüentemente, a área e biomassa foliar (Fig. 1). Além disso, o ABA foi importante para aumentar a biomassa radicular das plantas, permitindo explorar maior volume de solo.

O tratamento com ABA reduziu g_s e, conseqüentemente, E e C_i em relação as plantas controle (Fig. 2). Os resultados mostram que ABA aumentou A na folha bandeira das plantas de arroz, mas diminuiu R_p mesmo com menor g_s em comparação com o tratamento controle. Os dados mostraram que o ABA promoveu uma maior assimilação de carbono nas plantas devido a melhora na performance fotossintética. A redução do C_i frequentemente reduz A e os intermediários do ciclo de Calvin, afetando as atividades da RuBisCO e a regeneração da ribulose-1,5-bisfosfato (RuBP) (Long e Bernacchi, 2003). No entanto, os dados mostram que o ABA aumentou a atividade da RuBisCO (V_{cmax}) e da capacidade de regeneração da RuBP (J_{max}) (Fig. 2). A fluridona não alterou significativamente alguns parâmetros de trocas gasosas (e.g. A , g_s , UEA, C_i , J_{max} , ETR) em relação ao controle, no entanto as plantas apresentaram maior E (Fig. 2). O tratamento ABA+fluridona manteve os níveis dos parâmetros A , g_s , E , UEA, J_{max} e ETR semelhantes ao controle, exceto a R_p que manteve as taxas menores, similar ao tratamento com ABA (Fig. 2). O conceito predominante sobre o UEA considera que para altas produtividades é necessário aumentar a utilização da água devido à alta transpiração para permitir maior influxo de CO_2 (Hatfield e Dold, 2019). Uma vez que o UEA é calculado dividindo A por E , o tratamento com ABA foi capaz de aumentar A e diminuir E , permitindo que as plantas apresentassem maior vantagem em relação às plantas do controle. Os estudos que objetivam melhorar UEA têm mostrado a ocorrência de uma pequena melhora devido à redução da E por conta de alterações nas características morfológicas (Yoo et al.,

2014). No entanto, o ABA impactou significativamente a fotossíntese e a transpiração das plantas de arroz. Além do mais, o papel do ABA no aumento da assimilação de carbono nas plantas ainda necessita de mais análises. Mesmo com a maior capacidade de absorver luz, devido ao aumento da concentração de clorofila e carotenoides, as plantas tratadas com ABA não foram capazes de utilizar essa vantagem para maximizar a ETR (Fig. 2).

A maior A nas plantas tratadas com ABA fez com que impulsionasse o metabolismo de açúcar, aumentando a concentração de glicose, frutose e sacarose, especialmente nas folhas (Fig. 2 e 3). Entretanto, estudos com ABA em plantas de arroz não relacionam o metabolismo de açúcares com medições fotossintéticas para esclarecer a conexão entre os processos (Ruan et al., 2010). Contudo, o ABA regula positivamente a expressão de genes associados a síntese de açúcares e aumenta de modo significativo as concentrações de glicose, frutose e sacarose nas folhas e grãos (Chen et al., 2019b). A fluridona provocou pequeno efeito na concentração de açúcares nas folhas (Fig. 3). No entanto, a adição de fluridona ao ABA foi o suficiente para reduzir a concentração de glicose, frutose e sacarose nas folhas em comparação ao tratamento com ABA. Os resultados mostraram que o ABA regula positivamente a síntese de açúcares nas folhas (Fig. 3).

A maior produção de grãos das plantas de arroz tratadas com ABA ocorreu, principalmente, devido ao maior número de panículas (Fig. 4). Visto que não houve diferença significativa na média de grãos por panículas entre os tratamentos e a média da massa de grãos (MMG) por panícula nas plantas tratadas com ABA foi menor, a maior produção de massa de grãos deve-se ao número de panículas (Fig. 4). Ademais, a massa de 1000 grãos não foi afetada pelos tratamentos. O tratamento com ABA + fluridona não alterou as respostas produtivas das plantas em comparação

ao controle. Apesar do tratamento com fluridona ter elevado a MMG por panícula, o número de panículas foi baixo o suficiente para manter a massa de grãos por planta inferior aos demais tratamentos. Por outro lado, uma diminuição da porcentagem de grãos cheios nas plantas tratadas com ABA não causou uma redução forte o suficiente para limitar a massa de grãos por planta ao nível das plantas controle. O tratamento ABA + fluridona manteve elevada a porcentagem de grãos cheios das plantas alta. Os dados sugerem a importância do ABA na regulação, principalmente, da quantidade de panículas e na quantidade de grãos cheios. O ABA pode causar esterilidade em grãos de trigo e arroz devido à alta concentração do hormônio (Oliver et al., 2007). Um desequilíbrio na relação ABA/giberelina, devido a maior concentração de ABA, pode induzir um desenvolvimento irregular das estruturas reprodutivas das plantas (Wassom et al., 2001; Kwon e Paek, 2016; Chun et al., 2007).

Uma maior produção de grãos de arroz está relacionada com uma maior A (Lavinsky et al., 2016). Apesar de uma maior produção de biomassa das plantas tratadas com ABA e uma não diferença estatística da massa de 1000 grãos, as plantas foram eficientes em assimilar carbono, além de maior área fotossintetizante, para alocar nos grãos (Fig. 4). Não é necessário apenas uma maior taxa fotossintética para aumentar a produção, também é necessário converter em biomassa e distribuir para diferentes partes da planta (Smith et al., 2018). O tratamento com ABA melhorou a performance fotossintética (A , V_{cmax} e J_{max}) das plantas de arroz e fez com que pudesse suportar o maior crescimento vegetativo e produção de grãos. Além da melhora da performance fotossintética, as plantas tratadas com ABA também aumentaram a concentração de açúcares nas folhas (Fig. 2-3), reforçando que o ABA exerce papel positivo no metabolismo dos açúcares nas folhas.

Considerando que o grão de arroz é uma importante fonte de alimento no mundo, qualquer mudança na qualidade nutricional deve ser considerada. Alguns estudos indicam que existe uma relação entre a produção de grãos e a concentração de minerais, um aumento da produção ocasiona um decréscimo da concentração de nutrientes (Debnath et al., 2023). Entretanto, os resultados mostram que as plantas tratadas com ABA aumentaram a concentração de P, Fe, Cu e Zn nos grãos mesmo com uma maior produção de grãos (Fig. 4 e 5). A diluição pode ocorrer pelo aumento da produção de grãos ou pelo aumento da concentração de carboidratos nos grãos (Loladze, 2014; Debnath et al., 2023). De algum modo, o chamado “efeito diluição” não foi um dilema para o ABA. O tratamento com fluridona aumentou a concentração do P nos grãos em relação ao controle e manteve uma média semelhante nos demais elementos minerais quantificados. O tratamento ABA + fluridona manteve a concentração de Fe elevada, mas diminuiu a concentração de Cu nos grãos em relação ao controle. Ademais, a média dos outros minerais analisados não sofreram mudança significativa nos tratamentos em relação ao controle (tabela S1). As concentrações de glicose, frutose e amido nos grãos foram maiores nas plantas tratadas com ABA (Fig. 5). A menor concentração de amido nas folhas pode indicar que as plantas tratadas com ABA são mais eficientes em destinar os açúcares das folhas para os grãos, o que resulta em aumento da concentração de açúcares e amido nos grãos (Fig. 3-5). Diferente do que ocorreu nas folhas, adição de fluridona ao ABA não diminui as concentrações de glicose e frutose nos grãos em comparação com as plantas tratadas com ABA (Fig.3-5). O ABA possui um papel positivo em processos fisiológicos para mobilizar a sacarose para os grãos (Wang et al., 2015). Além do transporte das folhas para os grãos, genes associados com o metabolismo de açúcares nos grãos, como a invertase e a sacarose sintase, são mais expressos em

plantas tratadas com ABA durante a fase enchimento de grão (Islam et al., 2019). Uma descoberta recente mostrou que um transportador de longa distância de ABA, *defective grain-filling 1* (DG1), é essencial para mobiliza-lo da folha para os grãos e regular positivamente a síntese de amido e o desenvolvimento do grão (Qin et al., 2021). As concentrações de açúcares e amido indicam que o ABA é essencial para aumentar o metabolismo de açúcar nas folhas e grãos e na mobilização dos assimilados para os grãos em estágio de enchimento (Fig. 3 e 5). Ademais, é reconhecido que o ABA produzido na folha e transportado para o grão é capaz de aumentar a taxa de enchimento do grão e diminuir o tempo necessário para completar a fase de enchimento do grão (Qin et al., 2021).

Os resultados mostram a importância do ABA na mudança do padrão morfológico e em regular os processos nas folhas e grãos para aumentar a produção das plantas de arroz. Juntamente com os resultados de Chen et al. (2019b) e Islam et al. (2019), que mostram o aumento da expressão de genes relacionados com o metabolismo de açúcar nas folhas e grãos, o presente estudo mostra que o tratamento com ABA aumenta a produção de grãos. Ademais, o ABA melhora parâmetros de trocas gasosas, metabolismo primário e capacidade de perfilhamento, além da melhora na qualidade nutricional.

5. Conclusão

O ABA provoca mudanças morfofisiológicas consideráveis em plantas de arroz (Fig. 6). O ABA muda o padrão morfológico das plantas, principalmente na restrição da altura e aumentando o número de perfilhos. Como as panículas se originam dos perfilhos, as plantas tratadas com ABA obtêm maior produção através da maior

quantidade de perfilhos. Ademais, o ABA melhora a performance fotossintética das plantas de arroz e com este aumento produz mais biomassa e mais grãos, principal dreno. O aumento da performance fotossintética nas plantas tratadas com ABA é confirmado com o aumento da concentração de açúcares nas folhas. O ABA melhora a qualidade nutricional dos grãos de arroz, especialmente o acúmulo de P, Fe, Cu e Zn, além de aumentar a concentração de açúcares e amido. Portanto, os resultados inéditos mostram a contribuição do ABA na melhoria da performance fotossintética, que contribuem para uma maior produção, e o aumento da qualidade dos grãos das plantas de arroz. O aumento do metabolismo primário nas folhas e grãos corroboram com estudos prévios que mostram que o ABA incrementa a produção de arroz. No entanto, ainda necessita de mais investigações para compreender o papel do fitormônio no crescimento e produção de plantas de arroz.

Referências

- BAI, J.; GUO, H.; XIONG, H.; XIE, Y.; GU, J.; ZHAO, L.; ZHAO, S.; DING, Y.; LIU, L. Strigolactone and abscisic acid synthesis and signaling pathways are enhanced in the wheat oligo-tillering mutant *ot1*. **Molecular Breeding**, v. 44, p. 1-21, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11032-024-01450-3>
- BORGHI, L.; LIU, G. W.; EMONET, A.; KRETZSCHMAR, T.; MARTINOIA. The importance of strigolactone transport and regulation for symbiotic signaling and shoot branching. **Planta**, v. 243, p. 1352-1360, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00425-016-2503-9>
- BROOKBANK, B. P.; PATEL, J.; GAZZARRINI, S.; NAMBARA, E. Role of basal ABA in plant growth and development. **Genes**, v. 12, p. 1-22, 2021. DOI: <https://doi.org/10.3390/genes12121936>
- CHEN, E.; HUANG, X.; TIAN, Z.; WING, R. A.; HAN, B. The genomics of *Oryza* species provides insights into rice domestication and heterosis. **Annual Review of Plant Biology**, v. 70, p. 639-665, 2019a. DOI: <https://doi.org/10.1111/annurev-arplant-050718-100320>
- CHEN, T.; LI, G.; ISLAM, M. R.; FU, W.; FENG, B.; TAO, L.; FU, G. Abscisic acid synergizes with sucrose to enhance grain yield and quality of rice by improving the

source-sink relationship. **BMC Plant Biology**, v. 19, p. 1-17, 2019b. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12870-019-2126-y>

CROSS, J. M.; KORFF, M. V.; ALTMANN, T.; BARTZETKO, L.; SULPICE, R.; GIBON, Y., PALACIOS, N., STITT, M. V. Variation of enzyme activities and metabolite levels in 24 Arabidopsis accessions growing in carbon-limited conditions. **Plant Physiology**, v. 142, p. 1574-1588, 2006. <https://doi.org/10.1104/pp.106.086629>

DEBNATH, S.; DEY, A.; KEHNAM, R.; SAHA, S.; SARKAR, D.; SAHA, J. K.; COUMAR, M. V.; PATRA, B. C.; BISWAS, T.; RAY, M.; RAHIKA, M. S.; MANDAL, B. Historical shifting in grain mineral density of landmark rice and wheat cultivars released over the past 50 years in India. **Scientific Reports**, v. 13, p. 1-16, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-023-48488-5>

FAN, M.; SHEN, J.; YUAN, L.; JIANG, R.; CHEN, X.; DAVIES, W. J.; ZHANG, F. Improving crop productivity and resource use efficiency to ensure food security and environmental quality in China. **Journal of Experimental Botany**, v. 63, p. 13-24, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/err248>

FINKELSTEIN, R. Abscisic acid synthesis and response. **Arabidopsis Book**. 11, 1-36, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1199/tab.0166>

FUKAGAWA, N. K.; ZISKA, L. H. Rice: Importance for global nutrition. **Journal of Nutritional Science and Vitaminology**, v. 65, p. 2-3, 2019. DOI: <https://doi.org/10.3177/nsv.65.S2>

FURBANK, R. T.; CAEMMERER, S.; SHEEHY, J.; EDWARDS, G. C4 rice: a challenge for plant phenomics. **Functional Plant Biology**, v. 36, p. 845-856, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1071/FP09185>

HATFIELD, J.; DOLD, C. Water-use efficiency: advances and challenges in a changing climate. **Frontier in Plant Science**, v. 10, p. 1-14, 2019. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00103>

HENDRIKS, J. H. M.; KOLBE, A.; GIBON, Y.; STITT, M., GEIGENBERGER, P. ADP-glucose pyrophosphorylase is activated by post translational redox-modification in response to light and sugars in leaves of Arabidopsis and other plant species. **Plant Physiology**, v. 133, p. 838-849, 2003. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.103.024513>

HUMPLÍK, J. F.; BERGOUGNOUX, V.; VOLKENBURGH, E. To stimulate or inhibit? That is the question for the function of abscisic acid. **Trends in Plant Science**, v. 22, p. 830-840. 2017. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.20317.07.009>

ISLAM, M. R.; FENG, B.; CHEN, T.; FU, W.; ZHANG, C.; TAO, L.; FU, G. Abscisic acid prevents pollen abortion under high-temperature stress by mediating sugar metabolism in rice spikelets. **Physiologia Plantarum**, v. 165, p. 644-663, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1111/ppl.12759>

KISHOR, P. B. K.; TIOZON JUNIOR, R. N.; FERNIE, A. R., SREENIVASULU, N. Abscisic acid and its role in the modulation of plant growth, development, and yield stability. **Trends in Plant Science**, v. 27, p. 1283-1295, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2022.08.013>

KWON, C. T.; PAEK, N. C. Gibberellin acid: a key phytohormone for spikelet fertility in rice grain production. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 17, p. 1-9. 2016. DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms17050794>

LAVINSKY, A. O.; DETMANN, K. C.; REIS, J. V.; ÁVILA, R. T.; SANGLARD, M. L.; PEREIRA, L. F.; SANGLARD, L. M. V. P.; RODRIGUES, F. A.; ARAÚJO, W. L.; DAMATTA. Silicon improves rice grain yield and photosynthesis specifically when supplied during the reproductive growth stage. **Journal of Plant Physiology**, v. 206, p. 125-132, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2016.09.010>

LI, R.; LI, M.; ASHRAF, U.; LIU, S.; ZHANG, J. Exploring the relationships between yield and yield-related traits for rice varieties released in China from 1978 to 2017. **Frontiers in Plant Science**, v. 10, p. 1-12, 2019. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.00543>

LICHTENTHALER, H. K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. **Methods in Enzymology**, v. 148, p. 350-382, 1987. DOI: [https://doi.org/10.1016/0076-6879\(87\)48036-1](https://doi.org/10.1016/0076-6879(87)48036-1)

LIU, X.; ZHONG, X.; LIAO, J.; LI, J.; JI, P.; YANG, J.; CAO, Z.; DUAN, X.; XIONG, J.; WANG, Y.; XU, C.; YANG, H.; JIANG, K. Exogenous abscisic improves grain filling capacity under heat stress by enhancing antioxidative defense capability in rice. **BMC Plant Biology**, v. 619, p. 1-18, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12870-023-04638-5>

LOLADZE, I. Hidden shift of the ionome of plants expose to elevated CO₂ depletes minerals at the base of human nutrition. **eLife**, v. 3, p. 1-29, 2014. DOI: <https://doi.org/10.7554/eLife.02245>

