

RESSALVA

Atendendo solicitação do autor,
o texto completo desta tese será
disponibilizado somente a partir de
12/08/2020.

CLEITON JOSÉ ALVES

CITOCININA NA CULTURA DO ARROZ DE TERRAS ALTAS

Tese apresentada à Faculdade de Ciências Agronômicas da Unesp Campus de Botucatu, para obtenção do título de Doutor em Agronomia (Agricultura).

Orientador: Carlos Alexandre Costa
Crusciol

Botucatu

2019

A474c Alves, Cleiton José
 Citocinina na cultura do arroz de terras altas /
 Cleiton José Alves. -- Botucatu, 2019
 106 p. : il., tabs.

 Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista
 (Unesp), Faculdade de Ciências Agrônômicas,
 Botucatu
 Orientador: Carlos Alexandre Costa Crusciol

 1. Agronomia. 2. Arroz de terras altas. 3. Fisiologia
 vegetal. 4. Nutrição de plantas. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp.
Biblioteca da Faculdade de Ciências Agrônômicas, Botucatu. Dados
fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.


CERTIFICADO DE APROVAÇÃO


Título: **“CITOCININA NA CULTURA DO ARROZ DE TERRAS ALTAS”**

AUTOR: CLEITON JOSÉ ALVES

ORIENTADOR: CARLOS ALEXANDRE COSTA CRUSCIOL

Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de Doutor em AGRONOMIA (AGRICULTURA), pela Comissão Examinadora:


Prof. Dr. CARLOS ALEXANDRE COSTA CRUSCIOL
Produção e Melhoramento Vegetal / Faculdade de Ciências Agrônômicas de Botucatu


Prof. Dr. JOÃO DOMINGOS RODRIGUES
Botânica / Instituto de Biociências de Botucatu - UNESP


Pesquisador Dr. ADRIANO STEPHAN NASCENTE
/ EMBRAPA Arroz e Feijão


Prof. Dr. ORIVALDO ARF
Fitotecnia, Tecnologia de Alimentos e Sócio Economia / Faculdade de Engenharia de Ilha Solteira


Prof. Dr. ANDRÉ FRÓES DE BORJA REIS
Produção Vegetal / Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz

Botucatu, 12 de agosto de 2019.

À minha família,
dedico.

AGRADECIMENTOS

Primeiramente a DEUS.

Aos meus pais, José e Orotilde, pela educação que me deram e por ter mostrado o caminho que um homem honrado deve seguir.

Aos meus irmãos, Kele e Wellington, por todo suporte e amizade que sempre me deram.

Ao Professor Dr. Carlos Alexandre Costa Crusciol, uma pessoa de conduta exemplar que proveu todo o alicerce para eu alcançar esse título. Tenho certeza que mais do que um orientador, foi um Amigo.

Aos amigos da República, Cristiano Pariz, Jorge Martinelli, Saulo Simões, Luiz Moretti, Murilo de Souza e Heitor Reis, pessoas que me receberam muito bem em Botucatu e sempre estiveram presentes, compartilhando dos bons e maus momentos.

Aos estagiários Lucas Oshiro (Kuniling) e Bruno Scalice (Zeca Urubu), pela disponibilidade em ajudar, não foram poucas as atividades ao longo de quatro anos.

Aos amigos, Gabriela Siqueira, Letusa Momesso, Sueko Tanaka, Ariani Garcia, Nídia Costa, Daniele Scudeletti, Leila Bernart, Marcelo Volf, Murilo de Campos, João Bossolani, Vitor Rodrigues, Rafael Vilela, Claudio Martins, Jayme Ferrari, Antônio Carmeis, Luiz Jordão, Danilo Almeida, Kassiano Rocha e Leontino Oliveira, todos contribuíram de alguma forma na minha caminhada.

Ao corpo de docentes e servidores da Faculdade de Ciências Agrônômicas (FCA) – Unesp, Campus de Botucatu, pela contribuição na minha aprendizagem e atividades ao longo desses anos.

À Faculdade de Engenharia – Unesp, Campus de Ilha Solteira, por tudo que vivi e aprendi durante a graduação e mestrado.

À Universidade da Carolina do Norte em Chapel Hill, por fornecer a estrutura onde realizei parte da minha tese.

Ao Professor Dr. Joseph John Kieber, por ter me aceitado com aluno temporário em seu laboratório, fornecer recursos e contribuir cientificamente para com minha pesquisa.

Aos amigos do Kieber's Lab, Kwame, Kevin, Daniel, Asia, Charlie, Christian e Jamie, pela amizade e respeito ao longo dos 12 meses que convivemos.

A todos os brasileiros que conheci na Carolina do Norte, Paulo Teixeira, Joana Araújo, Lucas Mariani, Jéssica Miranda, Ana Nogueira, Amanda Matrai e principalmente aos amigos do Brazilian Storm. Vocês foram mais que amigos.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), pelo apoio financeiro, concedido por meio de bolsa de doutorado (Processo nº 2015/26660-2) e de bolsa estágio de pesquisa no exterior (Processo nº 2017/01743-8).

Meu muito obrigado.

“Que homem é o homem que não faz do mundo um lugar melhor?”

Trecho do filme Cruzada (Kingdom of Heaven)

RESUMO

A aplicação da citocinina thidiazuron (TDZ) é uma técnica que promove aumentos na produtividade de arroz (*Oryza sativa* L.), no entanto, é necessário entender o funcionamento dessa substância em plantas de arroz. Objetivou-se com esse trabalho verificar a influência do TDZ nos aspectos fisiológicos, morfológicos, nutricionais e produtivos de um cultivar de arroz de terras altas. Foi realizado experimento com delineamento em blocos casualizados, aplicando doses de thidiazuron (0, 0,8, 1,6 e 2,4 g ha⁻¹) no perfilhamento do cultivar Ana 8001, favorecido com irrigação por aspersão, durante duas safras (2015/2016 e 2016/2017). Foi avaliado o teor foliar das citocininas 6-benzilaminopurina (BAP) e trans-zeatina ribosídeo (TZR), absorção de N, P, K, Ca, Mg, S, Fe, Cu, Zn e Mn, crescimento da planta, componentes da produção e produtividade de grãos. Realizou-se também experimento em casa de vegetação com o objetivo de verificar a influência de citocininas na altura, componentes da produção, produtividade de grãos e expressão genica de cultivares mutantes de arroz, alterados na rota de sinalização celular desse hormônio. A aplicação de citocinina aumentou os teores foliares de 6-benzilaminopurina e trans-zeatina ribosídeo na primeira safra. O aumento no número de espiguetas por panícula e fertilidade das espiguetas, em função das doses de TDZ, resultaram em incrementos na produtividade na ordem de 24% e 13% na safra 2015/2016 e 2016/2017, respectivamente. Em 2016/2017, os teores de K na folha aumentaram 2,0, 6,8, 3,1 e 0,9 g kg⁻¹ com a aplicação das doses de TDZ na diferenciação foliar, florescimento, grão leitoso e ponto de colheita, respectivamente. A concentração de K na panícula aumentou 1,91 g kg⁻¹ no ponto de colheita. Apesar das diferenças climáticas entre as duas safras, foi possível observar que com a aplicação de TDZ houve maior acúmulo de matéria seca nas folhas e colmo da planta, sendo posteriormente translocada para as estruturas reprodutivas. Nos cultivares mutantes de arroz OsPHP, OsRR tipo B e OsCKX, houve diferenças nos pigmentos fotossintéticos, altura de plantas, componentes da produção e produtividade de grãos em resposta a aplicação de citocinina. A expressão genica mostra que, mesmo com rupturas no OsHK, a planta aumenta a expressão de OsRR4, gene que governa as características relacionadas à citocinina na planta. O uso de citocinina na cultura do arroz promove maior absorção

de nutrientes, crescimento e desenvolvimento da planta, resultando em maior produtividade de grãos.

Palavras-chave: Fisiologia vegetal. Regulador vegetal. Análise de crescimento. Absorção de nutrientes. Expressão gênica.

ABSTRACT

Application of the cytokinin thidiazuron (TDZ) is a technique which promotes increases in grain yield of rice (*Oryza sativa* L.), however, it is necessary to understand the action of this substance in rice plants. The objective of this work was to verify the influence of TDZ on the physiological, morphological, nutritional and productive aspects of an upland rice cultivar. A randomized block design experiment was carried out, applying doses of thidiazuron (0, 0.8, 1.6 and 2.4 g ha⁻¹) on tillering stage of the cultivar ANa 8001, favored by sprinkler irrigation, during two crop seasons (2015/2016 and 2016/2017). It was evaluated the leaf content of cytokines 6-benzylaminopurine (BAP) and trans-zeatin riboside (TZR), the uptake of N, P, K, Ca, Mg, S, Fe, Cu, Zn and Mn, plant growing and grain yield. An experiment was also carried out to verify the influence of cytokinins on morphological aspects and genetic expression of mutant rice cultivars, altered in the cellular pathway signaling of this hormone. The application of cytokinin increased leaf contents of 6-benzylaminopurine and trans-zeatin riboside in the first crop season. The increase in the number of spikelets per panicle and spikelet fertility as a function of TDZ doses resulted in increases of 24% and 13% in 2015/2016 and 2016/2017, respectively. In 2016/2017, the leaf K contents increased by 2.0, 6.8, 3.1 and 0.9 g kg⁻¹ with the application of TDZ doses on leaf differentiation, flowering, milky grain and harvest point. respectively. Panicle K content increased 1.91 g kg⁻¹ at harvest point. Despite the climatic differences between the two-crop season, it was possible to observe that cytokinin increases the dry matter accumulation in the leaves and stalk of the plant, being after translocated to the reproductive structures, resulting in increases of grain yield. The OsPHP, OsRR type B and OsCKX rice mutant cultivars showed increases in photosynthetic pigments, differences in plant height, yield components and grain yield in response to cytokinin doses. The gene expression shows that, even with OsHK disruption, the plant increases the expression of OsRR4, the gene that governs cytokinin-related characteristics in the plant. The use of cytokinin in rice crop promotes greater nutrient uptake, plant growth and development, resulting in higher grain yield.