LONG, S. P.; BERNACCHI, C. J. Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis? Procedures and sources of error. **Journal of Experimental Botany**, v. 54, p. 2393-2401, 2003. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/erg262>

MALHEIROS, R. S. P.; COSTA, L. C.; ÁVILA, R. T.; PIMENTA, T. M.; TEIXEIRA, L. S.; BRITO, F. A. L.; ZSÖGÖN, A.; ARAÚJO, W. L.; RIBEIRO, D. M. 2019. Selenium downregulates auxin and ethylene biosynthesis in rice seedlings to modify primary metabolism and root architecture. **Planta**, v. 250, p. 333-345. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00425-019-03175-6>

MANZI, M.; LADO, J.; RODRIGO, M. J.; ZACARÍAS, L.; ARBONA, V.; CADENAS, A. G. Root ABA accumulation in long-term water-stressed plants is sustained by hormone transport from aerial organs. **Plan Cell Physiology**, v. 56, p. 2457-2466, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1093/pcp/pcv161>

MARTINS, S. C. V.; GALMÉS, J.; CAVATTE, P. C.; PEREIRA, L. F.; VENTRELLA, M. C.; DAMATTA, F. M. Understanding the low photosynthetic rates of sun and shade coffee leaves: bridging the gap on the relative roles of hydraulic, diffusive and biochemical constraints to photosynthesis. **PlosOne**, v. 9, p. 1-10, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0095571>

MILBORROW, B. V. The chemistry and physiology of abscisic acid. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 25, p. 259-307, 1974. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.25.060174.001355>

MÜLLER, M.; MUNNÉ-BOSCH, S. Rapid and sensitive hormonal profiling of complex plant samples by liquid chromatography coupled to electrospray ionization tandem mass spectrometry. **Plant Methods**, v. 7, p. 1-11, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1186/1746-4811-7-37>

NAMBARA, E. Abscisic acid. Regulators of growth. In **Encyclopedia of Applied Plant Sciences**, 2nd ed. Amsterdam, Netherlands: Elsevier, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-394807-6.00098-8>

OLIVER, S. N.; DENNIS, E. S.; DOLFERUS, U. ABA regulates apoplastic sugar transport and is a potential signal for cold-induced pollen sterility in rice. **Plant and Cell Physiology**, v. 48, p. 1319-1330, 2007. DOI: <https://doi.org/10.1093/pcp/pcm100>

PARIDA, A. K.; SEKHAR, S.; PANDA, B. B.; SAHU, G.; SHAW, B. P. Effect of panicle morphology on grain filling and rice yield: genetic control and molecular regulation. **Frontiers in Genetics**, v. 13, p. 1-23, 2022. DOI: <https://doi.org/10.3389/fgene.2022.876198>

PENG, S.; KHUSH, G. S.; VIRK, P.; TANG, Q.; ZOU, Y. Progress in ideotype breeding to increase rice yield potential. **Field Crops Research**, v. 108, p. 32-38, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2008.04.001>

QIAN, Q.; GUO, L.; SMITH, M. S.; LI, J. Breeding high-yield superior quality hybrid super rice by rational design. **National Science Review**, v. 3, p. 283-294, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1093/nsr/nww006>

QIN, P.; LU, H.; DU, H.; WANG, H.; CHEN, W.; CHEN, Z.; HE, Q.; OU, S.; ZHANG, H.; LI, X.; LI, X.; LI, Y.; LIAO, Y.; GAO, Q.; TU, B.; YUAN, H.; MA, B.; WANG, Y.; QIAN, Y.; FAN, S.; LI, W.; WANG, J.; HE, M.; YIN, J.; LI, T.; JIANG, N.; CHEN, X.; LIANG, C.; LI, S. Pan-genome analysis of 33 genetically diverse rice accessions reveals hidden genomic variations. **Cell**, v. 24, p. 3542-3558, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cell.2021.04.046>

REYNOLDS, M.; ATKIN, O. K.; BENNETT, M.; COOPER, M.; DODD, I. C.; FOULKES, M. C.; FROHBERG, C.; HAMMER, G.; HENDERSON, I. R.; HUANG, B.; KORZUN, V.; MCCOUCH, S. R.; MESSINA, C. D.; POGSON, B. J.; SLAFER, G. A.; TAYLOR, N. C.; WITTICH, P. E. Addressing research bottlenecks to crop

productivity. **Trends in Plant Science**, v. 26, p. 607-630, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tplants2021.03.011>

RODEGHIERO, M.; NIINEMETS, U.; CESCATTI, A. Major diffusion leaks of clamp-on leaf cuvettes still unaccounted: how erroneous are the estimates of Farquhar et al., model parameters? **Plant, Cell & Environment**, v. 30, p. 1006-1022, 2007. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.001689.x>

RUAN, Y. L.; JIN, Y.; YANG, Y. J.; LI, G. J.; BOYER, J. S. Sugar input, metabolism, and signaling mediated by invertase: roles in development, yield potential, and response to drought and heat. **Molecular Plant**, v. 3, p. 942-955. 2010. DOI: <https://doi.org/10.1093/mp/ssq044>

SASAKI, A.; ASHIKARI, M.; UEGUCHI-TANAKA, M.; ITOH, H.; NISHIMURA, A.; SAPAN, D.; ISHIYAMA, K.; KOBAYASHI, M.; KHUSH, G. S.; KITANO, H.; MATASUOKA, M. A mutant gibberellin-synthesis gene in rice. **Nature**, v. 416, p. 701-702, 2002. DOI: <https://doi.org/10.1038/416701a>

SCOFIELD, G. N.; HIROSE, T.; AOKI, N.; FURBANK, R. T. Involvement of the sucrose transporter, OsSUT1, in the long-distance pathway for assimilate transport in rice. **Journal of Experimental Botany**, v. 58, p. 3155-3169, 2007. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/erm153>

SERRES, J. B.; PARKER, J. E.; AINSWORTH, E. A.; OLDROYD, G. E. D.; SCHROEDER, J. I. Genetic strategies for improving crop yields. **Nature**, v. 575, p. 109-118, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1679-0>

SMITH, M. R.; RAO, I. M.; MERCHANT, A. Source-sink relationships in crop plants and their influence on yield development and nutritional quality. **Frontiers in Plant Science**, v. 9, p. 1-10, 2018. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01889>

TESTER, M.; LANGRIDGE, P. Breeding technologies to increase crop production in a changing world. **Science**, v. 327, p. 818-822, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.1183700>

VISHWAKARMA, K.; UPADHYAYA, N.; KUMAR, N.; YADAV, G.; SINGH, J.; MISHRA, K.; KUMAR, V.; VERMA, R.; UPADHYAY, R. G.; PANDEY, M.; SHARMA, S. Abscisic acid signaling and abiotic stress tolerance in plants: a review on current knowledge and future prospects. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, p. 1-12, 2017. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00161>

YANG, J.; ZHANG, J. Crop management techniques to enhance harvest index in rice. **Journal of Experimental Botany**, v. 61, p. 3177-3189, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/erq112>

YANG, X.; JIA, Z.; PU, Q.; TIAN, Y.; ZHU, F.; LIU, Y. ABA mediates plant development and abiotic stress via alternative splicing. **International Journal of Molecular Science**, v. 23, p. 1-14, 2022. DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms23073796>

YOO, C. Y.; PENCE, H. E.; HASEGAWA, P. M.; MICKELBART, M. V. Regulation of transpiration to improve crop water use. **Critical Reviews in Plant Science**, v. 28, p. 410-431, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1080/07352680903173175>

YOSHIDA, T.; CHRISTMANN, A.; SHINOZAKI, K. Y.; GRILL, E.; FERNIE, A. R. Revisiting the basal role of ABA – Roles outside of stress. **Trends in Plant Science**, v. 24, p. 625-635, 2019. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2019.04.008>

YU, H.; TIAN, L. Breeding major cereal grains through the lens of nutrition sensitivity. *Molecular Plant*, v. 20, p. 23-30, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.molp.2017.08.006>

WANG, H.; CHEN, W.; EGGERT, K.; CHARNIKHOVA, T.; BOUWMEESTER, H.; SCHWEIZER, P.; HAJIREZAEI, M. R.; SEILER, C.; SREENIVASULU, N.; WIRÉN, N.; KULMANN, M. Abscisic acid influences tillering by modulation of strigolactones in barley. **Journal of Experimental Botany**, v. 69, p. 3883-3898, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/ery200>

WANG, J. D.; WANG, J.; HUANG, L. C.; KAN, L. J.; WANG, C. X.; XIONG, M.; ZHOU, P.; ZHOU, L. H.; CHEN, C.; ZHAO, D. S.; FAN, X. L.; ZHANG, C. Q.; ZHOU, Y.; ZHANG, L.; LIU, Q. Q.; LI. ABA-mediated regulation of rice grain quality and seed dormancy via the NF-YB1-SLRL2-bHLH144 module. **Nature Communications**, 15, 1-16, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41467-024-48760-w>

WANG, Z.; XU, Y.; CHEN, T.; ZHANG, H.; YANG, J.; ZHANG, J. Abscisic acid and the key enzymes and genes in sucrose-to-starch conversion in rice spikelets in response to soil drying during grain filling. **Planta**, v. 241, p. 1091-1107, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00425-015-2245-0>

WASSOM, J. J.; MEI, C.; ROCHEFORD, T. R.; WDHOLM, J. M. Interaction of environment ABA and GA treatments on the maize anther culture response. **Plant Cell, Tissue and Organ Culture**, v.64, p. 69-72, 2001. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1010671613695>

WHEAL, M.; FOWLES, T.; PALMER, L. A cost-effective acid digestion method using closed polypropylene tubes for inductively coupled plasma optical emission spectrometry (ICPOES) analysis of plant essential elements. **Analytical Methods**, v. 3, p. 285-2863, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1039/c1ay05430a>

ZHAO, D.; ZHANG, C.; LI, Q.; LIU, Q. Genetic control of grain appearance quality in rice. **Biotechnology Advances**, v.60, p. 1-21, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2022.108014>

ZHOU, Y.; WANG, Y.; ZHANG, D.; LIANG, J. Endomembrane-biased dimerization of ABCG16 and ABCG25 transporters determines their substrate selectivity in ABA-regulated plant growth and stress responses. **Molecular Plant**, v. 17, p. 478-495, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.molp.2024.02.005>

ZSÖGÖN, A.; PERES, L. E. P.; XIAO, Y.; YAN, J.; FERNIE, A. R. Enhancing crop diversity for food security in the face of climate uncertainty. *The Plant Journal*, v. 109, p. 402-414, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1111/tpj.15626>

Figuras

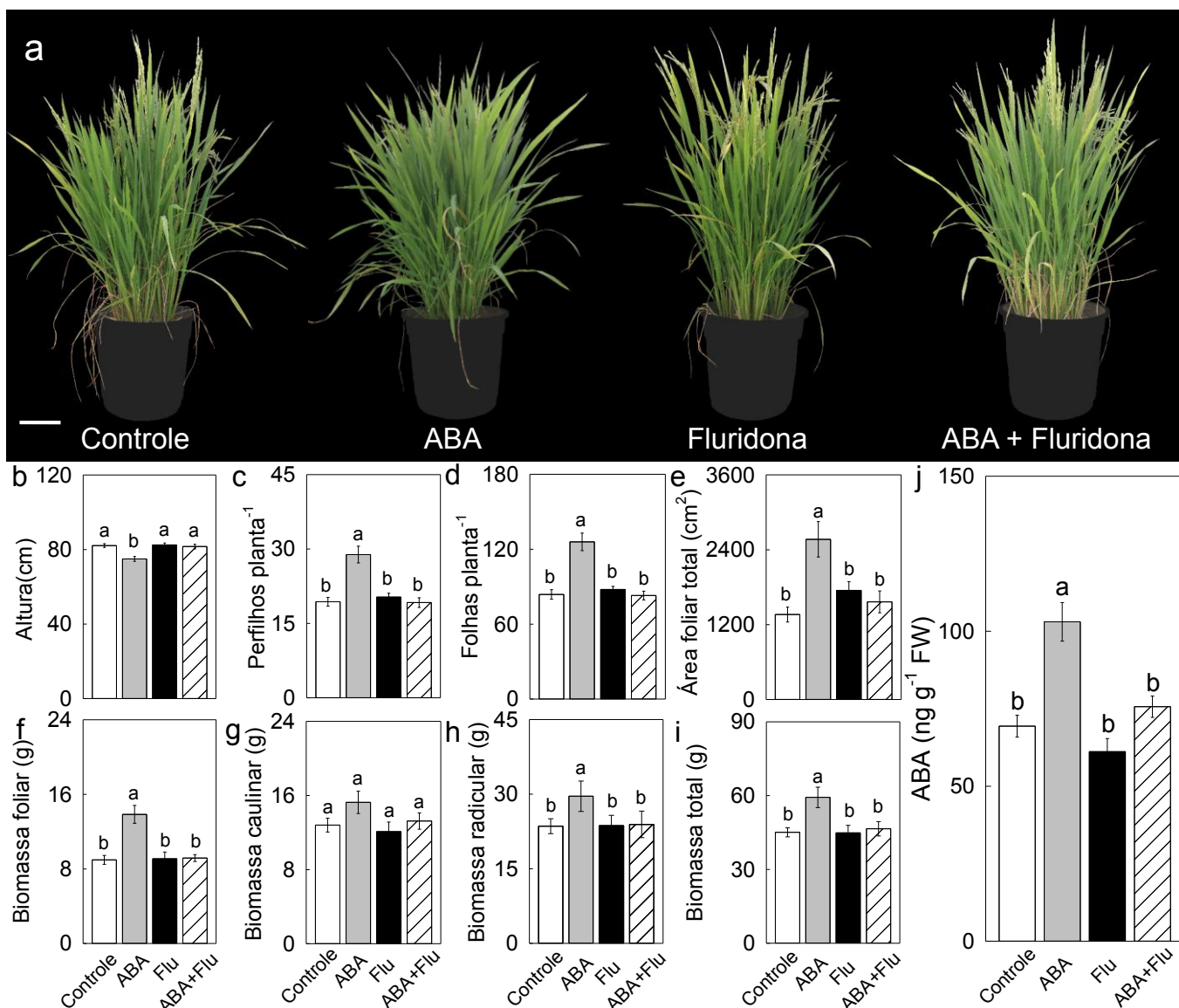


Fig. 1 Efeito do tratamento de ABA e fluridona, individualmente e combinados, no crescimento e concentração de ABA na folha bandeira de plantas de arroz. (a) Fenótipo das plantas de arroz no estágio de enchimento de grãos. (b) Altura de planta. (c) Número de perfilhos por planta. (d) Número de folhas por planta. (e) Área foliar total. (f) Biomassa foliar. (g) Biomassa caulinar. (h) Biomassa total. (j) Concentração de ABA na folha bandeira. Barras com letras diferentes indicam diferença estatística conforme o teste de média de Tukey a 5% de probabilidade. As barras são médias com \pm erro padrão ($n = 12$). A escala no canto inferior esquerdo possui 10 cm de comprimento.

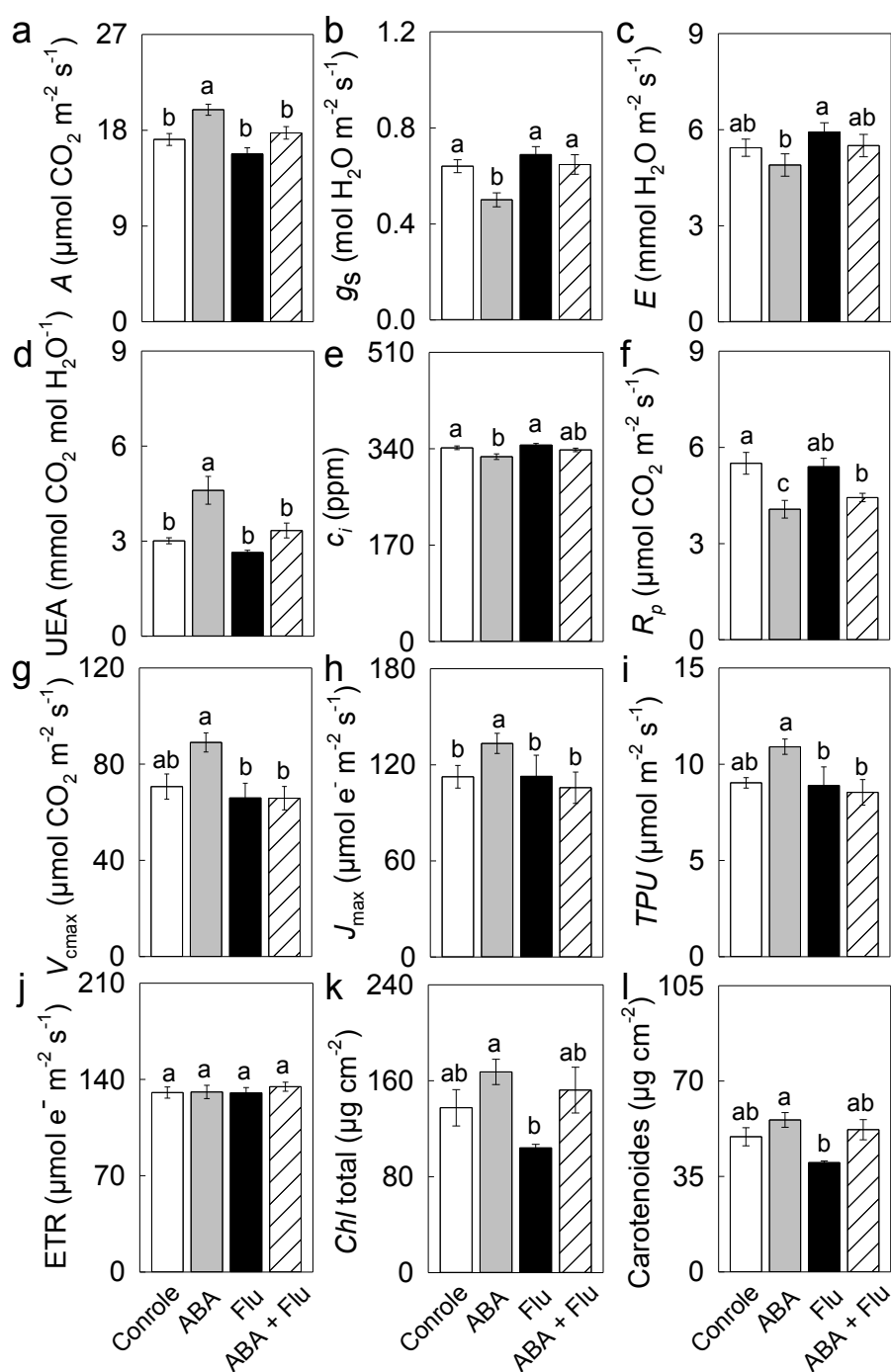


Fig. 2 Efeito do tratamento de ABA e fluridona, individualmente e combinados, nas medidas de trocas gasosas, fluorescência da clorofila a, concentração de clorofilas e carotenoides em plantas de arroz. (a) Assimilação líquida de CO_2 (A). (b) Condutância estomática (g_s). (c) Taxa de transpiração. (d) Eficiência do uso da água (UEA). (e) Concentração interna de CO_2 (C_i). (f) Fotorrespiração (R_p). (g) Taxa máxima de carboxilação da ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase (RuBisCO) (V_{cmax}). (h) Taxa máxima de carboxilação da RuBisCO limitada pelo transporte de elétrons (J_{max}). (i) Uso de triose fosfato (TPU). (j) Taxa de transporte de elétrons (ETR). (k)

Concentração de clorofila *a* e *b* na folha bandeira (*Chl* total). (I) Concentração de carotenoides na folha bandeira. Barras com letras diferentes indicam diferença estatística conforme o teste de média de Tukey a 5% de probabilidade. As barras são médias com \pm erro padrão ($n = 12$).

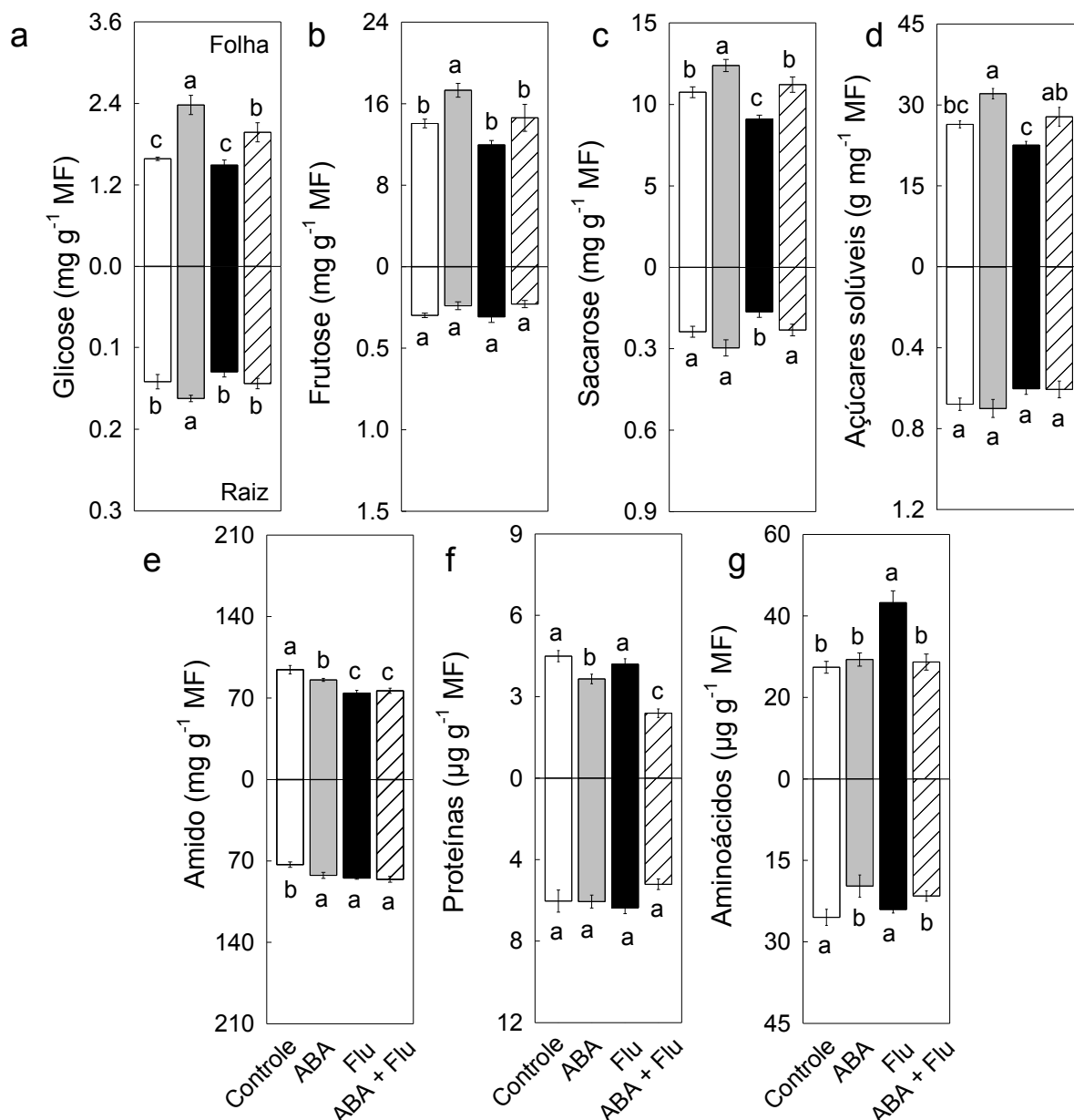


Fig. 3 Efeito do tratamento de ABA e fluridona, individualmente e combinado, na concentração dos metabólitos na folha bandeira e raiz de plantas de arroz. (a) Glicose. (b) Frutose. (c) Sacarose. (d) Açúcares solúveis. (e) Amido. (f) Proteínas. (g) Aminoácidos totais (AAs). Barras com letras diferentes indicam diferença estatística conforme o teste de média de Tukey a 5% de probabilidade. As barras são médias com \pm erro padrão ($n = 6$).

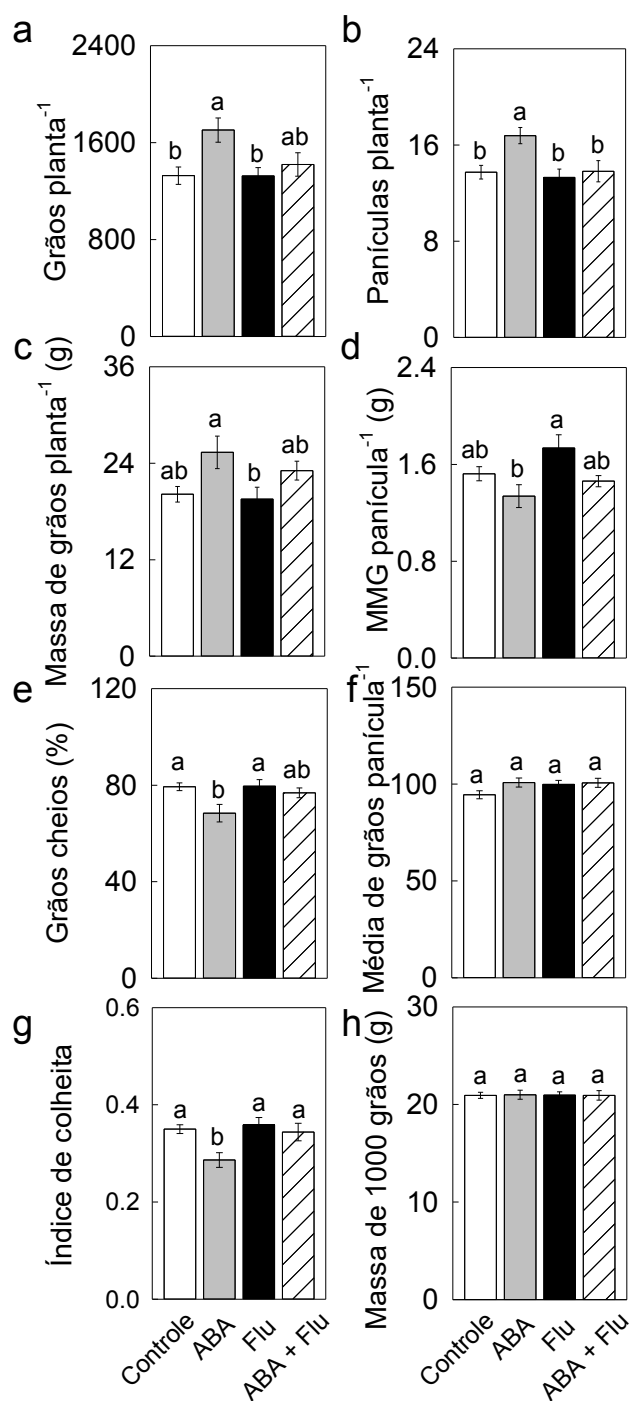


Fig. 4 Efeito do tratamento de ABA e fluridona, individualmente e combinado, na produção de plantas de arroz. (a) Número de grãos por planta. (b) Número de panículas por planta. (c) Massa de grãos por planta. (d) Média da massa de grãos (MMG) por panícula. (e) Porcentagem de grãos cheios. (f) Média de grãos por panículas. (g) Índice de colheita. (h) Massa de 100 grãos. Barras com letras diferentes indicam diferença estatística conforme o teste de média de Tukey a 5% de probabilidade. As barras são médias com \pm erro padrão ($n = 16$).

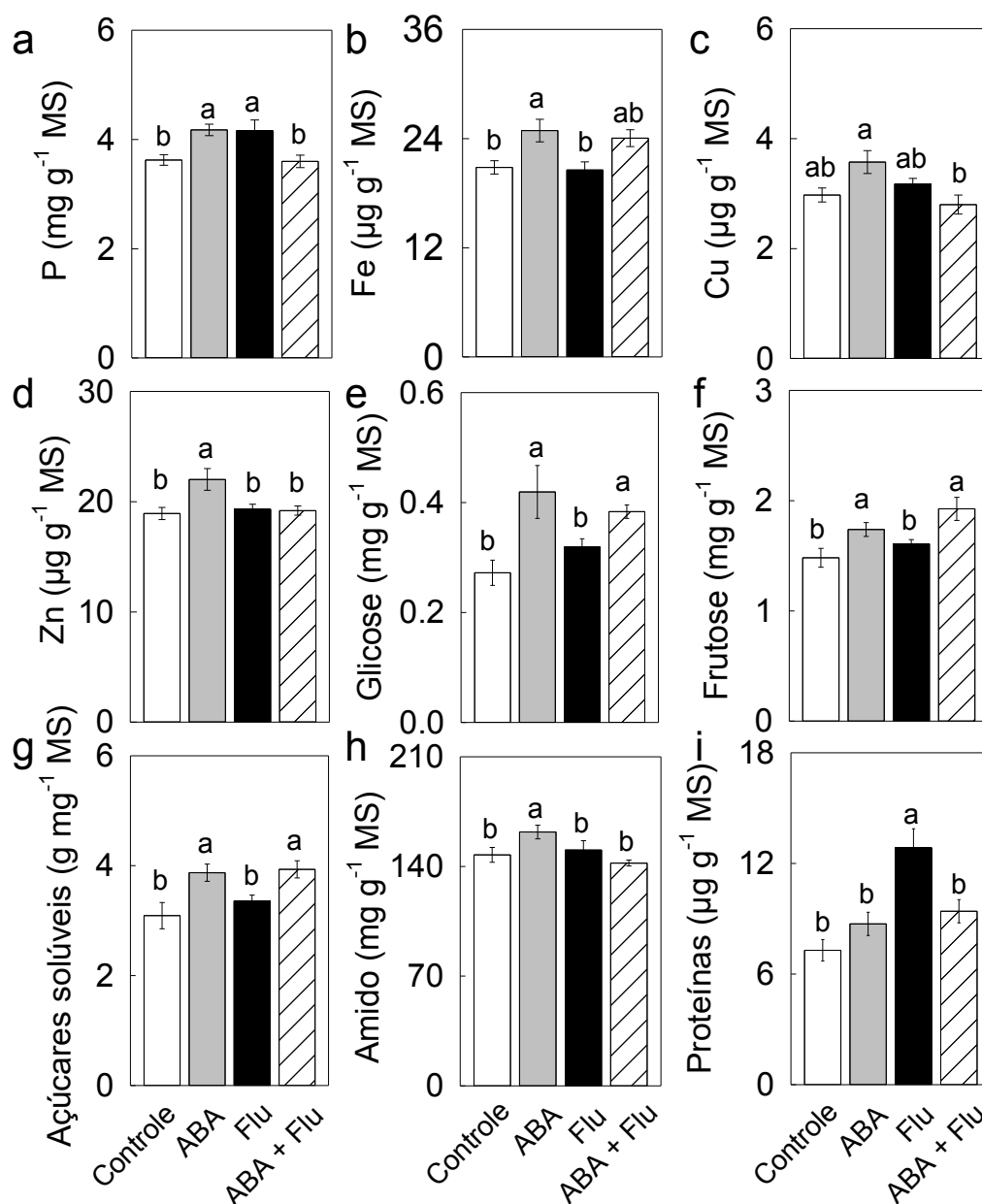


Fig. 5 Efeito do tratamento de ABA e fluridona, individualmente e combinado, nos nutrientes nos grãos de plantas de arroz. (a) Fósforo. (b) Ferro. (c) Cobre. (d) Zinco. (e) Glicose. (f) Frutose. (g) Açúcares solúveis. (h) Amido. (i) Proteínas totais. Barras com letras diferentes indicam diferença estatística conforme o teste de média de Tukey a 5% de probabilidade. As barras são médias com \pm erro padrão ($n = 8$).