Keywords: Plant physiology. Plant growth regulator. Growth analysis. Nutrient uptake. Gene expression.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1 - Dados diários de precipitação pluvial, temperatura máxima e mínima durante a condução do experimento em 2015/2016 (a) e 2016/2017 (b)	29
Figura 2 - Fertilidade das espiguetas de plantas de arroz tratadas com doses de thidiazuron em 2015/2016 e 2016/2017	35
Figura 3 - Desdobramento estatístico para as variáveis número de espiguetas panícula ⁻¹ (a) e produtividade de grãos (b) em plantas de arroz tratadas com doses de thidiazuron em 2015/2016 e 2016/2017	36
Figura 1 - Dados diários de precipitação pluvial, temperatura máxima e mínima durante a condução do experimento em 2015/2016 (a) e 2016/2017 (b)	47
Figura 2 - Desdobramento estatístico para teores de N no colmo avaliado no ponto de colheita de plantas de arroz tratadas com thidiazuron em 2015/2016 e 2016/2017. Barras de erros representam diferença mínima significativa	50
Figura 3 - Desdobramento estatístico para os teores de K na folha nas fases de diferenciação foliar (a), emborrachamento (b), florescimento (c), grão leitoso (d), ponto de colheita (e) e na panícula no ponto de colheita (f) de plantas de arroz tratadas com thidiazuron. Barras de erros representam diferença mínima significativa, ns: não significativo	53
Figura 4 – Produtividade de grãos (a), quantidade de macronutrientes (b) e micronutrientes (c) exportados em grãos de plantas de arroz tratadas com thidiazuron em 2015/2016 e 2016/2017.....	55
Figura 1 - Dados diários de precipitação pluvial, temperatura máxima e mínima durante a condução do experimento em 2015/2016 (a) e 2016/2017 (b)	67
Figura 2 - Acúmulo de matéria seca (kg ha ⁻¹) nas folhas (a), colmo (b), panículas (c) e parte aérea (d) de plantas de arroz tratadas com thidiazuron em 2015/2016.....	71
Figura 3 - Acúmulo de matéria seca (kg ha ⁻¹) nas folhas (a), colmo (b), panículas (c) e parte aérea (d) de plantas de arroz tratadas com thidiazuron em 2016/2017.....	72
Figura 4 - Índice de área foliar (m ² m ⁻²) (a), taxa de crescimento da cultura (g g ⁻¹ m ⁻²) (b), taxa de crescimento relativo (g g ⁻¹ m ⁻²) (c), taxa de assimilação líquida (g cm ⁻² dia ⁻¹) (d) e área foliar específica (m ² g ⁻¹) (e) de plantas tratadas com thidiazuron em 2015/2016.....	74
Figura 5 - Índice de área foliar (m ² m ⁻²) (a), taxa de crescimento da cultura (g g ⁻¹ m ⁻²) (b), taxa de crescimento relativo (g g ⁻¹ m ⁻²) (c), taxa de assimilação líquida (g cm ⁻² dia ⁻¹) (d) e área foliar específica (m ² g ⁻¹) (e) de plantas tratadas com thidiazuron em 2016/2017.....	76
Figura 6 - Desdobramento estatístico para produtividade de grãos em função de doses de thidiazuron em 2015/2016 e 2017/2017. A interação entre o fator doses de thidiazuron e safra foi significativo a 5% de probabilidade no teste F	77
Figura 1 - Produtividade de grãos em plantas tratadas com doses de 6-benzialminopurina (BAP) e thidiazuron (TDZ).....	91

Figura 2 - Teores de clorofila a (a), clorofila b (b), clorofila a + b (c) e carotenoides (d) do cultivar de arroz Kitaake tratado com 6-benzialminopurina (BAP) e thidiazuron (TDZ).....	92
Figura 3 - Teores de clorofila a (a), clorofila b (b), clorofila a + b (c) e carotenoides (d) do cultivar mutante de arroz OsPHP tratado com 6-benzialminopurina (BAP) e thidiazuron (TDZ).....	92
Figura 4 - Teores de clorofila a (a), clorofila b (b), clorofila a + b (c) e carotenoides (d) do cultivar mutante de arroz OsRR tipo B tratado com 6-benzialminopurina (BAP) e thidiazuron (TDZ).....	93
Figura 5 - Teores de clorofila a (a), clorofila b (b), clorofila a + b (c) e carotenoides (d) do cultivar mutante de arroz OsCKX tratado com 6-benzialminopurina (BAP) e thidiazuron (TDZ).....	94
Figura 6 - Altura de plantas, número de panículas por planta, número de grãos por panícula, fertilidade das espiguetas e produtividade de grãos de plantas de arroz selvagem e mutantes (OsRR type B, OsPHP triple e OsCKX) tratados com 6-benzialminopurina (BAP) e thidiazuron (TDZ).....	96
Figura 7 - Expressão do gene OsRR4 em de arroz do tipo selvagem, HK4 e HK4-6 tratados com citocinina exógena. A dobra de expressão para 6-benzialminopurina (BAP) e thidiazuron (TDZ) é em relação ao tratamento controle.....	97

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Caracterização dos atributos químicos do solo da área experimental referente as safras de 2015/2016 e 2016/2017.....	28
Tabela 2 – Probabilidade de F ($\leq 0,05$) e teores foliares de 6-benzilaminopurina e trans-zeatina ribosídeo ao longo do ciclo do arroz tratado com thidiazuron em 2015/2016 e 2016/2017.....	33
Tabela 3 - Probabilidade do teste F ($\leq 0,05$) para altura de plantas, número de panículas m^{-2} , número de espiguetas panícula ⁻¹ , fertilidade das espiguetas, massa de 1000 grãos, produtividade de grãos, rendimento de engenho, rendimento de inteiros e grãos quebrados em função de doses de TDZ aplicado durante o perfilhamento da cultura em 2015/2016 e 2016/2017.....	34
Tabela 4 - Altura de plantas, fertilidade das espiguetas massa de 1000 grãos, rendimento de inteiros e grãos quebrados de plantas de arroz tratadas com doses de thidiazuron em 2015/2016 e 2016/2017.....	34
Tabela 1 - Caracterização dos atributos químicos do solo da área experimental referente as safras de 2015/2016 e 2016/2017.....	46
Tabela 2 - Probabilidade de F ($\leq 0,05$) para os teores de nutrientes durante a diferenciação floral (DF), emborrachamento (EB), florescimento (FL), grão leitoso (GL) e pondo de colheita (PC) em plantas de arroz tratadas com thidiazuron em 2015/2016 e 2016/2017.....	51
Tabela 3 - Probabilidade de F ($\leq 0,05$) para produtividade de grãos e nutrientes exportados em plantas de arroz tratadas com thidiazuron em 2015/2016 e 2017/2017.....	54
Tabela 1 - Caracterização dos atributos químicos do solo da área experimental referente as safras de 2015/2016 e 2016/2017.....	66

SUMÁRIO

	INTRODUÇÃO GERAL	21
	CAPÍTULO 1 – ANÁLISE DE CITOCININA E PRODUTIVIDADE DE ARROZ DE TERRAS ALTAS COM APLICAÇÃO FOLIAR DE THIDIAZURON	26
1.1	INTRODUÇÃO.....	27
1.2	MATERIAL E MÉTODOS	28
1.2.1	Caracterização da área e delineamento experimental	28
1.2.2	Condução do experimento.....	30
1.2.3	Análise do teor foliar de citocininas	30
1.2.4	Biometria, componentes da produção e produtividade de grãos	31
1.2.5	Análise estatística	31
1.3	RESULTADOS	32
1.3.1	Análise do teor foliar de citocininas	32
1.3.2	Biometria, componentes da produção e produtividade	33
1.4	DISCUSSÃO.....	36
1.4.1	Análise foliar dos níveis de citocinina	36
1.4.2	Biometria, componentes da produção e produtividade de grãos	38
1.5	CONCLUSÃO	39
	REFERÊNCIAS	39
	CAPÍTULO 2 – APLICAÇÃO FOLIAR DE THIDIAZURON: NUTRIÇÃO E PRODUTIVIDADE DO ARROZ DE TERRAS ALTAS	43
2.1	INTRODUÇÃO.....	44
2.2	MATERIAL E MÉTODOS	45
2.2.1	Caracterização da área e delineamento experimental	45
2.2.2	Condução do experimento.....	47
2.2.3	Coleta de plantas e análise nutricional	48
2.2.4	Produtividade de grãos e exportação de nutrientes	48
2.2.5	Análise estatística	49
2.3	RESULTADOS	49
2.4	DISCUSSÃO.....	56
2.5	CONCLUSÃO	58
	REFERÊNCIAS	58
	CAPÍTULO 3 – APLICAÇÃO FOLIAR DE THIDIAZURON PODE ALTERAR O CRESCIMENTO DO ARROZ DE TERRAS ALTAS?	63
3.1	INTRODUÇÃO.....	64
3.2	MATERIAL E MÉTODOS	66
3.2.1	Análise do crescimento.....	69
3.2.2	Produtividade de grãos.....	69
3.2.3	Análise estatística	69
3.3	RESULTADOS	70
3.4	DISCUSSÃO.....	77
3.5	CONCLUSÃO	81
	REFERÊNCIAS	81
	CAPÍTULO 4 – ALTERAÇÕES MORFOLÓGICAS E GENÉTICAS DE CULTIVARES MUTANTES DE ARROZ TRATADOS COM CITOCININA EXÓGENA	85
4.1	INTRODUÇÃO.....	86
4.2	MATERIAL E MÉTODOS	87

4.2.1	Esterilização e germinação de sementes de arroz	87
4.2.2	Definição da dose de citocinina	88
4.2.3	Descrição dos genótipos usados	88
4.2.4	Análise de pigmentos fotossintéticos na folha	89
4.2.5	Extração de RNA e análise de qPCR	89
4.2.6	Avaliações morfológicas	90
4.2.7	Análise estatística	90
4.3	RESULTADOS E DISCUSSÃO	90
4.3.1	Definição da dose de citocinina	90
4.3.2	Conteúdo de clorofila e carotenóides na folha	91
4.3.3	Componentes da produção e produtividade	94
4.3.4	Expressão gênica do OsRR4	97
4.4	CONCLUSÃO	98
	REFERÊNCIAS	98
	CONSIDERAÇÕES FINAIS	101
	REFERÊNCIAS	103

INTRODUÇÃO GERAL

O arroz (*Oryza sativa* L.) é uma das culturas produtoras de alimento mais importante do mundo, presente diariamente na dieta de mais da metade da população mundial, fornecendo cerca de 27% das calorias consumidas em países de média e baixa renda (DAWE et al., 2010). Do ponto de vista econômico, aproximadamente 900 milhões de pessoas dependem diretamente do arroz, como produtores ou consumidores, principalmente em países subdesenvolvidos (PANDEY et al., 2010).