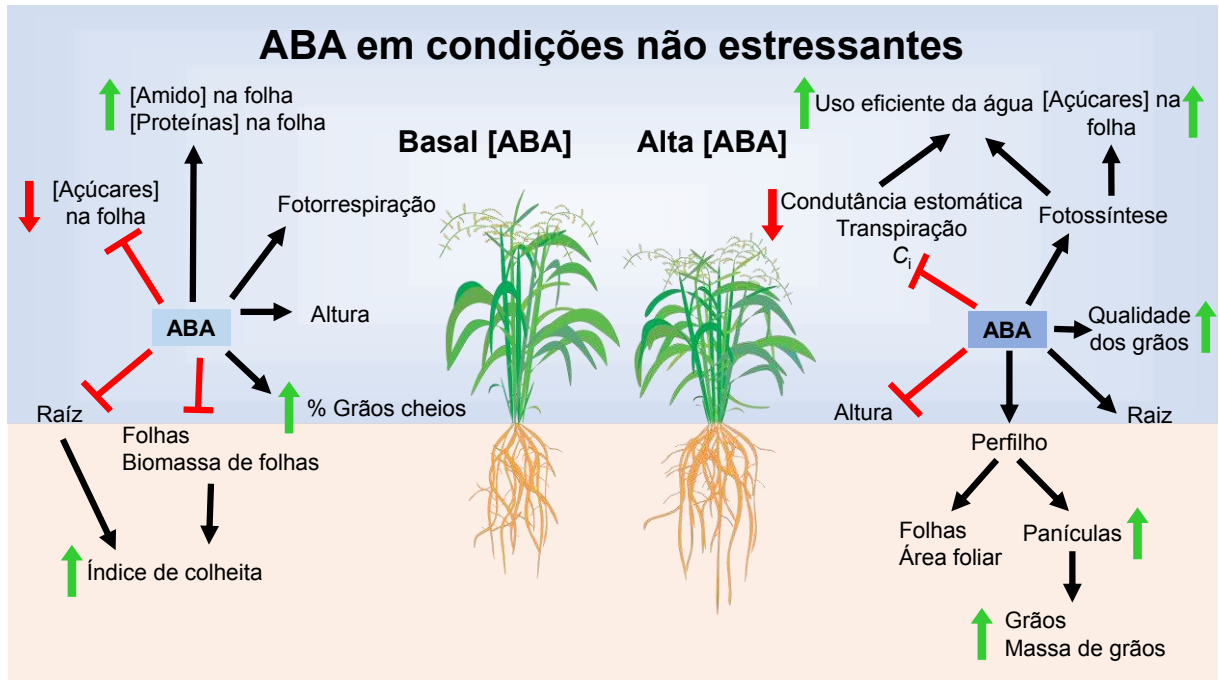


Fig. 6 Esquema que resume os efeitos do ABA no desenvolvimento, produção e qualidade nutricional de grãos de plantas de arroz em condições não-estressantes. O acúmulo de ABA em plantas de arroz diminui a altura das plantas, aumenta produção de perfilhos, folhas, área foliar e raiz. Ademais, aumenta a taxa fotossintética, produção de açúcares nas folhas e diminui a condutâncias estomática. As plantas sob tratamento de ABA produzem mais panículas e aumentam a qualidade nutricional dos grãos.

Dados suplementares

Tabela Sup. S1. Respiração noturna (R_n), eficiência quântica máxima do fotossistema II (F_v/F_m), razão da concentração interna/ambiente de CO_2 (C_i/C_a), razão fotorespiração/fotossíntese bruta (R_p/A_g), razão da taxa de transporte de elétrons/fotossíntese líquida (ETR/A) das folhas bandeiras e nutrientes minerais, aminoácidos totais (AAs) e concentração de sacarose nos grãos de plantas de arroz tratadas com ABA e fluridona, individualmente e combinados. \pm Erro padrão. As letras indicam a significância de acordo com o teste de Tukey a 5% de probabilidade.

	Controle	ABA	Fluridona	ABA + Fluridona
F_v/F_m	± 0.008 0.78a	± 0.003 0.8a	± 0.007 0.77a	± 0.002 0.79a
R_n ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	± 0.11 1.91a	± 0.15 1.93a	± 0.15 1.91a	± 0.13 2.09a
C_i/C_a	± 0.01 0.85ab	± 0.012 0.83b	± 0.004 0.88a	± 0.01 0.85ab
R_p/A_g	± 0.014 0.22a	± 0.013 0.16b	± 0.014 0.23a	± 0.011 0.18ab
ETR/A	± 0.26 7.33a	± 0.13 6.9a	± 0.29 7.55a	± 0.3 7.78a
AAs ($\mu\text{g g}^{-1}$ DW)	± 0.67 34.75a	± 1.12 34.49a	± 0.91 33.86a	± 0.97 34.5a
Sacarose (mg g^{-1} DW)	± 0.15 1.33a	± 0.11 1.71a	± 0.07 1.43a	± 0.06 1.62a
N (mg g^{-1} DW)	± 0.38 14.6a	± 0.49 15.1a	± 0.64 15.08a	± 0.55 15.75a
K (mg g^{-1} DW)	± 0.19 3.01a	± 0.24 2.9a	± 0.12 3.16a	± 0.24 2.91a
Ca (mg g^{-1} DW)	± 0.28 1.85a	± 0.23 1.91a	± 0.17 2.19a	± 0.18 2.26a
Mg (mg g^{-1} DW)	± 0.06 1.31a	± 0.04 1.26a	± 0.02 1.31a	± 0.07 1.34a
S (mg g^{-1} DW)	± 0.05 0.98a	± 0.05 1.08a	± 0.09 1.03a	± 0.7 1.08a
Mn ($\mu\text{g g}^{-1}$ DW)	± 0.98 12.6a	± 0.59 11.6a	± 0.87 11.3a	± 0.92 10.56a
B ($\mu\text{g g}^{-1}$ DW)	± 0.21 4.68a	± 0.31 4.38a	± 0.29 4.05a	± 0.3 4.35a

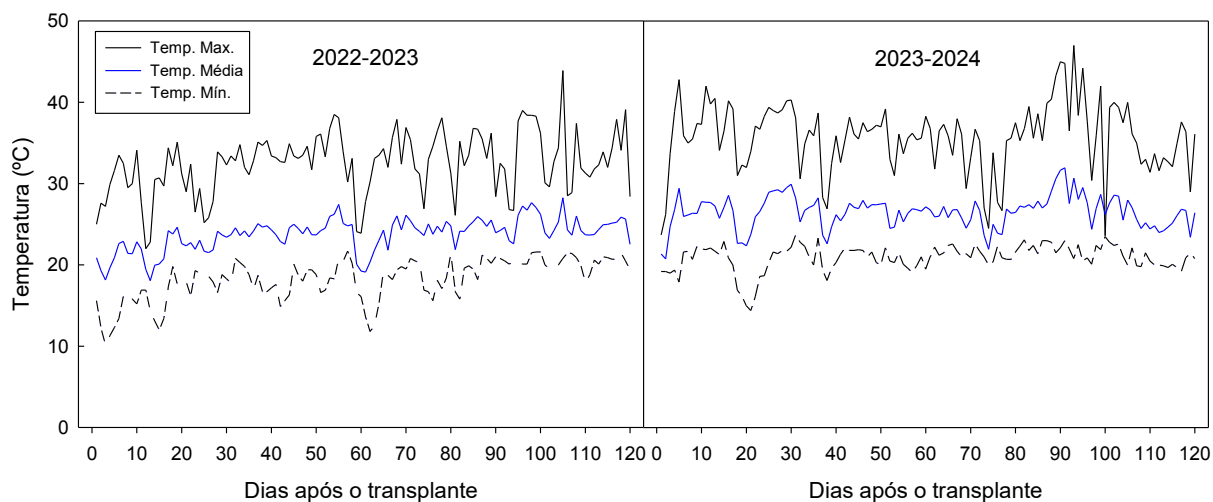


Fig. Sup. S1. Temperatura diária máxima, mínima e média ao longo dos experimentos de 2022-2023 e 2023-2024.

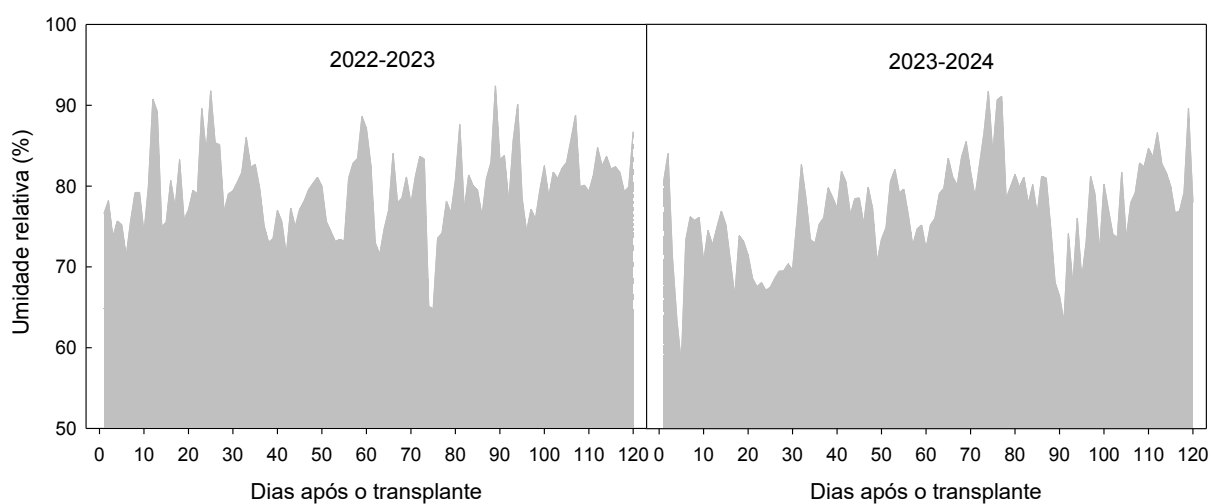


Fig. Sup. S2. Média da umidade relativa (%) ao longo dos experimentos de 2022-2023 e 2023-2024.

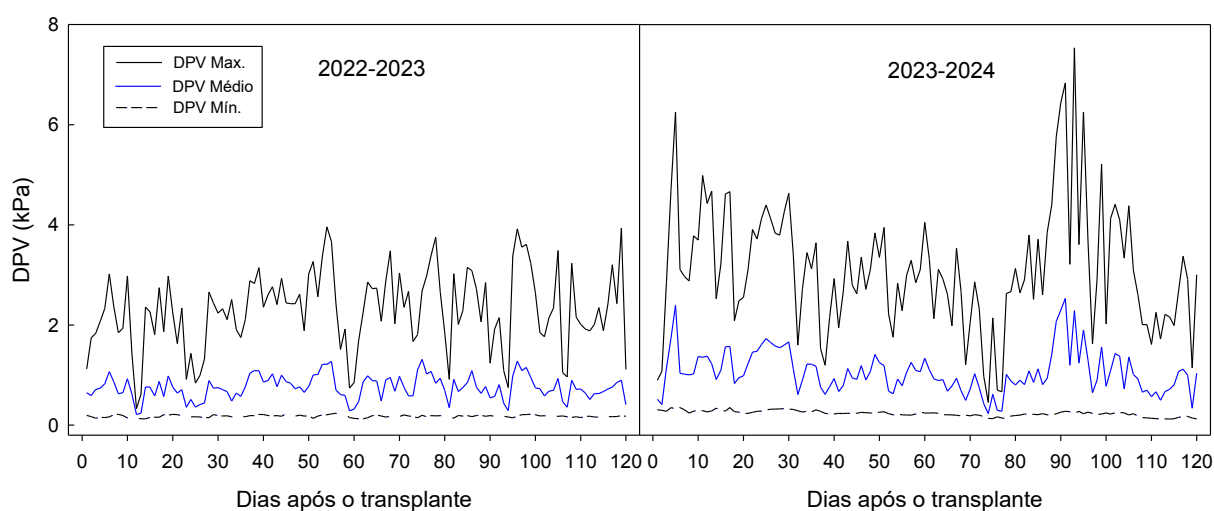


Fig. Sup. S3. Déficit de pressão de vapor (DPV) diário máximo, mínimo e médio ao longo dos experimentos de 2022-2023 e 2023-2024.

CAPÍTULO II

Alterações no crescimento e no metabolismo primário da raiz de plântulas de arroz (*Oryza sativa* L.) em resposta ao ácido abscísico

Resumo

O ácido abscísico (ABA) regula o desenvolvimento da raiz principal e das raízes laterais das plântulas de arroz. O ABA pode interagir com outros compostos como a auxina e espécies reativas de oxigênio (EROs) para reduzir o crescimento da raiz em tecidos específicos. Neste estudo foi avaliada a hipótese de que o ABA modula o crescimento radicular e o metabolismo primário de plântulas de arroz. Os resultados mostram que o ABA altera significativamente o crescimento das raízes, reduzindo o comprimento da raiz principal e o desenvolvimento das raízes laterais. Os resultados indicam que o ABA inibe o crescimento da raiz do arroz por induzir a produção de EROs, visto que o recrutador de oxigênio singlete, 1,4-diazabicyclo[2,2,2]-octano (DABCO), anulou o efeito repressivo do ABA no crescimento da raiz. Além disso, o ABA também modificou o metabolismo primário das raízes. O ABA aumentou a concentração de glicose e sacarose nas raízes. O tratamento com DABCO em conjunto com ABA restaurou ao nível do controle apenas a concentração de sacarose. O ABA aumentou a concentração de amido nas raízes e não afetou as concentrações de proteínas e aminoácidos. O tratamento com DABCO em conjunto com ABA não alterou a concentração de proteínas nas raízes, no entanto aumentou a concentração de aminoácidos. O tratamento apenas com DABCO não provocou grandes mudanças no metabolismo primário na raiz e na parte aérea. Ademais, os resultados sugerem que a maior produção de EROs no tratamento com ABA aumenta a concentração de auxina na raiz. Na parte aérea, a inibição do crescimento provocada pelo ABA não foi restaurada pelo DABCO. Portanto, o mecanismo de inibição do crescimento da parte aérea provocado pelo ABA não é o mesmo do observado na raiz. A inibição do crescimento ocasionada pelo ABA nas plântulas de arroz deve-se, principalmente, ao aumento da produção de EROs que inibe o desenvolvimento da raiz principal e das raízes laterais das plântulas de arroz.

Palavras-chave: regulação hormonal; crescimento radicular; regulação do crescimento; metabolismo de açúcares; crescimento de plântulas

Changes in growth and in primary metabolism of rice (*Oryza sativa* L.) roots seedlings in response by abscisic acid

Abstract

Abscisic acid (ABA) can control primary root and lateral root development of rice seedlings. ABA can work with other compounds like auxin and reactive oxygen species (EROs) to reduce rice root growth in specific root tissues. Here, we tested the hypothesis that ABA regulates root growth and primary metabolism of rice seedlings. The results shows that ABA led to significant changes in root growth, reducing primary root growth and lateral root development. The results indicates that ABA inhibit rice root growth by induce of EROs production, since a singlet oxygen recruiter, 1,4-diazabicycloocante (DABCO), can restore root growth inhibition of ABA. Glucose and sucrose concentrations increase in roots with ABA treatment. The addition of DABCO to ABA only restored sucrose concentration to control level. In addition, ABA increased starch concentration in roots and did not influence protein and amino acids concentrations. The treatment of DABCO added to ABA did not change the concentration of proteins in root, however, increased the concentration of amino acids. DABCO treatment did not have big modifications on metabolism. Moreover, the results suggests that the higher production of EROs in the ABA treated plants increased the auxin concentration. In shoots, the growth inhibition provoked by ABA is not restored by DABCO. Therefore, the mechanism of ABA growth restriction in the shoots is not the same than in the roots. The root growth inhibition provoked by ABA in rice seedlings is mainly inducing EROs production to reduce primary root growth and lateral root development.

Keywords: hormone regulation; root growth; growth regulation; sugar metabolism; seedling growth

1. Introdução

As plantas são organismos sésseis e possuem a habilidade de ajustar o crescimento da parte aérea e da raiz para conseguirem enfrentar as condições ambientais adversas (Meng et al., 2019; Zhang et al., 2007). A raiz fixa as plantas no solo e são extremamente importantes para a aquisição de água e nutrientes, necessários para o crescimento da planta e para a produção (Qin et al., 2023; Wnag et al., 2017). As plantas que possuem dificuldade de aumentar o diâmetro radicular, penetrar em camadas mais profundas do solo, ramificar as raízes e diminuir a razão parte aérea/raiz sofrem para lidar com os estresses abióticos como a seca (Gowda et al., 2011). O arroz, uma planta monocotiledônea, difere das espécies eudicotiledôneas em relação a morfologia do sistema radicular. Seu sistema radicular é composto pelas raízes seminais, que são originadas das sementes, e das raízes da coroa, ou nodal, que são formadas a partir do colmo (Harris, 2015). As raízes laterais são formadas a partir das raízes seminais e da coroa (Steffens et al., 2005). Além disso, os pelos radiculares, que são extensões das células da epiderme, tricoblastos, desempenham papel crucial para aumentar a superfície de absorção da raiz e se concentram na região de maturação radicular (Chen et al., 2006). Especialmente em condições de estresse, as raízes percebem a baixa disponibilidade de água e apresentam respostas fisiológicas e morfológicas para evitar maiores danos (Xu et al., 2012).

Os hormônios desempenham papel crucial no crescimento e desenvolvimento de diferentes tecidos das raízes, o que inclui a iniciação do meristema no ápice radicular e a formação de raízes laterais (Harris, 2015). O ácido abscísico (ABA), um dos principais hormônios vegetais, é conhecido por seu papel nas respostas a estresse biótico e abiótico, mas também é necessário para o adequado crescimento das plantas em condições não estressantes (Sah et al., 2016; Brookbank et al., 2021). A inibição ou promoção do crescimento pode depender da concentração, estágio de

crescimento, espécie e condição de crescimento (Sun et al., 2018). Em plantas não estressadas, elevados níveis de ABA usualmente inibe o crescimento radicular (Steffens et al., 2005; Li et al., 2017). No entanto, em condições de déficit hídrico moderado, o acúmulo de ABA pode estimular o crescimento radicular (Li et al., 2017; Humplík, et al., 2017). O ABA é fundamental na indução da expansão radial da raiz de plantas de arroz e a raiz primária dos mutantes deficientes na síntese de ABA (*mhz4-1*, *mhz5-1*, *aba1* e *aba2*) tem melhor penetração em solos compactados devido a raiz primária ser mais fina (Huang et al., 2022). Ademais, o ABA regula a divisão celular no meristema radicular, no centro quiescente e a diferenciação e expansão celular (Harris, 2015). Da mesma maneira, o hormônio pode regular a formação de raízes laterais desde a divisão das células do periciclo, até a formação do primórdio e ativação do meristema (Harris, 2015).

Usualmente, os hormônios não agem de maneira isolada e podem induzir ou reprimir a síntese de outros hormônios, regulando, igualmente, o desenvolvimento vegetal (Garcia, et al., 2023). O ABA funciona em uma rede com outros hormônios como a auxina e etileno, principalmente, para modificar a arquitetura radicular (Harris, 2015). A auxina pode influenciar no crescimento da raiz primária e controlar a iniciação das raízes laterais (Lv et al., 2021). Assim, a restrição do crescimento radicular pode requisitar a atividade da auxina (Emenecker e Strader, 2020). Altas concentrações de ABA podem inibir o desenvolvimento do primórdio da raiz lateral através da redução da concentração de auxina (Saini et al., 2013). Apesar da influência do ABA na biossíntese, sinalização e transporte da auxina, ainda se faz necessário adquirir mais informações da interação de ambos no crescimento radicular (Qin et al., 2023; Saini et al., 2013).

Alguns estudos vinculam o ABA com as espécies reativas de oxigênio (EROs), como o ânion superóxido (O_2^-), oxigênio singlete (1O_2) e o peróxido de hidrogênio (H_2O_2), produzidas na mitocôndria e na membrana plasmática, na mediação da inibição do crescimento radicular (He et al., 2012; Kwak et al., 2003). Sob baixa concentração, as EROs são importantes no crescimento das plantas como mensageiros, no entanto podem provocar efeitos negativos no crescimento e metabolismo quando produzidas em elevadas concentrações (He et al., 2012). As EROs têm participação importante no processo de fechamento dos estômatos provocado pelo aumento da concentração de ABA (Gayatri et al., 2017). Em raízes de plântulas de *Arabidopsis*, o O_2^- concentra-se no ápice da raiz, regulando a expansão celular, e o H_2O_2 concentra-se na zona de formação de pelos radiculares (Dunand et al., 2007). A regulação da produção das EROs pode ser realizada através do ABA e da auxina e influenciar no desenvolvimento radicular (Mhamdi e Breusegem, 2018; Mangano et al., 2017). A auxina estimula a produção de EROs na mitocôndria (Zhou et al., 2020) e o ABA promove a produção de EROs na mitocôndria e através uma NADPH oxidase na membrana plasmática (Huang, et al., 2016).

O ABA é muito importante para desenvolvimento das plantas e desempenha papel crucial em diversos processos fisiológicos. A investigação das alterações morfológicas e metabólicas provocadas pelo hormônio é fundamental para o entendimento da regulação do desenvolvimento. Analisar os mecanismos e efeitos da inibição do crescimento radicular de plantas de arroz ao aumento da concentração de ABA pode contribuir para superar condições adversas do ambiente. No presente capítulo investigou-se a hipótese de que baixas concentrações de ABA modifica o desenvolvimento e metabolismo primário da raiz de plântulas de arroz.

2. Material e métodos

2.1 *Material vegetal e condições de crescimento*

Os experimentos foram conduzidos em Viçosa, Minas Gerais, Brasil (20° 45'S, 42° 54'O, 650 metros de altitude). As sementes de arroz (*Oryza sativa* L. subsp. *indica* "IRGA 424 RI") foram tratadas com solução de hipoclorito de sódio 0.5%, posteriormente lavadas com água destilada e colocadas para germinar em rolos de papel germitest em câmara de crescimento (Forma Scientific Inc, Ohio, USA) a 30 °C no escuro por três dias. Sementes com radícula entre 2-4 cm de comprimento foram colocadas em caixas de 350 ml (10 plântulas por caixa) contendo solução nutritiva de Hoagland meia força. A solução foi renovada após 60 horas. As plantas foram mantidas em câmara de crescimento sob ciclo de 16/8 horas (dia/noite), 30 °C e 200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de intensidade de luz. Após cinco dias em solução nutritiva as plantas foram colhidas para análise. No primeiro experimento, as plântulas de arroz foram submetidas a diferentes concentrações de ABA (0, 5, 10 e 15 $\mu\text{mol ABA}$ – 2-cis,4-trans-ácido abscísico). No segundo experimento, as plântulas de arroz foram submetidas aos tratamentos com ABA (10 μmol), 1,4-diazabicyclo[2,2,2]octano (DABCO – 2.5 mM) e ABA + DABCO.

2.2 *Análise do sistema radicular*

Ao final do experimento, as plântulas foram colhidas e as raízes foram armazenadas em etanol 30%. O comprimento da parte aérea e da raiz principal foi mensurado utilizando uma régua graduada. As raízes primárias e secundárias foram

escaneadas e analisadas utilizando o software Win-Rhizo Pro (Regent Instruments Inc, Quebec, Canada). O comprimento total da raiz, número de raízes laterais e diâmetro da raiz foram determinados no sistema radicular das plantas. O comprimento das raízes laterais foi calculado subtraindo o comprimento total de raiz pelo comprimento da raiz principal.

2.3 Análise bioquímica

Após os cinco dias de solução nutritiva, amostras das raízes e parte aérea das plântulas foram colhidas, imediatamente congeladas em nitrogênio líquido e armazenadas em ultra freezer a -80 °C até as análises. As amostras foram maceradas até atingir uma condição de pó fino. Aproximadamente 60 mg de material fresco foram pesados para cada repetição para extração metanólica. As amostras foram levadas ao termomix à 80 °C por 20 minutos e, posteriormente, centrifugadas a 12000 g por 15 minutos. No sobrenadante foi determinado os açúcares (glicose, frutose e sacarose) e aminoácidos totais. No pellet foi determinado a concentração de amido e proteínas totais. Para a quantificação dos açúcares (glicose, frutose e sacarose), aminoácidos e proteínas totais, seguiu-se as instruções de Cross et al. (2006). A concentração de amido foi obtida como glicose equivalente, assim descrito por Hendricks et al. (2003).

2.4 Ensaio com azul de nitrotetrazólio

O ânion superóxido ($O_2^{\cdot-}$) foi detectado nas raízes de plântulas de arroz utilizando uma solução de nitrotetrazólio (NBT) à concentração de 500 μ M em tampão

fosfato (pH 6,1) à concentração de 20 mM. As plântulas foram coletadas e submersas por aproximadamente 20 minutos e lavadas com água destiladas. A reação química foi paralisada submergindo as plântulas em etanol 70% até a aquisição da imagem em uma lupa estereoscópica.

2.5 Atividade da catalase

Aproximadamente 80 mg de massa fresca de material macerado foi pesado e extraído em tampão fosfato (pH 7,0) contendo ácido etilenodiamino tetra-acético (EDTA) e fluoreto de fenilmetilsulfonil (PMSF). As amostras foram centrifugadas a 12000 g a 4 °C por 15 minutos. O sobrenadante foi coletado para análise. A atividade da catalase foi mensurada como descrito por Havir e McHale (1987).

2.6 Quantificação de auxina

As raízes das plântulas de arroz foram cortadas na junção da raiz com a parte aérea, lavadas com água destilada, secas em papel e armazenadas em nitrogênio líquido. A concentração de auxina foi determinada utilizando o método descrito por Müller e Munné-Bosch (2011). As amostras radiculares foram extraídas em metanol/isopropanol/ácido acético (20/19/1). A auxina foi identificada em um LC-MS/MS Agilent 1200 infinity series acoplado a um espectômetro de massa do tipo triplo-quadruplo (QqQ) modelo 6430 (Agilent Technology, Palo Alto, Ca, USA).

2.7 Análise estatística

Os experimentos foram realizados seguindo o delineamento inteiramente casualizado. A unidade experimental foi composta de 10 plantas por caixa, ao qual constituiu uma repetição, e seis repetições por tratamento. Para as análises bioquímicas, seis repetições foram analisadas para cada tratamento. A análise de variância (ANOVA $P < 0,05$) foi realizada para comparar o efeito dos tratamentos. O teste de média de Tukey a 5% de probabilidade foi realizado para determinar a diferença estatística entre os tratamentos.

3. Resultados

3.1 O ABA restringe o crescimento radicular

Os resultados mostram que houve uma redução progressiva do crescimento das plântulas com o aumento da concentração de ABA na solução de desenvolvimento de arroz (Fig. 1a). O comprimento da parte aérea das plântulas foi progressivamente inibido com o aumento da concentração de ABA na solução nutritiva (Fig. 1b). O efeito máximo na inibição do comprimento da parte aérea das plântulas foi induzido por ABA à concentração de 15 μM , quando o alongamento da parte aérea foi reduzido em 72%, em comparação com as plântulas do controle (Fig. 1b). O comprimento da raiz principal foi reduzido em 7%, 25% e 38% nos tratamentos com ABA às concentrações de 5, 10 e 15 μM , respectivamente, em comparação com o controle (Fig. 1c). O comprimento total da raiz e o comprimento total das raízes laterais (CTRL) reduziram com o aumento da concentração de ABA (Fig. 1d-e). O número de raízes laterais reduziu em 35%, 69% e 81% nos tratamentos com ABA às concentrações de 5, 10 e 15 μM , respectivamente, em comparação ao controle (Fig.

1f). O diâmetro médio da raiz foi progressivamente aumentado com o aumento da concentração de ABA (Fig. 1g). A exposição das plântulas de arroz ao ABA, às concentrações de 5, 10 e 15 μM aumentou em 11%, 43% e 47% o diâmetro da raiz, respectivamente, em comparação com as plântulas controle. A massa seca da parte aérea reduziu em 3%, 16% e 53% nos tratamentos com ABA às concentrações de ABA de 5, 10 e 15 μM , respectivamente (Fig. 1h). De forma semelhante ao observado na parte aérea, a massa seca da raiz das plântulas de arroz reduziu em 19%, 46% e 46% com o aumento da concentração de ABA (Fig. 1i).

3.2 O DABCO mitiga os efeitos inibitórios provocados pelo ABA na raiz

Para investigar o papel das EROs na inibição do crescimento radicular de plântulas de arroz, diferentes concentrações de DABCO, um sequestrador de $^1\text{O}_2$, foram testadas em conjunto com ABA (Fig. S1a). O comprimento da parte aérea foi pouco afetado pela adição de DABCO ao ABA em comparação as plântulas tratadas apenas ABA (Fig. S1b). Apenas as concentrações de 1 e 2,5 mM de DABCO reverteram a redução do crescimento da parte aérea de forma significativa nos tratamentos com ABA+DABCO. No entanto, nos tratamentos com ABA+DABCO, a reversão máxima da inibição do crescimento da raiz primária induzida pelo ABA ocorreu na concentração de 2,5 mM de DABCO (Fig. S1c). Nos tratamentos com ABA+DABCO, a maior concentração testada de DABCO (5 mM) provocou uma redução do crescimento da raiz primária maior do que o tratamento apenas com ABA. Com base nos resultados, a concentração 2,5 mM de DABCO foi selecionada para prosseguir a investigação.

O tratamento com DABCO (2,5 mM) e ABA foi mais eficaz em reverter a inibição promovida pelo ABA o crescimento da raiz em relação a parte aérea das plântulas de arroz (Fig. 2a). O comprimento da parte aérea das plântulas tratadas com ABA+DABCO não alterou significativamente em relação ao tratamento com ABA, embora ambos os tratamentos reduziram significativamente o comprimento da parte aérea em relação ao controle (Fig. 2b). O crescimento da raiz primária das plântulas tratadas com DABCO aumentou em relação ao controle (Fig. 2c). No entanto, os tratamentos com ABA e ABA+DABCO reduziram o comprimento da raiz primária em 33% e 11% em relação as plântulas controle, respectivamente (Fig. 2c). Os tratamentos com ABA, DABCO e ABA+DABCO reduziram significativamente o comprimento total da raiz e o comprimento total das raízes laterais (CTRL) das plântulas de arroz em comparação ao controle (Fig. 2d-e). As raízes das plântulas de arroz tratadas com ABA aumentaram o diâmetro em 37% em relação ao controle (Fig. 2f). Ademais, os resultados mostraram que as plântulas aumentaram o diâmetro da raiz sob tratamento com DABCO (24%) e ABA+DABCO (20%), quando comparado com as plântulas do controle (Fig. 2f). O tratamento com ABA reduziu em 63% o número de raízes laterais em comparação ao controle (Fig. 2g). Os tratamentos DABCO e ABA+DABCO diminuíram em 26% e 49%, respectivamente, o número de raízes laterais das plântulas de arroz em comparação ao controle (Fig. 2g).

3.3 O ABA altera o metabolismo primário das plântulas de arroz

Em relação ao metabolismo primário, as alterações do ABA na parte aérea e na raiz das plântulas de arroz foram determinadas através da quantificação de glicose, frutose, sacarose, aminoácidos totais, proteínas totais e amido (Fig. 3a-f). O

tratamento com ABA aumentou em 77% e 82% a concentração de glicose na parte aérea e raiz, respectivamente (Fig. 3a). Ademais, o tratamento com ABA+DABCO aumentou significativamente a concentração de glicose (77%) nas raízes em relação ao controle (Fig. 3a). Os tratamentos com DABCO e ABA+DABCO diminuíram a concentração de frutose e aumentaram a concentração de sacarose na parte aérea das plântulas em relação ao controle (Fig. 3b, c). Nas raízes, os tratamentos com ABA e com DABCO aumentaram a concentração de sacarose em relação ao controle (Fig. 3c). Os tratamentos com ABA, DABCO e ABA+DABCO reduziram a concentração de amido na parte aérea em 31%, 36% e 41% em relação ao controle, respectivamente (Fig. 3d). Por outro lado, a concentração de amido na raiz aumentou nos tratamentos com ABA (77%) e ABA+DABCO (99%) em relação ao controle. A concentração de proteínas totais na parte aérea e na raiz não alterou estatisticamente sob os tratamentos com ABA, DABCO e ABA+DABCO em relação ao controle (Fig. 3e). A concentração de aminoácidos totais na parte aérea aumentou significativamente nas plântulas tratadas com DABCO (171%) e ABA+DABCO (119%) e na raiz das plântulas tratadas com ABA+DABCO (59%) em relação ao controle (Fig. 3f).

3.4 Localização de O_2^- , atividade da catalase e concentração de auxina na raiz

O ensaio com a utilização de NBT para identificação de O_2^- revelou que o principal local de acúmulo ocorreu na extremidade da raiz principal e das raízes laterais nas plântulas tratadas com ABA (Fig. 4a, b). A adição de DABCO ao ABA manteve a concentração de O_2^- na raiz principal e nas raízes laterais semelhante as plântulas do tratamento controle. Ademais, as plântulas tratadas apenas com DABCO apresentaram resultado com NBT semelhante as plântulas do controle. Com a adição

de diferentes concentrações de auxina aos tratamentos com ABA e ao ABA+DABCO, a restrição do desenvolvimento da raiz principal e das raízes laterais foi mais intensa do que ao tratamento com ABA (Fig. S2). Para confirmar que a auxina participa da inibição do desenvolvimento da raiz nas plântulas tratadas com ABA, foi realizada a quantificação da concentração de auxina na raiz. A concentração de auxina na raiz das plântulas de arroz tratadas com ABA aumentou em 44% em relação ao controle (Fig. 4c). Apesar de não haver diferença estatística em relação ao controle, a concentração de auxina na raiz das plântulas tratadas com DABCO diminuiu em 11%. As plântulas tratadas com ABA+DABCO não diferiram significativamente do controle em relação a concentração de auxina na raiz. Em relação a atividade da catalase na raiz, foi observado um aumento de 35% da atividade da enzima nas plântulas tratadas com ABA em comparação com as plântulas do controle (Fig. 4d). O tratamento apenas com DABCO aumentou em 43% a atividade da catalase na raiz e a combinação ABA+DABCO aumentou a atividade em 61% em relação as plântulas do controle.