Cultivado em todos os continentes com exceção da Antártida, o arroz ocupa 23% da área total cultivada com cereais no mundo, o que representa mais de 167 milhões de hectares e cerca de 769 milhões de toneladas produzidas anualmente (FAO, 2019). Mais de 90% do arroz é produzido e consumido na Ásia, onde essa planta tem importância histórica. Ao longo da evolução das civilizações, Índia, China e o Sudeste da Ásia tiveram suas culturas fortemente influenciadas pelo cultivo do arroz (KRISHNAN et al., 2011).

Ao longo de anos, desde sua domesticação o arroz vem sendo cultivado nos mais diversos agroecossistemas. Características morfológicas como a presença de aerênquima, possibilita o cultivo do arroz em solos com condições anaeróbicas, o que deixa ainda mais ampla a possibilidade de exploração de áreas com o seu cultivo. Baseado em diversos critérios tais como regime hídrico, drenagem, solo e topografia, os ambientes de cultivo de arroz podem ser classificados como irrigado e terras altas, apresentando diferentes modalidades dentro de cada ecossistema.

No sistema de arroz irrigado, os campos são usualmente inundados durante parte ou todo o ciclo da cultura. O sistema de arroz irrigado inclui várzeas irrigadas por água da chuva, várzeas com irrigação controlada, inundação constante e manguezais (SAITO et al., 2013). O arroz de terras altas é geralmente cultivado em campos nivelados ou inclinados, sem necessidade da construção de taludes. A inundação é rara neste sistema. Na América Latina, a irrigação por aspersão é uma técnica usada para se obter incrementos em produtividade (ARF et al., 2001; CRUSCIOL et al., 2006; ARF et al., 2012; CRUSCIOL et al., 2013; NASCENTE et al., 2013; MENDES et al., 2014).

O sistema de arroz irrigado representa 92% da área de arroz colhida no mundo, correspondente à cerca de 75% de todo arroz produzido (BOUMAN et al., 2007; SAITO et al., 2018). Nesse sistema de cultivo são consumidos de 1700 a 3000 litros

de água para cada quilograma de grão de arroz produzido, podendo variar em função da disponibilidade de água (chuva + irrigação), tipo de solo (textura, matéria orgânica, condutividade hidráulica, taxa de percolação, etc.) e clima (temperatura, fotoperíodo, umidade do ar, velocidade do vento, etc.) (PRASAD, 2011).

Devido à redução da disponibilidade de água para fins agrícolas e a competição por esse recurso para uso urbano e industrial, surgiu o grande desafio de um sistema de arroz irrigado com baixo consumo de água, bem como técnicas que possibilitem o aumento da produtividade do arroz de terras altas, assim atendendo a crescente demanda por alimento para quase 10 bilhões de pessoas em 2050, segundo as projeções (KRISHNAN et al., 2011).

Apesar de ocupar apenas 8% da área cultivada com arroz no mundo (SAITO et al., 2018), o arroz de terras altas é um sistema de cultivo que vem ganhando espaço e importância no cenário agrícola mundial. Com grande destaque principalmente na região dos trópicos (América latina, África e parte da Ásia), esse modelo de cultivo ainda apresenta baixas produtividades, cerca de duas toneladas por hectare (PRASAD, 2011; SAITO et al., 2018).

No Brasil, o arroz produzido no sistema de terras altas teve grande importância principalmente nas décadas de 1970 e 1980 por ser a cultura pioneira utilizada na exploração de novas áreas na região do Cerrado, chegando a ocupar mais de 4,5 milhões de hectares (PINHEIRO et al., 2006). O arroz era introduzido em áreas recém abertas com solos ácidos e baixa fertilidade, impróprias para exploração de outras culturas, cultivado durante o primeiro e segundo ano, sendo então substituído por pastagens ou culturas com maior retorno econômico. O arroz produzido nesse sistema foi caracterizado como atividade de baixo custo, alto risco climático e baixo retorno financeiro (PINHEIRO et al., 2006).

Baixas produtividades do arroz de terras altas são frequentemente atribuídas a estresses bióticos e abióticos, além de poucas práticas tecnológicas empregadas pelos produtores nesse sistema de produção (HEINEMANN et al., 2010; SAITO et al., 2018). Tais fatores aliados às variações climáticas de cada ano com ausência de regime de chuvas bem definido, aumentam os “gaps” de produtividade (OORT et al., 2017) desestimulando ainda mais os produtores a fazerem investimentos nessa atividade.

Os efeitos deletérios da deficiência hídrica durante a fase vegetativa implica no prolongamento do ciclo da cultura (CRUSCIOL et al., 2003; PERES et al., 2018),

diminuição da altura de plantas (STONE et al., 1984; OLIVEIRA, 1995; ARTIGIANI et al., 2012) e redução do perfilhamento (PINHEIRO et al., 1990; FORNASIERI FILHO; FORNASIERI, 1993), conseqüentemente reduzindo o número de panículas por planta. Na fase reprodutiva pode reduzir o número de panículas (PINHEIRO et al., 1985), o número total de espiguetas por panícula (YOSHIDA, 1981; HEINEMANN; STONE, 2009) e a fertilidade das espiguetas (STONE et al., 1984; HEINEMANN; STONE, 2009). Já na fase de maturação reduz a massa dos grãos (STONE et al., 1984; PERES et al., 2018) e diminui o ciclo (CRUSCIOL et al., 2003).

Graças ao melhoramento genético e a implementação de algumas práticas no manejo, foi possível obter aumento significativo na produtividade do arroz de terras altas ao longo dos anos (PINHEIRO et al., 2006). Dentre essas práticas, a suplementação de água com o uso de irrigação por aspersão tem sido diferencial para obtenção de altos rendimentos de grãos. A modalidade de cultivo no ecossistema de terras altas tem uma demanda média de 600 a 700 mm de água durante o ciclo (BOUMAN et al., 2005; FORNASIERI FILHO; FORNASIERI, 2006; BOUMAN et al., 2007), cerca de 80% menos que o sistema de arroz irrigado (PRASAD, 2011), sendo essa exigência suprida por irrigação por aspersão quando as chuvas não são suficientes.

A irrigação por aspersão mitiga o efeito de veranicos durante o ciclo da cultura. Estudo realizado por Stone et al. (1999) mostra que cultivares de arroz de terras altas adaptados ao sistema de irrigação por aspersão, podem garantir produtividades maiores que 5 t ha^{-1} , fazendo deste um sistema economicamente competitivo. Arf et al. (2000) também destacam a importância da irrigação para o arroz de terras altas, pois a deficiência hídrica e o não suprimento da demanda por água (evapotranspiração) da cultura durante o ciclo de cultivo, reduzem a produtividade podendo causar até a perda total da lavoura.

A deficiência hídrica geralmente é acompanhada de períodos de altas temperaturas. Essas duas formas de estresse tem maior impacto negativo na cultura do arroz durante a fase reprodutiva, onde são definidos o número de espiguetas por panícula e a fertilidade das espiguetas (YOSHIDA, 1981). Desta forma, a suplementação por irrigação, além de suprir a demanda de água da cultura, mitiga os efeitos deletérios de estresses abióticos. Estudos mostram que esta técnica está consolidada e garante estabilidade na produtividade do arroz de terras altas

(CRUSCIOL et al., 2005; CRUSCIOL et al., 2006; ARTIGIANI et al., 2012; CRUSCIOL et al., 2012; CRUSCIOL et al., 2013; PERES et al., 2018).

Uma vez que se obtém estabilidade na produtividade é possível a implementação de nível mais elevado de tecnologia na lavoura, com uso de cultivares mais exigentes e responsivos, adensamento de plantas, elevadas doses de adubação, biocidas de maior eficiência e até mesmo reguladores vegetais. Alves et al., 2015 demonstraram que o uso do regulador vegetal thidiazuron (TDZ) na cultura do arroz de terras altas pode promover aumento de até 23,5% na produtividade de grãos.

O TDZ (N-fenil-N'-1,2,3-tiadiazol-5-ilurea) é uma feniluréia. Foi classificado como um tipo de citocinina não purínica que induz diversas respostas na planta, similares às respostas induzidas por citocininas naturais ou sintéticas (GUO et al., 2011). Como principais funções da citocinina na planta pode-se elencar: divisão celular, aumento na capacidade fotossintética (SONG et al., 2013), expansão foliar, aumento na assimilação de CO₂, condutância estomática, eficiência da enzima rubisco, e desenvolvimento de cloroplastos funcionais (MONAKHOVA; CHERNYAD'EV, 2007; LAZOVA; YONOVA, 2010; CORTLEVEN; VALCKE, 2012). A citocinina também regula a mobilização de nutrientes e fotoassimilados por meio de alterações na relação fonte/dreno (TAIZ; ZEIGER, 2017).

A citocinina vem sendo amplamente estudada, e o uso dessa substância se faz promissor para melhorar o crescimento, desenvolvimento e produção das plantas. Estudo realizado por Liu et al. (2011) mostra que o desenvolvimento de gemas que originam perfilhos em planta de arroz são estimulados pela citocinina, de modo que o aumento nos níveis deste hormônio favorece o perfilhamento, e como consequência a produtividade. Em consonância à isso, Javid et al. (2011) constataram que aplicações de citocininas e auxinas em plantas de arroz, durante a fase reprodutiva, promove aumento no rendimento de grãos, massa de 1000 grãos e porcentagem de grãos cheios.

Na fase de maturação, o enchimento de grãos é prejudicado pela ação da enzima citocinina oxidase/desidrogenase, esta enzima degrada a citocinina na panícula, reduzindo o fluxo de fotoassimilados para aquela zona, gerando maior número de espiguetas vazias, principalmente na base da panícula (YANG et al., 2001). Esse efeito pode ser reduzido com a aplicação de citocinina nas panículas do arroz (ASHIKARI et al., 2005; ZHANG et al., 2010).

O estresse hídrico, comum em lavouras de arroz de terras altas, ocasiona desequilíbrios hormonais na planta; isso se dá pelo aumento nas concentrações de ácido abscísico e diminuição das auxinas e citocininas, fazendo com que os grãos não recebam quantidade adequada de fotoassimilados, resultando em grãos de menor qualidade (XU et al., 2007). Estudos evidenciam que a citocinina exerce importante papel nas interações com fatores bióticos e abióticos (ARGUESO ET AL., 2012; KIEBER; SCHALLER, 2014), aliviando estresses causado por eles (PAVLÚ et al., 2018).

Até aqui foram listados os desafios do arroz de terras altas, um sistema que visa produção com baixo consumo de água e exploração de áreas do Cerrado. Também foi tratado sobre as funções da citocinina na planta, bem como seu potencial para melhorar a produção. Baseado no que se sabe sobre citocinina e os resultados encontrados até agora, acredita-se que este hormônio promove aumento na produtividade do arroz devido a alterações conjuntas nos aspectos morfológicos, fisiológicos, nutricionais e genéticos, sendo necessário estudos para melhor entender o funcionamento dessa substância em plantas de arroz.

Para essa comprovação, foi realizado experimento com o objetivo de verificar a influência de doses de thidiazuron em cultivar de arroz de terras altas, no que diz respeito à absorção de nutrientes, crescimento da planta, componentes da produção e produtividade de grãos. Também foram analisados aspectos morfológicos, produtivos e expressão genica de cultivares mutantes de arroz, com alterações na rota de sinalização celular da citocinina, visando entender o funcionamento da citocinina a nível celular.

quentes do dia, ataque de insetos, pragas, barreiras químicas e físicas no solo, dias nublados, entre outros.

Considerando os teores foliares de citocinina maiores em 2017, principalmente no tratamento controle (Tabela 2), era esperado que houvesse alívio de estresse maior que em 2016. Porém, elevadas concentrações de citocinina na planta podem ser prejudiciais, podendo haver inibição do crescimento radicular e parte aérea (LIAO et al., 2017; RAMIREDDY et al., 2018).

Apesar de não ter efeito no número de espiguetas por panícula em 2016/2017, observou-se aumento na produtividade até a doses estimada de 1,52 g ha⁻¹. Isso aconteceu por causa dos incrementos na fertilidade das espiguetas, ou seja, o maior número de espiguetas férteis produzidas resultou em maior número de grãos cheios. Fageria; Moreira (2011) afirmam que qualquer oscilação nos componentes da produção reflete na produtividade.

1.5 CONCLUSÃO

O uso de citocinina exógena em arroz aumenta os níveis foliares desse hormônio, que tem interação direta com condições ambientais, aliviando efeitos de estresses abiótico, quando estes acontecem de forma moderada. Os principais componentes da produção afetados pelo uso do thidiazuron são o número de espiguetas por panícula e fertilidade das espiguetas, e esses incrementos, acontecendo em consonância, resultam no aumento na produtividade do arroz de terras altas. Desta forma, a aplicação de thidiazuron durante a fase de perfilhamento do arroz de terras altas possibilita melhor desenvolvimento da cultura, proporcionando estabilidade da produção.

REFERÊNCIAS

AGRO NORTE, P. E. S. L. **Produtos, Arroz, ANa 8001**. Disponível em: <http://www.agronorte.com.br/br/VerProduto/1/48-ANa_8001>. Acesso em: 7 out. 2015.

ALVES, C. et al. Thidiazuron aumenta a produtividade em arroz de terras altas. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 45, n. 3, p. 333–339, 2015.

ARF, O. et al. Influência da época de semeadura no comportamento de cultivares de arroz irrigado por aspersão em selvíria, MS. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.

35, n. 10, p. 1967–1976, 2000.

ARF, O. et al. Resposta de cultivares de arroz de sequeiro ao preparo do solo e à irrigação por aspersão. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 36, n. 6, p. 871–879, 2001.

ARF, O. et al. Preparo do solo, irrigação por aspersão e rendimento de engenho do arroz de terras altas. **Scientia Agricola**, v. 59, n. 2, p. 321–326, 2002.

ARGUESO, C. T. et al. Two-component elements mediate interactions between cytokinin and salicylic acid in plant immunity. **PLoS Genetics**, v. 8, n. 1, 2012.

ARTIGIANI, A. C. C. A. et al. Produtividade e qualidade industrial do arroz de terras altas em função da disponibilidade hídrica e adubação. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 42, n. 3, p. 340–349, 2012.

COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO-CONAB. **Acompanhamento da safra brasileira de grãos, safra 2018/19, oitavo levantamento**. Brasília, 2019. 132p. Disponível em: <<https://www.conab.gov.br/info-agro/safras/graos>>. Acesso em: 27 maio. 2019.

CRUSCIOL, C. A. C. et al. Produtividade e qualidade industrial de grãos de arroz de terras altas em função de lâminas de água no sistema irrigado por aspersão. **Acta Scientiarum: Agronomy**, v. 25, n. 1, p. 125–130, 2003.

CRUSCIOL, C. A. C. et al. Yield of upland rice cultivars in rainfed and sprinkler-irrigated systems in the Cerrado region of Brazil. **Australian Journal of Experimental Agriculture**, v. 46, n. 11, p. 1515–1520, 2006.

CRUSCIOL, C. a C. et al. Root distribution, nutrient uptake, and yield of two upland rice cultivars under two water regimes. **Agronomy Journal**, v. 105, n. 1, p. 237–247, 2013.

DÉCIMA ONETO, C. et al. Water deficit stress tolerance in maize conferred by expression of an isopentenyltransferase (IPT) gene driven by a stress- and maturation-induced promoter. **Journal of Biotechnology**, v. 220, p. 66–77, 2016.

FAGERIA, N. K.; MOREIRA, A. The Role of Mineral Nutrition on Root Growth of Crop Plants. In: **Advances in Agronomy**. vol. 110, p. 251-331, 2011.

FERREIRA, D. F. Sisvar: a computer statistical analysis system. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 35, n. 6, p. 1039–1042, 2011.

GUIMARÃES, C. M. et al. Sistema radicular do arroz de terras altas sob deficiência hídrica. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 41, p. 126–134, 2011.

GUO, B. et al. Thidiazuron: A multi-dimensional plant growth regulator. **African Journal of Biotechnology**, v. 10, n. 45, p. 8984–9000, 2011.

HEINEMANN, A.; STONE, L. Efeito da deficiência hídrica no desenvolvimento e rendimento de quatro cultivares de arroz de terras altas. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 39, n. 2, 2009.

KIEBER, J. J.; SCHALLER, G. E. Cytokinins. **The Arabidopsis Book**, v. 12, p. e0168, 2014.

LIAO, X. et al. Overexpression of MsDREB6.2 results in cytokinin-deficient developmental phenotypes and enhances drought tolerance in transgenic apple plants. **The Plant Journal**, v. 89, n. 3, p. 510–526, 2017.

MA, X.; ZHANG, J.; HUANG, B. Cytokinin-mitigation of salt-induced leaf senescence in perennial ryegrass involving the activation of antioxidant systems and ionic balance. **Environmental and Experimental Botany**, v. 125, p. 1–11, 2016.

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, n. 1, p. 37, 2011.

NISHIYAMA, R. et al. Analysis of Cytokinin Mutants and Regulation of Cytokinin Metabolic Genes Reveals Important Regulatory Roles of Cytokinins in Drought, Salt and Abscisic Acid Responses, and Abscisic Acid Biosynthesis. **The Plant Cell**, v. 23, n. 6, p. 2169–2183, 2011.

PAVLŮ, J. et al. Cytokinin at the Crossroads of Abiotic Stress Signalling Pathways. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 19, n. 8, p. 2450, 2018.

PERES, A. R. et al. Effect of irrigation, rainfed conditions and nitrogen sources on newly released upland rice cultivar (BRS Esmeralda) with greater tolerance to drought stress. **Australian Journal of Crop Science**, v. 12, n. 07, p. 1072–1081, 2018.

PINHEIRO, B. D. S.; CASTRO, E. da M. de; GUIMARÃES, C. M. Sustainability and profitability of aerobic rice production in Brazil. **Field Crops Research**, v. 97, n. 1, p. 34–42, 2006.

PRASAD, R. Aerobic Rice Systems. **Advances in Agronomy**, v. 111, p. 207–247, 2011.

RAIJ, B. van et al. Análise química para avaliação da fertilidade de solos tropicais. **Campinas: Instituto Agrônomo**, n. 19, 2001. p. 285

RAMIREDDY, E. et al. Root Engineering in Barley: Increasing Cytokinin Degradation Produces a Larger Root System, Mineral Enrichment in the Shoot and Improved Drought Tolerance. **Plant Physiology**, v. 177, n. 3, p. 1078–1095, 2018.

REGUERA, M. et al. Stress-Induced Cytokinin Synthesis Increases Drought Tolerance through the Coordinated Regulation of Carbon and Nitrogen Assimilation in Rice. **Plant Physiology**, v. 163, n. 4, p. 1609–1622, 2013.

SANTOS, A. B.; STONE, L. F.; VIEIRA, N. R. A. **The rice crop in Brazil**. 2. ed. Santo Antônio de Goiás, GO, Brazil: Embrapa Arroz e Feijão, 2006. 1000 p.

SANTOS, H. G. dos; et al. **Sistema Brasileiro de Classificação de Solos**. 5. ed. Brasília, DF: Embrapa, 2018. 938 p.

SILVA, A. S. et al. Irrigação de salvação em culturas de subsistência. In: BRITO, L.T. de L.; MOURA, M.S.B. de; GAMA, G.F.B. (Ed.). **Potencialidades da água de chuva no Semiárido brasileiro**. Petrolina: Embrapa Semiárido, 2007. cap. 8, p.159-179.

STONE, L. F. et al. Adubação nitrogenada em arroz sob irrigação suplementar por aspersão. **Pesquisa Agropecuaria Brasileira**, v. 34, n. 6, p. 927–932, 1999.

STONE, L. F.; LIBARDI, P. L.; REICHARDT, K. Deficiência hídrica, vermiculita e cultivares I. Efeito na produtividade do arroz. **Pesquisa Agropecuaria Brasileira**, v. 19, n. 6, p. 695–707, 1984.

YOSHIDA, S. Fundamentals of rice crop science. **Growth and development of the rice plant**, Los Baños: International Rice Research Institute, 1981. p. 268.

ZWACK, P. J.; RASHOTTE, A. M. Interactions between cytokinin signalling and abiotic stress responses. **Journal of Experimental Botany**, v. 66, n. 16, p. 4863–4871, 2015.

justificável os incrementos de produtividade, não só apenas pelo aumento dos teores de K e N.