4. Discussão

Os hormônios desempenham um papel fundamental no controle de vários processos de crescimento e desenvolvimento, incluindo o desenvolvimento da raiz principal e das raízes laterais (Malheiros et al., 2019). Embora o ABA seja amplamente conhecido como “hormônio do estresse”, esse regulador também exerce influência em condições não estressantes (Emenecker e Strader, 2020). Os resultados mostraram que o ABA inibiu o crescimento da raiz principal e das raízes laterais, mas aumentou o diâmetro da raiz e alterou o metabolismo primário (Fig. 1-3). A adição de DABCO ao ABA conseguiu reverter grande parte da inibição do crescimento radicular provocado

pelo ABA. Portanto, os resultados indicam que boa parte do controle do desenvolvimento da raiz principal e das raízes laterais é devido ao aumento da produção de EROs gerado pelo ABA. Ademais, os resultados mostram que o aumento da concentração de auxina nas raízes nas plântulas tratadas com ABA é influenciado pelas EROs (Fig. 4c). De forma diferente ao observado na raiz, o DABCO não mitigou a inibição do crescimento da parte aérea promovida pelo ABA, o que indica que o mecanismo de inibição do crescimento seja diferente.

O tratamento com ABA aumentou de modo significativo a concentração de glicose e sacarose nas raízes das plântulas de arroz em relação ao controle (Fig. 3a-c). O tratamento com ABA+DABCO também aumentou a concentração de glicose em relação ao controle (Fig. 3a-c). No entanto, a concentração de sacarose nas raízes das plântulas tratadas com ABA+DABCO manteve-se no nível das plântulas do controle. Desse modo, os resultados sugerem que o ABA influencia diretamente o metabolismo do açúcar, especialmente na regulação da concentração da glicose, e esse efeito ocorre de forma independente da ação das EROs. Apesar do desenvolvimento da raiz primária e das raízes secundárias serem dependentes da disponibilidade de carbono (Willoume e Pages, 2006), a restrição do desenvolvimento da raiz provocada pelo ABA não está associada com a baixa disponibilidade de hexoses e sacarose na raiz. Ademais, a concentração de amido foi maior nas raízes das plântulas tratadas com ABA e ABA+DABCO em comparação ao controle (Fig. 3d). O que, de forma similar, sugere que o acúmulo de amido na raiz das plântulas tratadas com ABA não está associado com o aumento da produção de EROs e não é fator limitante para o desenvolvimento radicular (Fig. 3-d). Neste sentido, os resultados mostraram que o ABA não diminuiu a força dreno das raízes de plântulas de arroz para restringir o desenvolvimento. De fato, o tratamento com ABA diminuiu o

comprimento da raiz principal e o número de raízes laterais mesmo com o aumento da concentração de glicose, sacarose e amido. Por outro lado, o tratamento com ABA restringiu o crescimento da parte aérea, aumentou a concentração de glicose e diminuiu a concentração de amido. Portanto, os resultados indicam que o tratamento com ABA regula o metabolismo do carbono na parte aérea de uma forma diferente do que ocorre na raiz.

Apesar de haver evidências de que a concentração de proteínas está associada com a regulação do crescimento da raiz e parte aérea (Sulpice et al., 2013; Andrews et al., 2006), a restrição do desenvolvimento da raiz e da parte aérea nas plântulas tratadas com ABA foi independente da concentração de proteínas totais (Fig. 3e). Os resultados mostraram que o tratamento com ABA inibiu o desenvolvimento da parte aérea e da raiz sem alterar de forma significativa a concentrações de proteínas totais em relação ao controle. Ademais, os dados mostram que o tratamento com ABA também não altera a concentração de aminoácidos totais tanto na raiz quanto na parte aérea das plântulas de arroz. O DABCO, individualmente e combinado com ABA, aumentou a concentração de aminoácidos totais na parte aérea e somente o tratamento com ABA+DABCO aumentou a concentração de aminoácidos nas raízes em comparação ao controle (Fig. 3f). Portanto, o ABA inibe o crescimento radicular e aumenta a concentração de açúcares (glicose e sacarose) na raiz sem modificar a concentração de proteínas e aminoácidos totais nas plântulas de arroz (Fig. 3a-f).

A aumento da produção de EROs na raiz diminui a divisão celular e reduz o tamanho da zona meristemática (Tsukagoshi, 2016). O NBT é um composto que interage com o O_2^- para formar um composto estável (formazan) de coloração azul (Volk e Moreland, 2014). As plântulas foram submersas em solução com NBT para visualizar o acúmulo de O_2^- ao longo da raiz (Fig. 4a-b). Os resultados mostram que

as plântulas tratadas com ABA acumularam O_2^- próximo a extremidade da raiz principal e das raízes laterais em comparação com as raízes das plântulas do controle (Fig. 4a-b). As plântulas tratadas com ABA+DABCO pouco diferenciaram em relação ao acúmulo de O_2^- na raiz em comparação ao controle (Fig. 4ab). Assim, os dados sugerem que a maior produção de EROs restringe o desenvolvimento da raiz primária e das raízes secundárias das plântulas de arroz. De forma semelhante, em *Arabidopsis*, o O_2^- acumula principalmente na ponta da raiz e controla o desenvolvimento da raiz principal e das raízes secundárias (Tsukagoshi et al., 2010; Dunand et al., 2007). Ademais, as plântulas de arroz tratadas com ABA aumentaram a atividade da catalase na raiz em comparação ao controle (Fig. 4c). Entretanto, de algum modo, a adição de DABCO manteve a atividade da enzima alta. Neste sentido, os dados mostram que as EROs participam da inibição do desenvolvimento da raiz principal e laterais das plântulas de arroz tratada com ABA.

O aumento da concentração de EROs altera a concentração de auxina e modifica a arquitetura da raiz (Zhou et al., 2020). O ABA aumentou consideravelmente a concentração de auxina na raiz das plântulas de arroz (Fig. 4c). Por outro lado, o tratamento com ABA+DABCO manteve a concentração de auxina no nível das plântulas do controle. Portanto, os resultados indicam que as EROs regulam positivamente a produção de auxina nas raízes das plântulas de arroz tratadas com ABA. Ademais, o aumento do diâmetro da raiz pode ocorrer, principalmente, devido a expansão das células corticais e pode ser coordenado pelo ABA e pela auxina (Qin et al., 2023; Huang et al., 2022). O diâmetro das raízes das plântulas tratadas apenas com ABA foi superior ao das plântulas tratadas com ABA+DABCO (Fig. 2f). Curiosamente, as plântulas tratadas com ABA+DABCO reduziram a concentração de auxina na raiz, mas permaneceram com o diâmetro da raiz superior ao das plântulas

do controle (Fig. 2f; Fig. 4c). Assim, os resultados indicam que parte do aumento do diâmetro da raiz deve-se ao aumento da concentração da auxina nas plântulas tratadas com ABA (Fig. 2f). Portanto, parece existir uma forma dependente de auxina e uma forma dependente de ABA no aumento do diâmetro das raízes de plântulas de arroz.

5. Conclusão

O ABA restringe o crescimento da raiz principal, reduz o número de raízes laterais e aumenta o diâmetro radicular em plântulas de arroz. A inibição do crescimento radicular pelo ABA em plântulas de arroz é parcialmente revertida pela adição de DABCO, sequestrador de 1O_2 . Portanto, os resultados sugerem que a restrição do comprimento da raiz é em grande parte provocada pelo aumento da produção de EROs. As alterações provocadas pelo ABA também ocorrem no metabolismo primário, principalmente nas concentrações de açúcares e do amido. Ademais, a concentração de auxina na raiz é regulada pelas EROs nas plântulas tratada com ABA. Na parte aérea, as alterações no crescimento e metabolismo primário provocados pelo ABA não apresentam resultados semelhantes aos das raízes. Portanto, os resultados indicam a existência de mecanismos diferentes de inibição do crescimento entre parte aérea e raiz provocados pelo ABA. A relação entre o ABA com o metabolismo primário ainda não está clara e necessita de mais investigações. Ademais, os resultados sugerem que a auxina também desempenha papel importante na inibição do desenvolvimento da raiz ocasionada pelo ABA.

Referências

ANDREWS, M.; RAVEN, J. A.; LEA, P. J.; SPRENT, J. I. A role of shoot protein in shoot-root dry matter allocation in higher plants. **Annals of Botany**, v. 97, p. 3-10, 2006. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcj009>

CHEN, C. W., YANG, Y. W., LUR, H. S., TSAI, Y. G., CHANG, M. C. 2006. A novel function of abscisic acid in the regulation of rice (*Oryza sativa* L.) root growth and development. **Plant and Cell Physiology**, v. 47, p. 1-13, 2006. DOI: <https://doi.org/10.1093/pcp/pci216>

CROSS, J. M., KORFF, M. V., ALTMANN, T., BARTZETKO, L., SULPICE, R., GIBON, Y., PALACIOS, N., STITT, M. V. Variation of enzyme activities and metabolite levels in 24 Arabidopsis accessions growing in carbon-limited conditions. **Plant Physiology**, v.142, p. 1574-1588, 2006. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.106.086629>

DUNAND, C., CRÈVECORUR, M., PENEL, C. Distribution of superoxide and hydrogen peroxide in Arabidopsis root and their influence on root development: possible interaction with peroxidases. **New Phytologist**, v. 174, p. 332-341, 2007. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.01995.x>

EMENECKER, R. J., STRADER, L. C. Auxin-abscisic acid interactions in plant growth and development. **Biomolecules**, v. 10, p. 1-15. 2020. DOI: <https://doi.org/10.3390/biom10020281>

DEKKERS, B. J. W., SCHUURMANS, J. A. M. J., SMEEKENS, S. C. M. Interaction between sugar and abscisic acid signaling during seedling development in *Arabidopsis*. **Plant Molecular Biology**, v. 67, p. 151-167, 2007. <https://doi.org/10.1007/s11103-008-9308-6>

GARCIA, P. O., VILLAIZÁN, A. G. O., ONEJEME, F. C., MÜLLER, M., POLLMANN, S. Do opposites attract? Auxin-abscisic acid crosstalk: new perspective. **International Journal of Molecular Science**, v. 24, p. 1-19, 2023. DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms24043090>

GAYATRI, G., AGURLA, S., KUSCHITSU, K., ANIL, K., RODILE, A. R., RAGHAVENDRA, A. S. Stomatal closure and rise in ROS/NO of Arabidopsis guard cells by tobacco microbial elicitors: cryptogein and harpin. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, p. 1-10, 2017. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01096>

GOWDA, V. R. P., HENRY, A., YAMAUCHI, A., SHASHIDHAR, H. E., SERRAJ, R. Root biology and genetic improvement for drought avoidance in rice. **Field Crops Research**, v. 122, p. 1-13, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2011.03.001>

HAVIR, E. A., MCHALE, N. A. Biochemical and development characterization of multiple forms of catalase in tobacco leaves. **Plant Physiology**, v. 84, p. 450-455, 1987. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.84.2.450>

HARRIS, J. Abscisic acid: hidden architect of root system structure. **Plants**, v. 4, p. 548-572, 2015. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants4030548>

HE, J., DUAN, Y., HUA, D., FAN, G., WANG, L., LIU, Y., CHEN, Z., HAN, L., QU, L. J., GONG, Z. DEXH Box RNA helicase-mediated mitochondrial reactive oxygen species production in Arabidopsis mediates crosstalk between abscisic acid and auxin signaling. **The Plant Cell**, v. 24, p. 1815-1833, 2012. <https://doi.org/10.1105/tpc.112.098707>

HENDRIKS, J. H. M., KOLBE, A., GIBON, Y., STTIT, M., GEIGENBERGER, P. ADP-glucose pyrophosphorylase is activated by post-translational redox-modification in response to light and sugars in leaves of Arabidopsis and other plant species. **Plant Physiology**, v. 133, p. 838-849, 2003. <https://doi.org/10.1104/pp.103.024513>

HUANG, G., KILIC, A., KARADY, M., ZHANG, J., MEHRA, P., SONG, X., STURROCK, C. J., ZHU, W., QIN, H., HARTMAN, S., SCHNEIDER, H. M., BHOSALE, R., DODD, I. C., SHARP, R. E., HUANG, R., MOONEY, S. J., LIANG, W., BENNETT, M. J., ZHANG, D., PANDEY, B. K. Ethylene inhibits rice root elongation in compacted soil via ABA- and aux-mediated mechanism. **PNAS**, v. 119, p. 1-10, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.2201072119>

HUANG, S.; AKEN, O.; SCHWARZLÄNDER, M.; BELT, K.; MILLAR, A. H. The roles of mitochondrial reactive oxygen species in cellular signaling and stress response in plants. **Plant Physiology**, v. 28, p. 1551-1559, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.16.00166>

HUMPLÍK, J. F., BERGOUGNOUX, V., VOLKENBURGH, E. To stimulate or inhibit? That is the question for the function of abscisic acid. **Trends in Plant Science**, v. 22, p. 830-840, 2017. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.20317.07.009>

KWAK, J. M., MORI, I. C., PEI, Z. M., LEONHARDT, N., TORRES, M. A., DANGL, J. L., BLOOM, R. E., BODDE, S., JONES, J. D. G., SCHROEDER, J. I. NADPH oxidase *AtrbohD* and *AtrbohF* genes function in ROS-dependent ABA signaling in Arabidopsis. **The EMBO Journal**, v. 22, p. 2623-2633, 2003. DOI: <https://doi.org/10.1093/emboj/cdg277>

LI, X., CHEN, L., FORDE, B. G., DAVIES, W. The biphasic root growth response to abscisic acid in Arabidopsis involves interaction with ethylene and auxin signaling pathways. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, p. 1-12, 2017. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01493>

LV, B., WEI, K., HU, K., TIAN, T., ZHANG, F., YU, Z., ZHANG, D., SU, Y., SANG, Y., ZHANG, X., DING, Z. MPK14-mediated auxin signaling controls lateral root development via ERF13-regulated very-long-chain fatty acid biosynthesis. **Molecular Plant**, v. 14, p. 285-297, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.molp.2020.11.011>

MALHEIROS, R. S. P., COSTA, L. C., ÁVILA, R. T., PIMENTA, T. M., TEIXEIRA, L. S., BRITO, F. A. L., ZSÖGÖN, A., ARAÚJO, W. L., RIBEIRO, D. M. Selenium downregulates auxin and ethylene biosynthesis seedlings to modify primary metabolism and root architecture. **Planta**, v. 250, p. 333-345, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00425-019-03175-6>

MANGANO, S.; DENITA-JUAREZ, S. P.; CHOI, H. S.; MARZOL, E.; HWANG, Y.; RANOCHA, P.; VELASQUEZ, S. M.; BORASSI, C.; BARBERINI, M. L.; APTEKMANN, A. A.; MUSHCIETTI, J. P.; NADRA, A. D.; DUNAND, C.; CHO, H. T.; ESTEVEZ, J. M. Molecular link between auxin and ROS-mediated polar growth. *PNAS*, v. 114, p. 5289-5294. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.1701536114>

MENG, F., XIANG, D., ZHU, J., LI, Y., MAO, C. Molecular mechanisms of root development in rice. *Rice*, v. 12, p. 1-10, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12284-018-0262-x>

MHAMDI, A.; BREUSEGEM, F. Reactive oxygen species in plant development. *Development*, v. 145, p. 1-12. DOI: <https://doi.org/10.1242/dev.164376>

MÜLLER, M.; MUNNÉ-BOSCH, S. Rapid and sensitive hormonal profiling of complex plant samples by liquid chromatography coupled to electrospray ionization tandem mass spectrometry. *Plant Methods*, v.7, p. 1-11, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1186/1746-4811-7-37>

OLANTUNJI, D., GEELE, D., VERSTRAETEN, I. Control of endogenous auxin levels in plant root development. *International Journal of Molecular Science*, v. 18, p. 1-29, 2017. DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms18122587>

QIN, H., WANG, J., QIAO, J., QUAN, R., HUANG, R. Abscisic acid promotes auxin biosynthesis to inhibit root elongation in rice. *Plant Physiology*, v. 191, p. 1953-1967, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1093/plphys/kiac586>

SAH, S. K., REDDY, K. R., LI, J. 2016. Abscisic acid and abiotic stress tolerance in crop plants. *Frontiers in Plant Science*, v. 7, p. 1-26. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00571>

SAINI, S.; SHARMA, I.; KAUR, N.; PATI, P. K. Auxin: a master regulator in plant root development. *Plant Cell Reports*, v. 32, p. 742-757. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00299-013-1430-5>

SULPICE, R.; NIKOLOSKI, Z.; TSCHOEP, H.; ANTONIO, C.; KLEESSEN, S.; LARHLIMI, A.; SELBIG, J.; ISHIHARA, H.; GIBON, Y.; FERNIE, A. R.; SITT, M. Impact on carbon and nitrogen supply on relationships and connectivity between metabolism and biomass in a broad panel of Arabidopsis accessions. *Plant Physiology*, v. 162, p. 347-363, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.112210104>