No que se diz respeito ao acúmulo de nutrientes no grão, não existem trabalhos mostrando a atuação da citocinina nesta característica em cereais. É possível encontrar relatos da influencia da citocinina na expressão de genes que codificam proteínas responsáveis pela absorção radicular de N (RUFFEL et al., 2011; RUFFEL et al., 2016), P (WANG et al., 2006; SHEN et al., 2014), K (NAM et al., 2012) e Fe (SÉGUÉLA et al., 2008), porém, sem resultados do acúmulo na parte área.

O aumento na exportação de nutrientes pelo grão em função das doses de TDZ se deu pelo fato de como essa variável foi calculada (teor nos grãos x kg ha⁻¹ de grãos). A citocinina não necessariamente aumentou o teor de nutrientes no grão. Crusciol et al. (2016) relatam que cultivares de alta produtividade não tem maior demanda por nutrientes por cada tonelada de grão produzido. Neste caso, o aumento da exportação de nutrientes está ligado à capacidade do cultivar em acumular matéria seca nos órgãos reprodutivos, corroborando com Alvarez et al. (2012).

Sendo assim, em consonância com Crusciol et al. (2007), acréscimos em produtividade geram grandes quantidade de nutrientes removidos, sendo necessário levar esse fato em consideração para o planejamento da adubação da cultura.

2.5 CONCLUSÃO

O uso de thidiazuron aumenta os teores de K na folha do arroz, em consequência, as plantas se beneficiam da função desse nutriente. Isso confere tolerância ao estresse hídrico e térmico, promovendo incrementos na produtividade de grãos, mesmo em anos com condições climáticas adversas. Assim como o K, a produtividade de grãos responde positivamente ao uso de TDZ, resultando em ganhos significativos. A exportação de nutrientes pelo grão também aumenta, em consequência do acúmulo de matéria seca nos órgãos reprodutivos.

REFERÊNCIAS

AGRO NORTE, P. E. S. L. **Produtos, Arroz, ANa 8001**. Disponível em: <http://www.agronorte.com.br/br/VerProduto/1/48-ANa_8001>. Acesso em: 7 out. 2015.

- ALVAREZ, R. de C. F.; CRUSCIOL, C. A. C.; NASCENTE, A. S. Análise de crescimento e produtividade de cultivares de arroz de terras altas dos tipos tradicional, intermediário e moderno. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 42, n. 4, p. 397–406, 2012.
- ALVES, C. et al. Thidiazuron aumenta a produtividade em arroz de terras altas. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 45, n. 3, p. 333–339, 2015.
- ANDRES, Z. et al. Control of vacuolar dynamics and regulation of stomatal aperture by tonoplast potassium uptake. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 111, n. 17, p. 1806–1814, 2014.
- ARF, O. et al. Resposta de cultivares de arroz de sequeiro ao preparo do solo e à irrigação por aspersão. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 36, n. 6, p. 871–879, 2001.
- ARF, O. et al. Preparo do solo, irrigação por aspersão e rendimento de engenho do arroz de terras altas. **Scientia Agricola**, v. 59, n. 2, p. 321–326, 2002.
- ASHIKARI, M. Cytokinin Oxidase Regulates Rice Grain Production. **Science**, v. 309, n. 5735, p. 741–745, 2005.
- BOUMAN, B. A. .; TUONG, T. Field water management to save water and increase its productivity in irrigated lowland rice. **Agricultural Water Management**, v. 49, n. 1, p. 11–30, 2001.
- BOUMAN, B. A. M. et al. Yield and water use of irrigated tropical aerobic rice systems. **Agricultural Water Management**, v. 74, n. 2, p. 87–105, 2005.
- BOUMAN, B. A. M. et al. Rice and Water. **Advances in Agronomy**, v. 92, p. 187–237, 2007.
- CLIQUET, J. B.; DELÉENS, E.; MARIOTTI, A. C and N Mobilization from Stalk and Leaves during Kernel Filling by C and N Tracing in Zea mays L. **Plant physiology**, v. 94, n. 4, p. 1547–53, 1990.
- CONTI, T. R.; GEIGER, D. R. Potassium Nutrition and Translocation in Sugar Beet. **Plant Physiology**, v. 70, n. 1, p. 168–172, 1982.
- CORTLEVEN, A.; VALCKE, R. Evaluation of the photosynthetic activity in transgenic tobacco plants with altered endogenous cytokinin content: lessons from cytokinin. **Physiologia Plantarum**, v. 144, n. 4, p. 394–408, 2012.
- CRUSCIOL, C. A. C. et al. Macronutrient Uptake and Removal by Upland Rice Cultivars with Different Plant Architecture. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 40, 2016.
- CRUSCIOL, C. A. C.; SORATTO, R. P.; ARF, O. Produtividade de grãos e exportação de nutrientes de cultivares de arroz irrigadas por aspersão em consequência da época de semeadura. **Bragantia**, v. 66, n. 2, p. 247–257, 2007.
- FARBER, M.; ATTIA, Z.; WEISS, D. Cytokinin activity increases stomatal density and

transpiration rate in tomato. **Journal of Experimental Botany**, v. 67, n. 22, p. 6351–6362, 2016.

FERREIRA, D. F. Sisvar: a computer statistical analysis system. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 35, n. 6, p. 1039–1042, 2011.

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

GHORBANI JAVID, M. et al. Effects of the exogenous application of auxin and cytokinin on carbohydrate accumulation in grains of rice under salt stress. **Plant Growth Regulation**, v. 65, n. 2, p. 305–313, 2011.

GUIMARÃES, C. M. et al. Drought tolerance in upland rice: identification of genotypes and agronomic characteristics. **Acta Scientiarum. Agronomy**, v. 38, n. 2, p. 201–206, 2016.

GUO, B. et al. Thidiazuron: A multi-dimensional plant growth regulator. **African Journal of Biotechnology**, v. 10, n. 45, p. 8984–9000, 2011.

KHUSH, G. S. What it will take to Feed 5.0 Billion Rice consumers in 2030. **Plant Molecular Biology**, v. 59, n. 1, p. 1–6, 2005.

KIEBER, J. J.; SCHALLER, G. E. Cytokinins. **The Arabidopsis Book**, v. 12, p. e0168, 2014.

LAZOVA, G.; YONOVA, P. Photosynthetic Parameters Were Modified in Wheat (*Triticum aestivum* L.) Flag Leaves by Two Phenylurea Cytokinins. **International Journal of Plant Sciences**, v. 171, n. 8, p. 809–817, 2010.

MALAVOLTA, E.; VITTI, G. C.; OLIVEIRA, A. S. Avaliação do estado nutricional das plantas: princípios e aplicações. **Potafós**, n. 2, p. 319, 1997.

MARSCHNER, P. **Marschner's mineral nutrition of higher plants**. London: Academic Press inc, 2011, 674 p.

MONAKHOVA, O. F.; CHERNYAD'EV, I. I. A protector effect of cytokinin preparations on the photosynthetic apparatus of wheat plants under water deficiency conditions. **Applied Biochemistry and Microbiology**, v. 43, n. 6, p. 641–649, 2007.

NAM, Y.-J. et al. Regulatory Roles of Cytokinins and Cytokinin Signaling in Response to Potassium Deficiency in Arabidopsis. **Plos One**, v. 7, n. 10, p. 1–9, 2012.

PATTERSON, K. et al. Nitrate-Regulated Glutaredoxins Control Arabidopsis Primary Root Growth. **Plant Physiology**, v. 170, n. 2, p. 989–999, 2016.

PAVLŮ, J. et al. Cytokinin at the Crossroads of Abiotic Stress Signalling Pathways. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 19, n. 8, p. 2450, 2018.

PINHEIRO, B. D. S.; CASTRO, E. da M. de; GUIMARÃES, C. M. Sustainability and profitability of aerobic rice production in Brazil. **Field Crops Research**, v. 97, n. 1, p. 34–42, 2006.

PRASAD, R. Aerobic Rice Systems. **Advances in Agronomy**, v. 111, p. 207–247, 2011.

RAIJ, B. van et al. Análise química para avaliação da fertilidade de solos tropicais. **Campinas: Instituto Agrônomo**, n. 19, 2001. p. 285

ROITSCH, T.; EHNESS, R. Regulation of source/sink relations by cytokinins. **Plant Growth Regulation**, v. 32, n. 2, p. 359–367, 2000.

RUFFEL, S. et al. Nitrogen economics of root foraging: Transitive closure of the nitrate-cytokinin relay and distinct systemic signaling for N supply vs. demand. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 108, n. 45, p. 18524–18529, 2011.

RUFFEL, S. et al. Long-distance nitrate signaling displays cytokinin dependent and independent branches. **Journal of Integrative Plant Biology**, v. 58, n. 3, p. 226–229, 2016.

SANTOS, A. B.; STONE, L. F.; VIEIRA, N. R. A. **The rice crop in Brazil**. 2. ed. Santo Antônio de Goiás, GO, Brazil: Embrapa Arroz e Feijão, 2006. 1000 p.

SANTOS, H. G. dos; et al. **Sistema Brasileiro de Classificação de Solos**. 5. ed. Brasília, DF: Embrapa, 2018.938 p.

SCHALLER, G. E.; STREET, I. H.; KIEBER, J. J. Cytokinin and the cell cycle. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 21, p. 7–15, 2014.

SGULA, M. et al. Cytokinins negatively regulate the root iron uptake machinery in Arabidopsis through a growth-dependent pathway. **The Plant Journal**, v. 55, n. 2, p. 289–300, 2008.

SHEN, C. et al. OsARF16 Is Involved in Cytokinin-Mediated Inhibition of Phosphate Transport and Phosphate Signaling in Rice (*Oryza sativa* L.). **Plos One**, v. 9, n. 11, p. e112906, 2014.

SILVA, A. S. et al. Irrigação de salvação em culturas de subsistência. In: BRITO, L.T. de L.; MOURA, M.S.B. de; GAMA, G.F.B. (Ed.). **Potencialidades da água de chuva no Semiárido brasileiro**. Petrolina: Embrapa Semiárido, 2007. cap. 8, p.159-179.

SONG, W. et al. Increased photosynthetic capacity in response to nitrate is correlated with enhanced cytokinin levels in rice cultivar with high responsiveness to nitrogen nutrients. **Plant and Soil**, v. 373, n. 1–2, p. 981–993, 2013.

STONE, L. F. et al. Adubação nitrogenada em arroz sob irrigação suplementar por aspersão. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 34, n. 6, p. 927–932, 1999.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia e Desenvolvimento Vegetal**. 6. ed. Porto Alegre: Artmed, 2017. 858 p.

VREUGDENHIL, D. Source-to-sink gradient of potassium in the phloem. **Planta**, v. 163, n. 2, p. 238–240, 1985.

WANG, X. et al. Cytokinin represses phosphate-starvation response through increasing of intracellular phosphate level. **Plant, Cell and Environment**, v. 29, n. 10, p. 1924–1935, 2006.

WERNER, T. et al. Cytokinin deficiency causes distinct changes of sink and source parameters in tobacco shoots and roots. **Journal of Experimental Botany**, v. 59, n. 10, p. 2659–2672, 2008.

XUE, C. et al. Optimizing yield, water requirements, and water productivity of aerobic rice for the North China Plain. **Irrigation Science**, v. 26, n. 6, p. 459–474, 2008.

ZHU, J.-K. Salt and drought stress signal transduction in plants. **Annual Review of Plant Biology**, v. 53, n. 1, p. 247–273, 2002.

ZULKARNAIN, W. M. et al. Growth and yield response to water availability at different growth stages of rice. **Journal of Food, Agriculture and Environment**, v. 1111, n. 22, p. 540–544, 2013.

estes, que também podem ter influenciado positivamente na produtividade, além do crescimento da planta.

Em 2016, o aumento linear na produtividade em função das doses é condizente com os resultados de crescimento das plantas, uma vez que a dose de 2,4 g ha⁻¹ foi responsável pelos melhores resultados em diversas variáveis de crescimento. Já em 2017, nem sempre as doses de TDZ promoveram os melhores resultados, e como consequência, a maior dose não resultou na maior produtividade.

3.5 CONCLUSÃO

A aplicação de doses de thidiazuron influenciam positivamente o crescimento da planta de arroz, fazendo com que esta acumule mais matéria seca nas folhas e colmo, e exporte para a panícula no estágio reprodutivo, sendo corroborado pelas variáveis de crescimento analisadas. Em anos com condições climáticas ideais para o cultivo e produção do arroz, a resposta à citocinina é maior, tanto no crescimento como na produtividade de grãos. Sob condições severas de estresse, a planta cresce e produz menos, responde às doses de citocinina, porém em menor proporção e com limitação à maior dose usada neste trabalho.

REFERÊNCIAS

- AGRO NORTE, P. E. S. L. **Produtos, Arroz, ANa 8001**. Disponível em: <http://www.agronorte.com.br/br/VerProduto/1/48-ANa_8001>. Acesso em: 7 out. 2015.
- ALVAREZ, R. de C. F.; CRUSCIOL, C. A. C.; NASCENTE, A. S. Análise de crescimento e produtividade de cultivares de arroz de terras altas dos tipos tradicional, intermediário e moderno. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 42, n. 4, p. 397–406, 2012.
- ALVES, C. et al. Thidiazuron aumenta a produtividade em arroz de terras altas. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 45, n. 3, p. 333–339, 2015.
- ANTONIAZZI, N.; DESCHAMPS, C. Análise de crescimento de duas cultivares de cevada após tratamentos com elicitores e fungicidas. **Ciência Rural**, v. 36, n. 4, p. 1065–1071, 2006.
- ARF, O. et al. Influência da época de semeadura no comportamento de cultivares de arroz irrigado por aspersão em selvíria, MS. **Pesquisa Agropecuaria Brasileira**, v. 35, n. 10, p. 1967–1976, 2000.
- ARF, O. et al. Resposta de cultivares de arroz de sequeiro ao preparo do solo e à irrigação por aspersão. **Pesquisa Agropecuaria Brasileira**, v. 36, n. 6, p. 871–879,

2001.

BENINCASA, M. M. P. **Análise de Crescimento de Plantas (Noções Básicas)**. Jaboticabal: Funep, 2003. 41 p.

BOUMAN, B. A. M.; LAMPAYAN, M. R.; TUONG, T. P. **Water management in irrigated rice: coping with water scarcity**. Los Baños (Philippines): International Rice Research Institute, 2007. 54 p.

BRUKHIN, V.; MOROZOVA, N. Plant Growth and Development - Basic Knowledge and Current Views. **Mathematical Modelling of Natural Phenomena**, v. 6, n. 2, p. 1–53, 2011.

CAMPOS, M. F. de et al. Análise de crescimento em plantas de soja tratadas com substâncias reguladoras. **Biotemas**, v. 21, n. 3, 2008.

CORTLEVEN, A.; SCHMÜLLING, T. Regulation of chloroplast development and function by cytokinin. **Journal of Experimental Botany**, v. 66, n. 16, p. 4999–5013, 2015.

CRUSCIOL, C. A. C. et al. Influência de lâminas de água e adubação mineral na nutrição e produtividade de arroz de terras altas. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 27, n. 4, p. 647–654, 2003.

CRUSCIOL, C. a C. et al. Root distribution, nutrient uptake, and yield of two upland rice cultivars under two water regimes. **Agronomy Journal**, v. 105, n. 1, p. 237–247, 2013.

FAGERIA, N. K.; MOREIRA, A.; COELHO, A. M. Yield and yield components of upland rice as influenced by nitrogen sources. **Journal of Plant Nutrition**, v. 34, n. 3, p. 361–370, 2011.

FALQUETO, A. R. et al. Crescimento e partição de assimilados em cultivares de arroz diferindo no potencial de produtividade de grãos. **Bragantia**, v. 68, n. 3, p. 563–571, 2009.

FERREIRA, D. F. Sisvar: a computer statistical analysis system. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 35, n. 6, p. 1039–1042, 2011.

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

GHORBANI JAVID, M. et al. Effects of the exogenous application of auxin and cytokinin on carbohydrate accumulation in grains of rice under salt stress. **Plant Growth Regulation**, v. 65, n. 2, p. 305–313, 2011.

GUO, B. et al. Thidiazuron: A multi-dimensional plant growth regulator. **African Journal of Biotechnology**, v. 10, n. 45, p. 8984–9000, 2011.

KIEBER, J. J.; SCHALLER, G. E. Cytokinins. **The Arabidopsis Book**, v. 12, p.

e0168, 2014.

LAZOVA, G.; YONOVA, P. Photosynthetic Parameters Were Modified in Wheat (*Triticum aestivum* L.) Flag Leaves by Two Phenylurea Cytokinins. **International Journal of Plant Sciences**, v. 171, n. 8, p. 809–817, 2010.

LIU, Y. et al. The relationship between nitrogen, auxin and cytokinin in the growth regulation of rice (*Oryza sativa* L.) tiller buds. **Australian Journal of Crop Science**, v. 5, n. 8, p. 1019–1026, 2011.

MONAKHOVA, O. F.; CHERNYAD'EV, I. I. A protector effect of cytokinin preparations on the photosynthetic apparatus of wheat plants under water deficiency conditions. **Applied Biochemistry and Microbiology**, v. 43, n. 6, p. 641–649, 2007.

NAM, Y.-J. et al. Regulatory Roles of Cytokinins and Cytokinin Signaling in Response to Potassium Deficiency in Arabidopsis. **Plos One**, v. 7, n. 10, p. 1–9, 2012.

PAVLŮ, J. et al. Cytokinin at the Crossroads of Abiotic Stress Signalling Pathways. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 19, n. 8, p. 2450, 2018.

PERES, A. R. et al. Effect of irrigation, rainfed conditions and nitrogen sources on newly released upland rice cultivar (BRS Esmeralda) with greater tolerance to drought stress. **Australian Journal of Crop Science**, v. 12, n. 07, p. 1072–1081, 2018.

PESSARAKLI, M. **Handbook of Photosynthesis**. 3. ed. Oakville, Canada: Apple Academic Press Inc., 2016. 200 p.

PINHEIRO, B. D. S.; CASTRO, E. da M. de; GUIMARÃES, C. M. Sustainability and profitability of aerobic rice production in Brazil. **Field Crops Research**, v. 97, n. 1, p. 34–42, 2006.

PORTES, T. D. A.; CASTRO JR, L. G. De. Análise de crescimento de plantas: um programa computacional auxiliar. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v. 3, n. 1, p. 53–56, 1991.

RADFORD, P. J. Growth Analysis Formulae - Their Use and Abuse. **Crop Science**, v. 7, n. 3, p. 171, 1967.

RAIJ, B. van et al. Análise química para avaliação da fertilidade de solos tropicais. **Campinas: Instituto Agrônomo**, n. 19, 2001. p. 285

ROSSETTO, C. A. V.; NAKAGAWA, J. Época de colheita e desenvolvimento vegetativo de aveia preta. **Scientia Agricola**, v. 58, n. 4, p. 731–736, 2001.

SAITO, K. et al. Progress in varietal improvement for increasing upland rice productivity in the tropics. **Plant Production Science**, v. 21, n. 3, p. 145–158, 2018.

SANTOS, A. B. Dos; COSTA, J. D. Crescimento de arroz de sequeiro em diferentes populações e irrigação suplementar. **Pesquisa Agropecuaria Brasileira**, v. 32, n. 6, p. 591–599, 1997.

SANTOS, H. G. dos; et al. **Sistema Brasileiro de Classificação de Solos**. 5. ed. Brasília, DF: Embrapa, 2018. 938 p.

SGULA, M. et al. Cytokinins negatively regulate the root iron uptake machinery in *Arabidopsis* through a growth-dependent pathway. **The Plant Journal**, v. 55, n. 2, p. 289–300, 2008.

SHEN, C. et al. OsARF16 Is Involved in Cytokinin-Mediated Inhibition of Phosphate Transport and Phosphate Signaling in Rice (*Oryza sativa* L.). **Plos One**, v. 9, n. 11, p. e112906, 2014.

SILVA, A. S. et al. Irrigação de salvação em culturas de subsistência. In: BRITO, L.T. de L.; MOURA, M.S.B. de; GAMA, G.F.B. (Ed.). **Potencialidades da água de chuva no Semiárido brasileiro**. Petrolina: Embrapa Semiárido, 2007. cap. 8, p.159-179.

SONG, W. et al. Increased photosynthetic capacity in response to nitrate is correlated with enhanced cytokinin levels in rice cultivar with high responsiveness to nitrogen nutrients. **Plant and Soil**, v. 373, n. 1–2, p. 981–993, 2013.