SUN, L. R., WANG, Y. B., HE, S. B., HAO, F. S. Mechanisms for abscisic acid inhibition of primary root growth. *Plant Signaling & Behavior*, v. 13, p. 1-4, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1080/15592324.2018.1500069>

STEFFENS, B., WANG, J., SAUTER, M. Interactions between ethylene, gibberellin and abscisic acid regulate emergence and growth rate of adventitious roots in deepwater rice. *Planta*, v. 223, p. 604-612, 2005. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00425-005-0111-1>

TSUKAGOSHI, H. Control of root growth and development by reactive oxygen species. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 29, p. 57-63, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2015.10.012>

TSUKAGOSHI, H., BUSCH, W., BENFEY, P. N. Transcriptional regulation of ROS controls transition from proliferation to differentiation in the root. **Cell**, v. 143, p. 606-616, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cell.2010.10.020>

VOLK, A. P. D.; MORELAND, J. G. ROS-Containing endosomal compartments: implications for signaling, in: *Methods in Enzymology*. **Elsevier**, v. 535, p. 201-224, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-397925-4.00013-4>

XU, W., JIA, L., SHI, W., LIANG, J., ZHOU, F., LI, Q., ZHANG, J. 2012. Abscisic acid accumulation modulates auxin transport in the root tip to enhance proton secretion for maintaining root growth under moderate water stress. **New Phytologist**, v. 197, p. 139-150, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.12004>

WANG, T., LI, C., WU, Z., JIA, Y., WANG, H., SUN, S., MAO, C., WANG, X. Abscisic acid regulates auxin homeostasis in rice root tips to promote root hair elongation. **Frontiers in Plant Science**. 8, 1-18, 2017, 2017. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01121>

WILLAUME, M.; PAGÈS, L. How periodic growth pattern and source/sink relations affect root growth in oak tree seedlings. **Journal of Experimental Botany**, v. 57, p. 815-826, 2006. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/erj059>

ZHANG, H., RONG, H., PILBEAM, D. Signaling mechanisms underlying the morphological responses of the root system to nitrogen in *Arabidopsis thaliana*. **Journal of Experimental Botany**, v. 58, p. 2329-2338, 2007. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/erm114>

ZHOU, X.; XIANG, Y.; LI, C.; YU, G. Modulatory role of reactive oxygen species in root development in model plant of *Arabidopsis thaliana*. **Frontiers in Plant Science**, v. 1, p. 1-13, 2020. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.485932>

Figuras

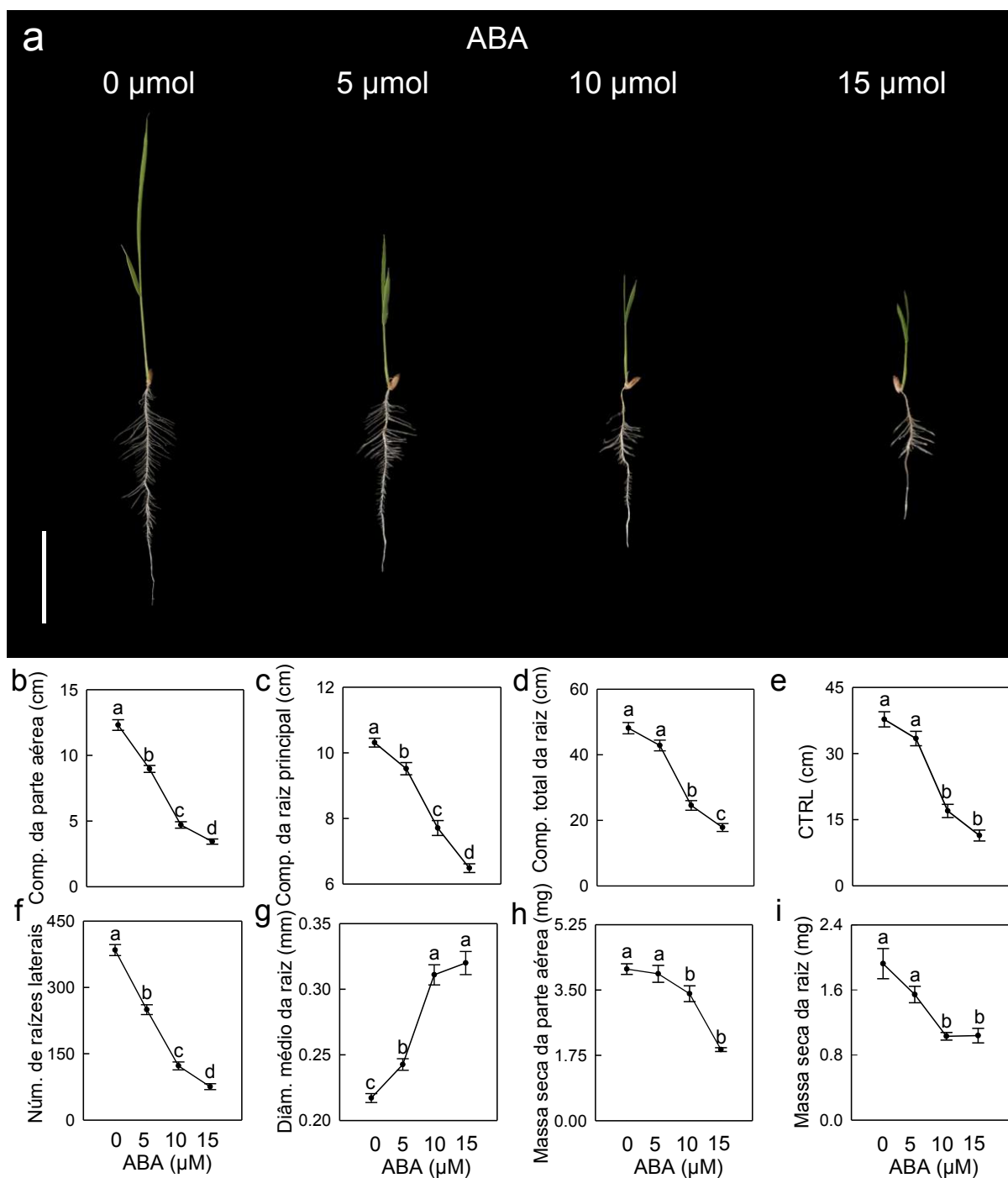


Fig. 1 Efeito do ABA no crescimento de plântulas de arroz. (a) Fenótipo de plântulas de arroz após cinco dias em solução de Hoagland meia força sob diferentes concentrações de ABA. (b) Comprimento da parte aérea. (c) Comprimento da raiz primária. (d) Comprimento total da raiz. (e) Comprimento total de raízes laterais (CTRL). (f) Número de raízes laterais. (g) Diâmetro média da raiz. (h) Massa seca da parte aérea. (i) Massa seca da raiz. Os dados representam médias \pm erro padrão ($n =$

6). Letras diferentes indicam diferença estatística de acordo com o teste de Tukey a 5% de probabilidade. A barra no canto inferior esquerdo possui 5 cm (a).

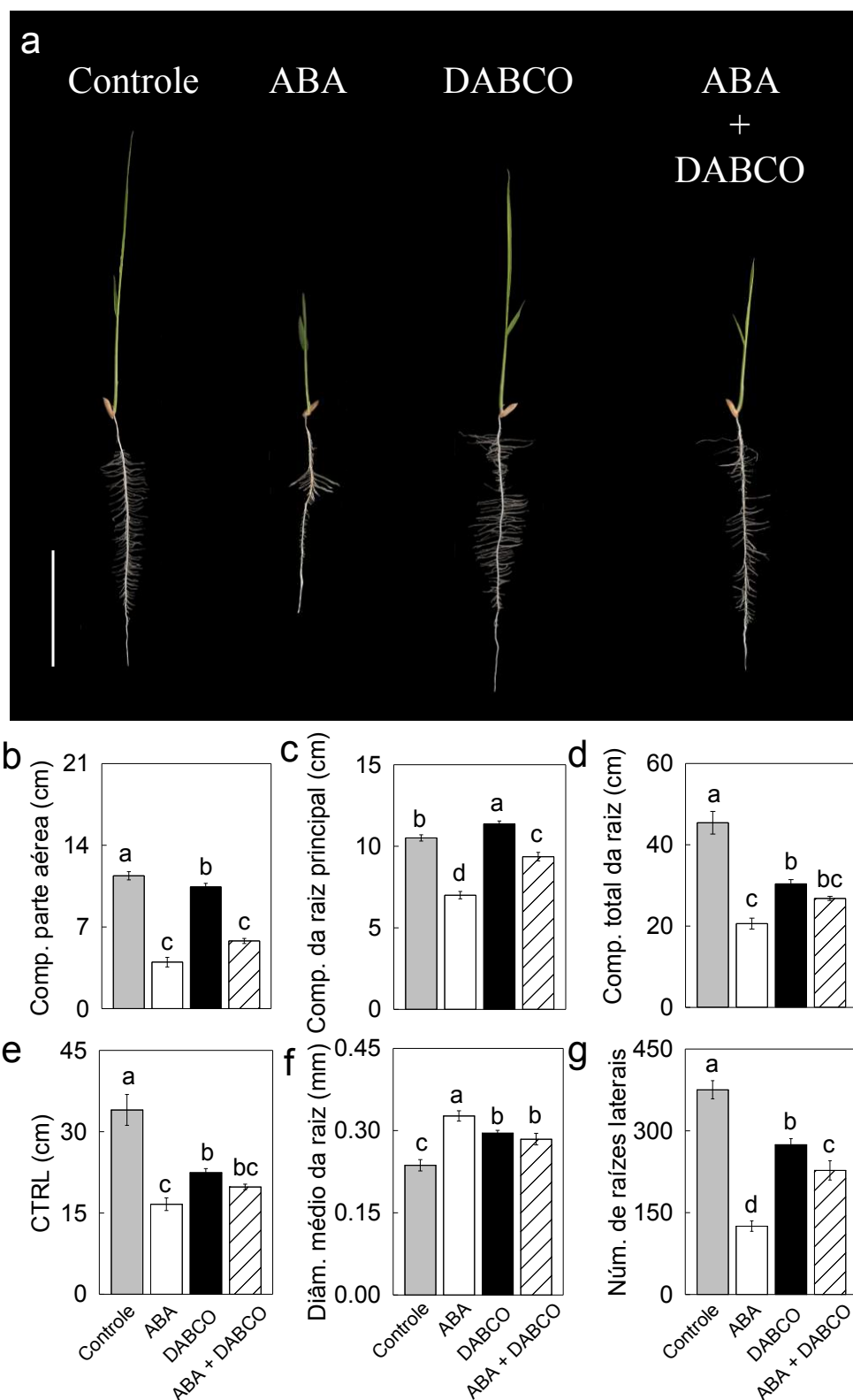


Fig. 2 Efeito do ABA e DABCO, individualmente e combinados, no crescimento de plântulas de arroz. (a) Fenótipo de plântulas de arroz após cinco dias em solução

nutritiva de Hoagland meia força com tratamentos de ABA (10 μ M), DABCO (2.5 mM) e ABA + DABCO. (b) Comprimento da parte aérea. (c) Comprimento da raiz primária. (d) Comprimento total da raiz. (e) Comprimento total de raízes laterais. (f) Diâmetro médio da raiz. (g) Número de raízes laterais. As barras são médias \pm erro padrão ($n = 6$). Letras diferentes indicam diferença estatística de acordo com o teste de Tukey a 5% de probabilidade. A barra de no canto inferior esquerdo possui 5 cm (a).

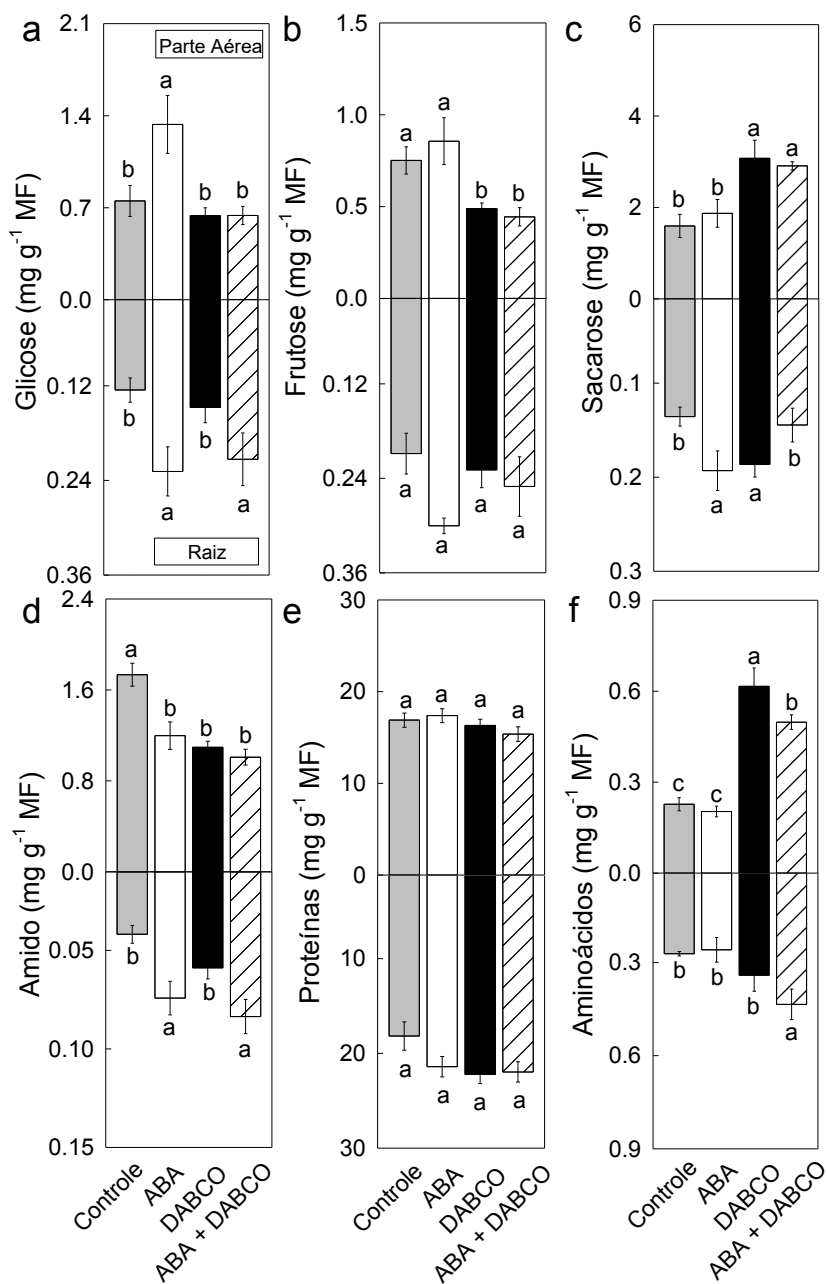


Fig. 3 Efeito do ABA (10 μ M) e DABCO (2.5 mM), individualmente e combinados, nas concentrações de metabólitos na parte aérea e raízes de plântulas de arroz. (a) Glicose. (b) Frutose. (c) Sacarose. (d) Amido. (e) Proteínas totais. (f) Aminoácidos

totais. As barras são médias \pm erro padrão ($n = 6$). Letras diferentes indicam diferença estatística de acordo com o teste de Tukey a 5% de probabilidade.