STONE, L. F. et al. Adubação nitrogenada em arroz sob irrigação suplementar por aspersão. **Pesquisa Agropecuaria Brasileira**, v. 34, n. 6, p. 927–932, 1999.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia e Desenvolvimento Vegetal**. 6. ed. Porto Alegre: Artmed, 2017. 858 p.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiología vegetal**. 4. ed. Porto Alegre: Artmed, 2009. 819 p.

TALLA, S. K. et al. Cytokinin delays dark-induced senescence in rice by maintaining the chlorophyll cycle and photosynthetic complexes. **Journal of Experimental Botany**, v. 67, n. 6, p. 1839–1851, 2016.

YANG, J. et al. Hormonal Changes in the Grains of Rice Subjected to Water Stress during Grain Filling. **Plant physiology**, v. 127, n. 1, p. 315–323, 2001.

YANG, L. et al. Seasonal changes in the effects of free-air CO₂ enrichment (FACE) on dry matter production and distribution of rice (*Oryza sativa* L.). **Field Crops Research**, v. 98, n. 1, p. 12–19, 2006.

YOSHIDA, S. Physiological Aspects of Grain Yield. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 23, n. 1, p. 437–464, 1972.

YOSHIDA, S. Fundamentals of rice crop science. **Growth and development of the rice plant**, Los Baños: International Rice Research Institute, 1981. p. 268.

pigmentos fotossintéticos, aspectos morfológicos e produtividade de grãos observadas entres os cultivares estudados.

4.4 CONCLUSÃO

O cultivar de arroz Kitaake apresenta resistência a altas doses de citocinina exógena, sendo necessários estudos que elucidem este mecanismo de resistência, bem como a persistência da ação dessa substância na planta. As diferenças morfológicas nos cultivares mutantes foram mínimas, porém, todos tiveram efeito do thidiazuron e 6-benzilaminopurina. A quantificação da expressão do gene OsRR4 reafirma a influência de citocinina externa na rota celular de sinalização desse hormônio, notadamente, maior com o uso de thidiazuron. Em casa de vegetação o desenvolvimento da panícula não é influenciado como acontece em campo, o que limita o efeito da citocinina em aliviar estresse abiótico e garantir estabilidade na produtividade de grãos.

REFERÊNCIAS

- ALVAREZ, R. de C. F.; CRUSCIOL, C. A. C.; NASCENTE, A. S. Produtividade de arroz de terras altas em função do uso de reguladores de crescimento. **Revista Ceres**, v. 61, p. 42–49, 2014.
- ALVES, C. et al. Thidiazuron aumenta a produtividade em arroz de terras altas. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 45, n. 3, p. 333–339, 2015.
- ARF, O. et al. Influência da época de semeadura no comportamento de cultivares de arroz irrigado por aspersão em selvíria, MS. **Pesquisa Agropecuaria Brasileira**, v. 35, n. 10, p. 1967–1976, 2000.
- ARF, O. et al. Resposta de cultivares de arroz de sequeiro ao preparo do solo e à irrigação por aspersão. **Pesquisa Agropecuaria Brasileira**, v. 36, n. 6, p. 871–879, 2001.
- ARF, O. et al. Uso de etil-trinexapac em cultivares de arroz de terras altas. **Pesquisa Agropecuaria Tropical**, v. 42, n. 2, p. 150–158, 2012.
- ČERNÝ, M. et al. Proteome and metabolome profiling of cytokinin action in Arabidopsis identifying both distinct and similar responses to cytokinin down- and up-regulation. **Journal of Experimental Botany**, v. 64, n. 14, p. 4193–4206, 2013.
- CHOMCZYNSKI, P. et al. RNazol® RT: a new single-step method for isolation of RNA. **Nature Methods**, v. 7, p. 1026, 2010.

CORTLEVEN, A.; VALCKE, R. Evaluation of the photosynthetic activity in transgenic tobacco plants with altered endogenous cytokinin content: lessons from cytokinin. **Physiologia Plantarum**, v. 144, n. 4, p. 394–408, 2012.

CRUSCIOL, C. A. C. et al. Yield of upland rice cultivars in rainfed and sprinkler-irrigated systems in the Cerrado region of Brazil. **Australian Journal of Experimental Agriculture**, v. 46, n. 11, p. 1515–1520, 2006.

FAGERIA, N. K. **Mineral nutrition of rice**. [s.l.] CRC Press, 2014.

FARBER, M.; ATTIA, Z.; WEISS, D. Cytokinin activity increases stomatal density and transpiration rate in tomato. **Journal of Experimental Botany**, v. 67, n. 22, p. 6351–6362, 2016.

FERREIRA, D. F. Sisvar: a computer statistical analysis system. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 35, n. 6, p. 1039–1042, 2011.

GITTI, D. de C. et al. Glyphosate como regulador de crescimento em arroz de terras altas. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 41, n. 4, p. 500–507, 2011.

GORMUS, O.; KURT, F.; SABAGH, A. El. Impact of defoliation timings and leaf pubescence on yield and fiber quality of cotton. **Journal of Agricultural Science and Technology**, v. 19, n. 4, p. 903–915, 2017.

HWANG, I.; SHEEN, J.; MÜLLER, B. Cytokinin Signaling Networks. **Annual Review of Plant Biology**, v. 63, n. 1, p. 353–380, 2012.

KIEBER, J. J.; SCHALLER, G. E. Cytokinins. **The Arabidopsis Book**, v. 12, p. e0168, 2014.

KRISHNAN, P. et al. High-Temperature Effects on Rice Growth, Yield, and Grain Quality. **Advances in Agronomy**, v. 111, p. 87–206, 2011.

LAZOVA, G.; YONOVA, P. Photosynthetic Parameters Were Modified in Wheat (*Triticum aestivum* L.) Flag Leaves by Two Phenylurea Cytokinins. **International Journal of Plant Sciences**, v. 171, n. 8, p. 809–817, 2010.

LICHTENTHALER, H. K. Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes. In: **Plant Cell Membranes**. Methods in Enzymology. [s.l.] Academic Press, 1987. 148p.

MAHONEN, A. P. Cytokinin Signaling and Its Inhibitor AHP6 Regulate Cell Fate During Vascular Development. **Science**, v. 311, n. 5757, p. 94–98, 2006.

MEYER, M. M. J.; KERNSH, R. Thidiazuron and in vitro shoot proliferation of *Celtis occidentalis*. In: International Congress of Plant Tissue and cell culture, Minneapolis. **Anais...** Minneapolis: 1986.

MONAKHOVA, O. F.; CHERNYAD'EV, I. I. A protector effect of cytokinin preparations on the photosynthetic apparatus of wheat plants under water deficiency conditions. **Applied Biochemistry and Microbiology**, v. 43, n. 6, p. 641–649, 2007.

NASCIMENTO, V. et al. Uso do regulador de crescimento etil-trinexapac em arroz de terras altas. **Bragantia**, v. 68, n. 4, p. 921–929, 2009.

PAVLŮ, J. et al. Cytokinin at the Crossroads of Abiotic Stress Signalling Pathways. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 19, n. 8, p. 2450, 2018.

SANTOS, A. B.; STONE, L. F.; VIEIRA, N. R. A. **The rice crop in Brazil**. 2. ed. Santo Antônio de Goiás, GO, Brazil: Embrapa Arroz e Feijão, 2006. 1000 p.

SCHALLER, G. E.; STREET, I. H.; KIEBER, J. J. Cytokinin and the cell cycle. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 21, p. 7–15, 2014.

SONG, W. et al. Increased photosynthetic capacity in response to nitrate is correlated with enhanced cytokinin levels in rice cultivar with high responsiveness to nitrogen nutrients. **Plant and Soil**, v. 373, n. 1–2, p. 981–993, 2013.

STONE, L. F.; LIBARDI, P. L.; REICHARDT, K. Deficiência hídrica, vermiculita e cultivares I. Efeito na produtividade do arroz. **Pesquisa Agropecuaria Brasileira**, v. 19, n. 6, p. 695–707, 1984.

SUTTLE, J. C. Involvement of Ethylene in the Action of the Cotton Defoliant Thidiazuron. **Plant physiology**, v. 78, n. 2, p. 272–276, 1985.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia e Desenvolvimento Vegetal**. 6. ed. Porto Alegre: Artmed, 2017. 858 p.

TANIGUCHI, M. et al. ARR1 Directly Activates Cytokinin Response Genes that Encode Proteins with Diverse Regulatory Functions. **Plant and Cell Physiology**, v. 48, n. 2, p. 263–277, 2007.

TO, J. P. C.; KIEBER, J. J. Cytokinin signaling: two-components and more. **Trends in Plant Science**, v. 13, n. 2, p. 85–92, 2008.

TSAI, Y.-C. et al. Characterization of Genes Involved in Cytokinin Signaling and Metabolism from Rice. **Plant Physiology**, v. 158, n. 4, p. 1666–1684, 2012.

WELLBURN, A. R. The Spectral Determination of Chlorophylls a and b, as well as Total Carotenoids, Using Various Solvents with Spectrophotometers of Different Resolution. **Journal of Plant Physiology**, v. 144, n. 3, p. 307–313, 1994.

YEH, S.-Y. et al. Down-Regulation of Cytokinin Oxidase 2 Expression Increases Tiller Number and Improves Rice Yield. **Rice**, v. 8, n. 1, p. 36, 2015.

YOSHIDA, S. Fundamentals of rice crop science. **Growth and development of the rice plant**, Los Baños: International Rice Research Institute, 1981. p. 268.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

O fator climático foi o responsável pela grande diferença observada entre os resultados das duas safras. Mesmo com irrigação por aspersão não foi possível garantir produtividades regulares nas duas safras, ficando claro que, além do estresse hídrico, o estresse térmico ocasionado por altas temperaturas diminui significativamente a produtividade de grãos. A aplicação de thidiazuron promove aumento nos teores foliares de 6-benzialminopurina e trans-zeatina ribosídeo, além de ter interação com condições ambientais, aliviando efeitos de estresses abiótico, quando estes acontecem de forma moderada. As doses de thidiazuron aumentam os teores foliares de potássio, notadamente em anos com condições térmicas desfavoráveis. Os teores de potássio na panícula também aumentam, favorecendo o fluxo de fotoassimilados para aquele órgão, tendo como consequência, aumento na produtividade. Por ter função direta em aspectos relacionados à fotossíntese, a aplicação foliar de citocinina acresce o acúmulo de matéria seca nas folhas e colmo da planta, auxiliando na redistribuição dessa matéria seca para as estruturas reprodutivas, gerando maior massa de grãos, mesmo em anos com condições climáticas desfavoráveis para o crescimento e desenvolvimento da planta. A expressão do gene OsRR4 mostra que a citocinina exógena aumenta a sinalização celular desse hormônio, em resultado a isso, manifesta-se na planta diversas características regidas por esse gene. De forma geral, a planta de arroz responde à aplicação foliar de citocinina, melhorando características fisiológicas e nutricionais, que por sua vez interagem positivamente com a produtividade de grãos.

REFERÊNCIAS

- ALVES, C. et al. Thidiazuron aumenta a produtividade em arroz de terras altas. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 45, n. 3, p. 333–339, 2015.
- ARF, O. et al. Influência da época de semeadura no comportamento de cultivares de arroz irrigado por aspersão em selvíria, MS. **Pesquisa Agropecuaria Brasileira**, v. 35, n. 10, p. 1967–1976, 2000.
- ARF, O. et al. Resposta de cultivares de arroz de sequeiro ao preparo do solo e à irrigação por aspersão. **Pesquisa Agropecuaria Brasileira**, v. 36, n. 6, p. 871–879, 2001.
- ARF, O. et al. Uso de etil-trinexapac em cultivares de arroz de terras altas. **Pesquisa Agropecuaria Tropical**, v. 42, n. 2, p. 150–158, 2012.
- ARGUESO, C. T. et al. Two-component elements mediate interactions between cytokinin and salicylic acid in plant immunity. **PLoS Genetics**, v. 8, n. 1, 2012.
- ARTIGIANI, A. C. C. A. et al. Produtividade e qualidade industrial do arroz de terras altas em função da disponibilidade hídrica e adubação. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 42, n. 3, p. 340–349, 2012.
- ASHIKARI, M. Cytokinin Oxidase Regulates Rice Grain Production. **Science**, v. 309, n. 5735, p. 741–745, 2005.
- BOUMAN, B. A. M. et al. Rice and Water. **Advances in Agronomy**, v. 92, p. 187–237, 2007.
- CORTLEVEN, A.; VALCKE, R. Evaluation of the photosynthetic activity in transgenic tobacco plants with altered endogenous cytokinin content: lessons from cytokinin. **Physiologia Plantarum**, v. 144, n. 4, p. 394–408, 2012.
- CRUSCIOL, C. et al. Water supplied by sprinkler irrigation system for upland rice seed production. **Bioscience Journal**, v. 28, n. 1, 2012.
- CRUSCIOL, C. A. C. et al. Produtividade e qualidade industrial de grãos de arroz de terras altas em função de lâminas de água no sistema irrigado por aspersão. **Acta Scientiarum: Agronomy**, v. 25, n. 1, p. 125–130, 2003a.
- CRUSCIOL, C. A. C. et al. Influência de lâminas de água e adubação mineral na nutrição e produtividade de arroz de terras altas. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 27, n. 4, p. 647–654, ago. 2003b.
- CRUSCIOL, C. A. C. et al. Yield of upland rice cultivars in rainfed and sprinkler-irrigated systems in the Cerrado region of Brazil. **Australian Journal of Experimental Agriculture**, v. 46, n. 11, p. 1515–1520, 2006.
- CRUSCIOL, C. a C. et al. Root distribution, nutrient uptake, and yield of two upland rice cultivars under two water regimes. **Agronomy Journal**, v. 105, n. 1, p. 237–247, 2013.

DAWE, D.; PANDEY, S.; NELSON, A. Emerging trends and spatial patterns of rice production. In: PANDEY, S. et al. (Ed.). **Rice in the global economy: Strategic research and policy issues for food security**. Los Baños: International Rice Research Institute, 2010. p. 15–37.

FAO. **FAOSTAT**. 2019. Disponível em: <<http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC/visualize>>. Acesso em: 13 set. 2019.

FORNASIERI FILHO, D.; FORNASIERI, J. L. **Manual da cultura do arroz**. Jaboticabal: Funep, 1993. 221 p.

GHORBANI JAVID, M. et al. Effects of the exogenous application of auxin and cytokinin on carbohydrate accumulation in grains of rice under salt stress. **Plant Growth Regulation**, v. 65, n. 2, p. 305–313, 2011.

GUO, B. et al. Thidiazuron: A multi-dimensional plant growth regulator. **African Journal of Biotechnology**, v. 10, n. 45, p. 8984–9000, 2011.

HEINEMANN, A. B. et al. Evaluation of physiological traits in upland rice for adaptation to no-tillage system. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 21, n. 2, p. 113–122, 2009.

HEINEMANN, A.; STONE, L. Efeito da deficiência hídrica no desenvolvimento e rendimento de quatro cultivares de arroz de terras altas. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 39, n. 2, 2009.

KIEBER, J. J.; SCHALLER, G. E. Cytokinins. **The Arabidopsis Book**, v. 12, p. e0168, 2014.

KRISHNAN, P. et al. High-Temperature Effects on Rice Growth, Yield, and Grain Quality. **Advances in Agronomy**, v. 111, p. 87–206, 2011.

LAZOVA, G.; YONOVA, P. Photosynthetic Parameters Were Modified in Wheat (*Triticum aestivum* L.) Flag Leaves by Two Phenylurea Cytokinins. **International Journal of Plant Sciences**, v. 171, n. 8, p. 809–817, 2010.

LIU, Y. et al. The relationship between nitrogen, auxin and cytokinin in the growth regulation of rice (*Oryza sativa* L.) tiller buds. **Australian Journal of Crop Science**, v. 5, n. 8, p. 1019–1026, 2011.

MENDES, C. dos A. et al. Análise de associação quanto à produtividade e seus caracteres componentes em linhagens e cultivares de arroz de terras altas. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 49, n. 10, p. 771–782, 2014.

MONAKHOVA, O. F.; CHERNYAD'EV, I. I. A protector effect of cytokinin preparations on the photosynthetic apparatus of wheat plants under water deficiency conditions. **Applied Biochemistry and Microbiology**, v. 43, n. 6, p. 641–649, 2007.

NASCENTE, A. S.; CRUSCIOL, C. A. C.; COBUCCI, T. The no-tillage system and cover crops—Alternatives to increase upland rice yields. **European Journal of**

Agronomy, v. 45, p. 124–131, 2013.

OLIVEIRA, C. M. M. **Desenvolvimento e produtividade da cultura do arroz irrigado por aspersão sob diferentes umidades do solo e doses de nitrogênio**. 1995. Faculdade de Ciências Agrônômicas, Universidade Estadual Paulista, Botucatu, 1995.

PANDEY, S. et al. Overview. In: PANDEY, S. et al. (Ed.). **Rice in the global economy: Strategic research and policy issues for food security**. Los Baños: International Rice Research Institute, 2010. p. 1–12.

PAVLŮ, J. et al. Cytokinin at the Crossroads of Abiotic Stress Signalling Pathways. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 19, n. 8, p. 2450, 2018.

PERES, A. R. et al. Effect of irrigation, rainfed conditions and nitrogen sources on newly released upland rice cultivar (BRS Esmeralda) with greater tolerance to drought stress. **Australian Journal of Crop Science**, v. 12, n. 07, p. 1072–1081, 2018.

PINHEIRO, B. D. S.; CASTRO, E. da M. de; GUIMARÃES, C. M. Sustainability and profitability of aerobic rice production in Brazil. **Field Crops Research**, v. 97, n. 1, p. 34–42, 2006.

PINHEIRO, B. S. et al. Tipo de planta, regime hídrico e produtividade do arroz de sequeiro. **Pesquisa Agropecuaria Brasileira**, v. 20, n. 1, p. 85–87, 1985.

PINHEIRO, B. S.; MARTINS, J. F. S.; ZIMMERMANN, F. J. P. Índice de área foliar e produtividade do arroz de sequeiro. II. Manifestação através dos componentes da produção. **Pesquisa Agropecuaria Brasileira**, v. 25, n. 6, p. 873–879, 1990.

PRASAD, R. Aerobic Rice Systems. **Advances in Agronomy**, v. 111, p. 207–247, 2011.

SAITO, K. et al. Towards a better understanding of biophysical determinants of yield gaps and the potential for expansion of the rice area in Africa. In: WOPEREIS, M. C. S. et al. (Ed.). **Realizing Africa's rice promise**. Wallingford: CAB International, 2013. p. 188–2013.

SAITO, K. et al. Progress in varietal improvement for increasing upland rice productivity in the tropics. **Plant Production Science**, v. 21, n. 3, p. 145–158, 2018.

SONG, W. et al. Increased photosynthetic capacity in response to nitrate is correlated with enhanced cytokinin levels in rice cultivar with high responsiveness to nitrogen nutrients. **Plant and Soil**, v. 373, n. 1–2, p. 981–993, 2013.

STONE, L. F. et al. Adubação nitrogenada em arroz sob irrigação suplementar por aspersão. **Pesquisa Agropecuaria Brasileira**, v. 34, n. 6, p. 927–932, 1999.

STONE, L. F.; LIBARDI, P. L.; REICHARDT, K. Deficiência hídrica, vermiculita e cultivares I. Efeito na produtividade do arroz. **Pesquisa Agropecuaria Brasileira**, v. 19, n. 6, p. 695–707, 1984.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia e Desenvolvimento Vegetal**. 6. ed. Porto Alegre: Artmed, 2017. 858 p.

VAN OORT, P. A. J. et al. Can yield gap analysis be used to inform R&D prioritisation? **Global Food Security**, v. 12, p. 109–118, 2017.

XU, G. et al. Hormonal changes are related to the poor grain filling in the inferior spikelets of rice cultivated under non-flooded and mulched condition. **Field Crops Research**, v. 101, n. 1, p. 53–61, 2007.

YANG, J. et al. Hormonal Changes in the Grains of Rice Subjected to Water Stress during Grain Filling. **Plant physiology**, v. 127, n. 1, p. 315–323, 2001.

YOSHIDA, S. Fundamentals of rice crop science. **Growth and development of the rice plant**, Los Baños: International Rice Research Institute, 1981. p. 268.

ZHANG, H. et al. Involvement of cytokinins in the grain filling of rice under alternate wetting and drying irrigation. **Journal of Experimental Botany**, v. 61, n. 13, p. 3719–3733, 2010.