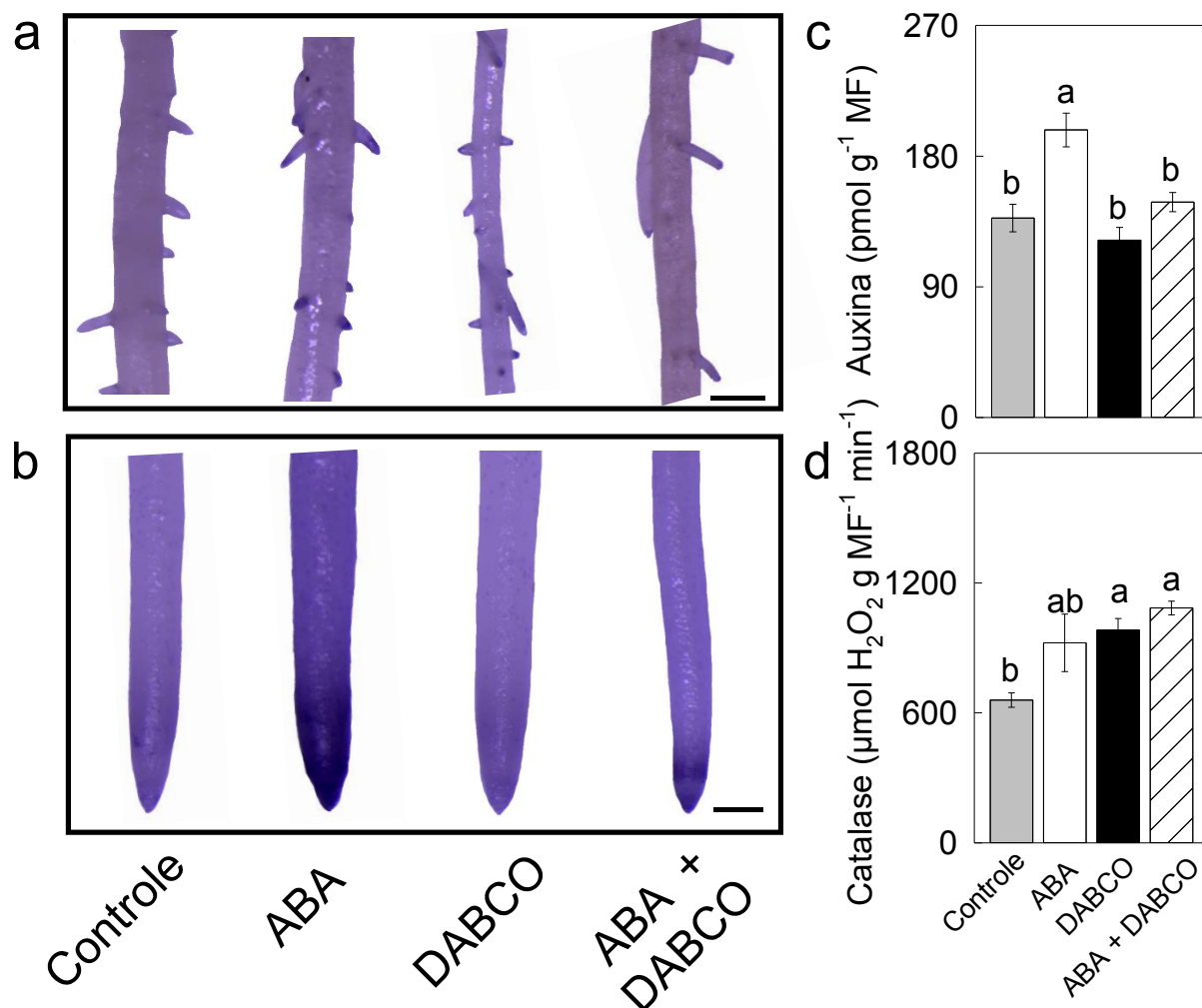


Fig. 4 Efeito do ABA (10 μM) e DABCO (2.5 mM), individualmente e combinados, em plântulas de arroz após três dias em solução de Hoagland meia força. Raízes de plântulas de arroz coloridas com NBT na (a) zona de diferenciação e (b) zona meristemática e de alongamento. (c) Concentração de auxina na raiz. (d) Atividade da catalase na raiz. As barras são médias com \pm erro padrão ($n = 6$). Letras diferentes indicam diferença estatística de acordo com o teste de Tukey a 5% de probabilidade. A barra de escala representa (a) 200 μm e (b) 800 μm .

Dados suplementares

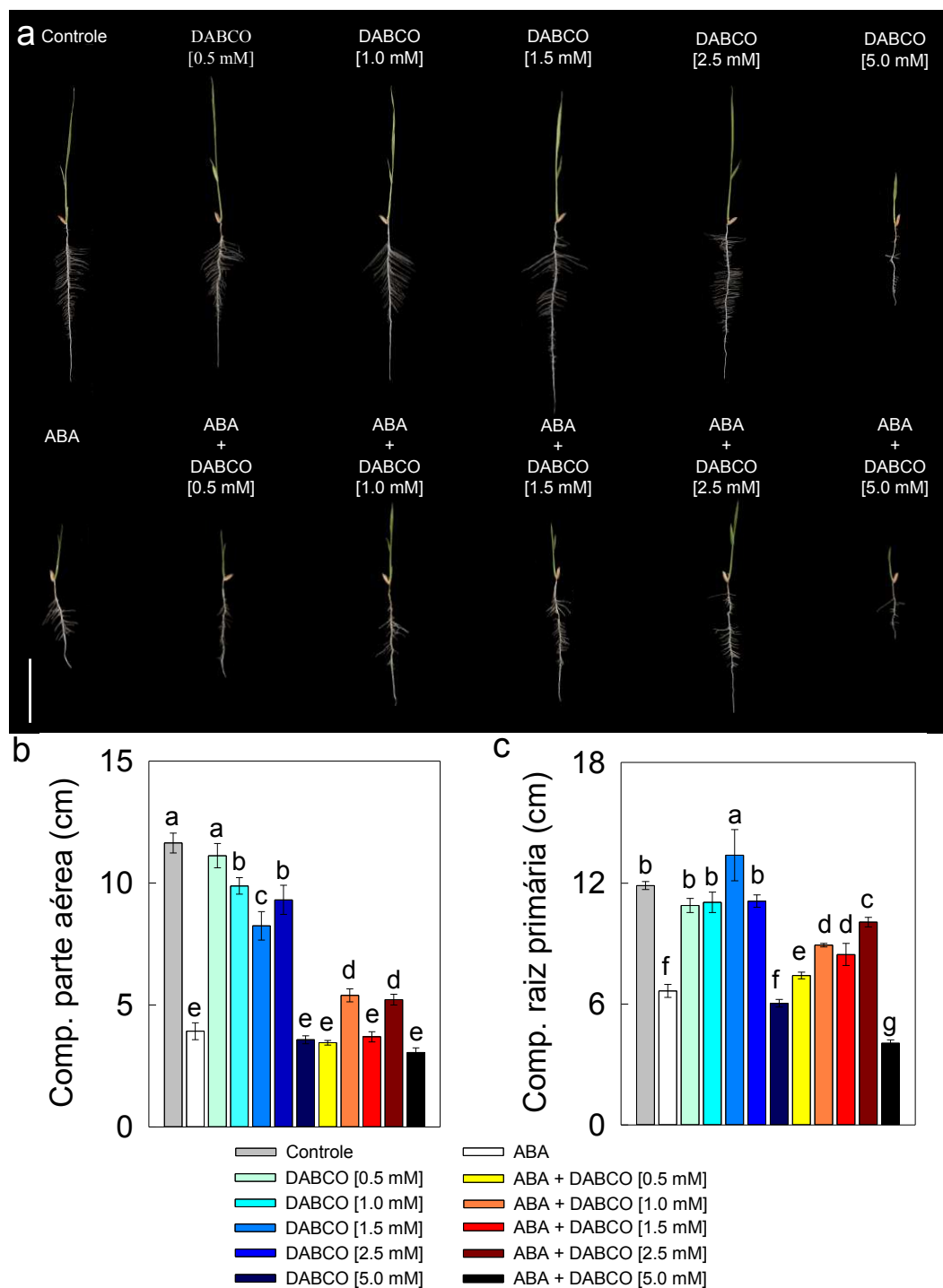


Fig. S1 Efeito do ABA (10 μ M) e diferentes concentrações de DABCO no crescimento de plântulas de arroz. (a) Fenótipo de plântulas de arroz após cinco dias em solução de Hoagland meia força. (b) Comprimento da parte aérea. (c) Comprimento da raiz primária. As barras são médias com \pm erro padrão ($n = 6$). Letras diferentes indicam diferença estatística de acordo com o teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade. A barra de no canto inferior esquerdo possui 5 cm (a).

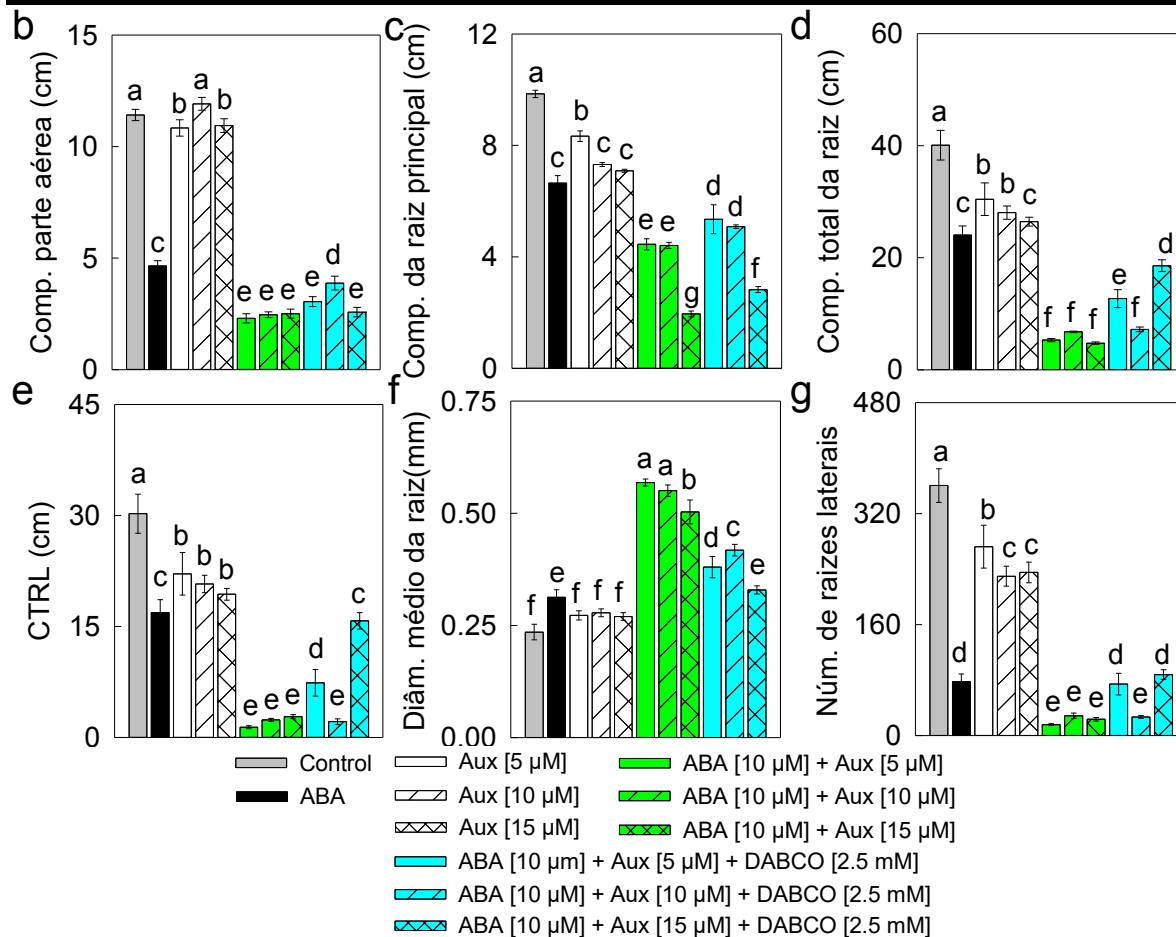
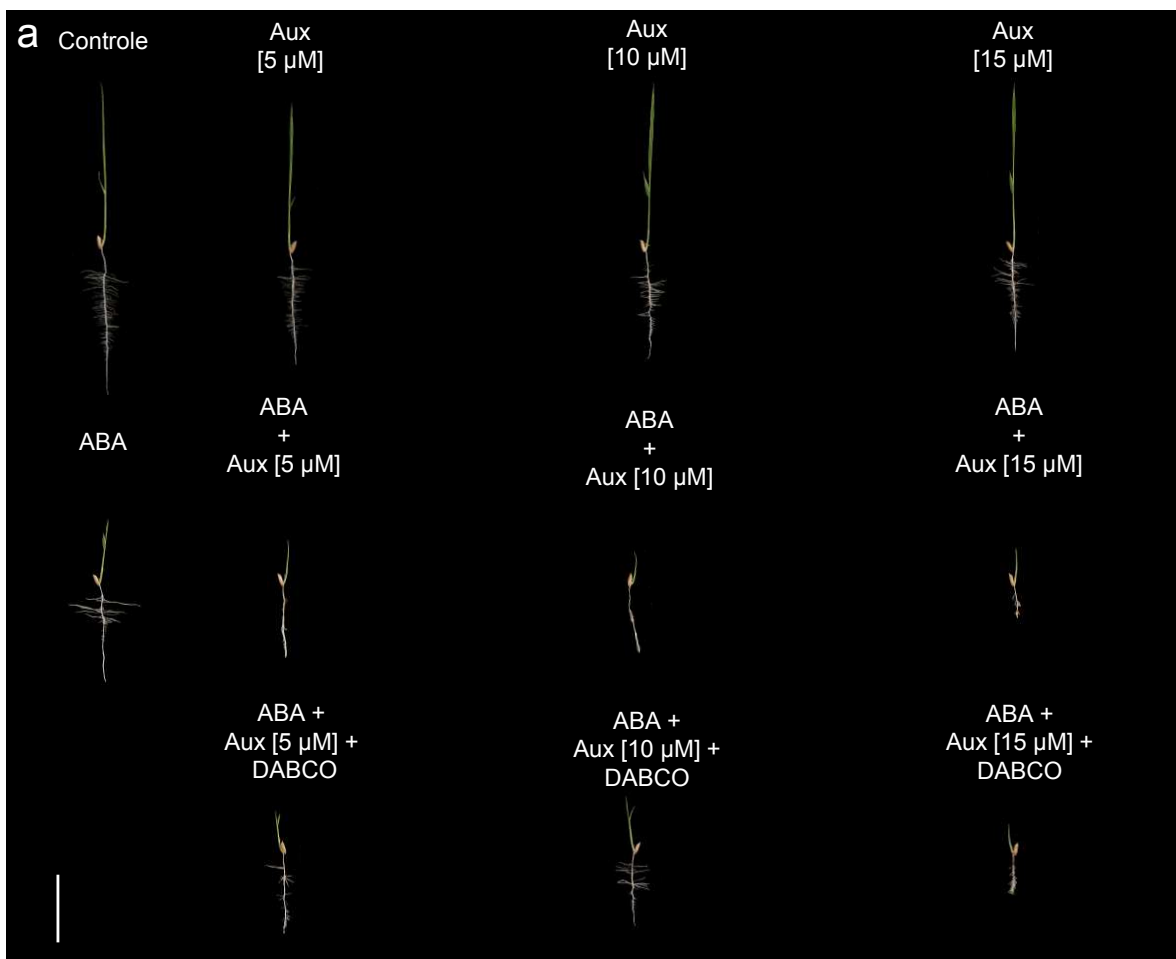


Fig. S2 Efeito dos tratamentos de Auxina, ABA, ABA + Auxina e ABA + Auxina + DABCO em plântulas de arroz. (a) Fenótipos de plântulas de arroz após cinco dias em solução nutritiva de Hoagland com auxina, ABA (10 μ M) e DABCO (2.5 mM). (b) Comprimento da parte aérea. (c) Comprimento da raiz principal. (d) Comprimento total da raiz. (e) Comprimento total de raízes laterais. (f) Diâmetro médio da raiz. (g) Número de raízes laterais. As barras são médias com \pm erro padrão ($n = 6$). Letras diferentes indicam diferença estatística de acordo com o teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade. A barra de no canto inferior esquerdo possui 5 cm (a).

CONCLUSÃO GERAL

O estudo mostra os efeitos do ácido abscísico (ABA) no crescimento, produção e qualidade de grãos de plantas de arroz. De forma geral, o ABA induz o crescimento de plantas de arroz, aumenta a qualidade nutricional dos grãos e produz mais massa de grãos em comparação as plantas do controle. Apesar da menor condutância estomática, as folhas das plantas de arroz tratadas com ABA aumentaram a taxa fotossintética e produção de açúcares, garantindo o fornecimento de assimilados para o maior crescimento vegetativo e a maior produção de grãos. O aumento da produção das plantas de arroz tratadas com ABA resulta da maior produção de perfilhos. As plantas tratadas com ABA aumentaram a concentração de P, Fe, Cu, Zn açúcares (glicose e frutose) e amido nos grãos. Ademais, os resultados mostram que o ABA em plântulas de arroz inibe o desenvolvimento radicular principalmente devido ao aumento de espécies reativas de oxigênio (EROs). Ademais, nas plântulas de arroz tratadas com ABA, a maior produção de EROs resulta no aumento da produção de auxina. Por outro lado, a inibição do desenvolvimento da parte aérea das plântulas tratadas com ABA ocorre de maneira diferente da inibição da raiz. O tratamento com ABA em conjunto com 1,4-diazabicyclo[2,2,2]octano (DABCO) não mitiga a inibição provocada pelo ABA.