

Santo Antônio de Goiás, GO / Janeiro, 2026

Arroz de terras altas: sintomas de deficiência hídrica e estratégias de mitigação



**Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária
Embrapa Arroz e Feijão
Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento**

ISSN 1516-7518 / e-ISSN 1678-9644

Documentos 328

Janeiro, 2026

**Arroz de terras altas:
sintomas de deficiência hídrica e estratégias de mitigação**

*Anna Cristina Lanna
Adriano Pereira de Castro*

**Embrapa Arroz e Feijão
Santo Antônio de Goiás, GO
2026**

Embrapa Arroz e Feijão
Rod. GO 462, Km 12, Zona Rural
Caixa Postal 179
75375-000 Santo Antônio de Goiás, GO
www.embrapa.br/arroz-e-feijao
www.embrapa.br/fale-conosco/sac

Comitê Local de Publicações

Presidente

Isaac Leandro de Almeida

Secretária-executiva

Riquelma de Sousa de Jesus

Membros

Fabiano Severino

Luis Fernando Stone

Pedro Marques da Silveira

Tereza Cristina de Oliveira Borba

Pricila Vetrano Rizzo

Edição executiva

Tereza Cristina de Oliveira Borba

Revisão de texto

Pedro Marques da Silveira

Normalização bibliográfica

Riquelma de Sousa de Jesus (CRB-2/349)

Projeto gráfico

Leandro Sousa Fazio

Diagramação

Fabiano Severino

Foto da capa

Sebastião José de Araújo

Publicação digital: PDF

Todos os direitos reservados

A reprodução não autorizada desta publicação, no todo ou em parte, constitui violação dos direitos autorais (Lei nº 9.610).

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

Embrapa Arroz e Feijão

Lanna, Anna Cristina.

Arroz de terras altas: sintomas de deficiência hídrica e estratégias de mitigação / Anna Cristina Lanna, Adriano Pereira de Castro. - Santo Antônio de Goiás : Embrapa Arroz e Feijão, 2025.

PDF (33 p.) : il. - (Documentos / Embrapa Arroz e Feijão, e-ISSN 1678-9644 ; 328)

1. Arroz – Deficiência hídrica. 2. Arroz – Fisiologia vegetal. 3. Arroz – Manejo sustentável. 4. Estresse abiótico. I. Castro, Adriano Pereira de. II. Título. III. Série.

CDD (21. ed.) 633.18

Riquelma de Sousa de Jesus (CRB-2/349)

© 2026 Embrapa

Autores

Anna Cristina Lanna

Química, doutora em Fisiologia Vegetal,
pesquisadora da Embrapa Arroz e Feijão,
Santo Antônio de Goiás, GO

Adriano Pereira de Castro

Engenheiro-agrônomo, doutor em Genética
e Melhoramento de Plantas, pesquisador
da Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antônio
de Goiás, GO

Apresentação

O arroz (*Oryza sativa* L.) é uma das culturas agrícolas mais relevantes para a segurança alimentar mundial, ocupando aproximadamente 162 milhões de hectares. Cerca de 75% dessa área é conduzida em sistemas irrigados por inundação, enquanto o arroz de terras altas representa cerca de 4% do total global. Esse ecossistema, predominante em regiões tropicais e cultivado principalmente durante o verão, está exposto a ciclos recorrentes de deficiência hídrica (veranicos), que figuram entre os principais fatores limitantes da produtividade. Embora apresente rendimento inferior ao sistema irrigado, o cultivo em terras altas possui importância estratégica em países onde a irrigação é restrita por limitações ambientais, estruturais ou econômicas. Em escala continental, o arroz de terras altas representa cerca de 9% da área total cultivada na Ásia, 46% na América Latina e Caribe e 47% na África Ocidental. No Brasil, concentra-se principalmente no bioma Cerrado, desempenhando papel essencial para o abastecimento interno e para a segurança alimentar da população. Ainda assim, registra-se redução expressiva das áreas cultivadas e da produção nas últimas décadas — estimada em 63% e 49%, respectivamente, em função da competição com commodities mais rentáveis, como a soja, e da alta sensibilidade da cultura aos veranicos, fenômeno frequente na região central do país. A deficiência hídrica é amplamente reconhecida como o estresse abiótico de maior impacto sobre o arroz de terras altas, podendo reduzir a produtividade em até 50%. Seus efeitos comprometem processos fisiológicos, bioquímicos e morfológicos essenciais: reduzem o potencial hídrico e o turgor celular; diminuem a taxa de germinação, a expansão radicular e a área foliar; induzem enrolamento e senescência precoce

das folhas; reduzem o influxo de CO₂ e, consequentemente, a taxa fotossintética; e prejudicam a absorção, o transporte e o metabolismo de nutrientes. Além disso, intensificam a produção de espécies reativas de oxigênio, que provocam danos oxidativos e ativam alterações na expressão de inúmeros genes ligados à tolerância ao estresse. A combinação desses fatores repercute diretamente sobre o ciclo fenológico, o enchimento e a qualidade de grãos e, em última instância, sobre a produtividade final. Diante do avanço das mudanças climáticas e da previsão de eventos extremos cada vez mais frequentes e intensos, torna-se imprescindível ampliar estratégias integradas que combinem melhoramento genético, manejo sustentável e tecnologias inovadoras. A obtenção de cultivares mais tolerantes, associada ao uso de ferramentas como zoneamento agrícola de risco, manejo adequado do solo, uso de plantas de cobertura, ajuste da densidade de semeadura, rotação de culturas, adoção do sistema plantio direto e aplicação de bioinsumos, constitui caminho essencial para aumentar a resiliência da rizicultura de sequeiro. Este documento reúne uma síntese atualizada e abrangente sobre os sintomas da deficiência hídrica no arroz de terras altas e apresenta as principais estratégias disponíveis para mitigação de seus efeitos. Ao integrar conhecimentos provenientes das áreas de fisiologia, bioquímica, genética, agronomia e manejo, oferece subsídios valiosos para pesquisadores, técnicos, estudantes e produtores. O intuito é contribuir para o desenvolvimento e a adoção de práticas produtivas mais resilientes, eficientes e sustentáveis, fortalecendo a capacidade de adaptação da agricultura às mudanças climáticas e assegurando a continuidade da produção de arroz de terras altas em sistemas tropicais.

Elcio Perpetuo Guimarães
Chefe-Geral da Embrapa Arroz e Feijão

Sumário

Introdução	9
Arroz de terras altas	10
Efeitos da deficiência hídrica em plantas de arroz de terras altas	10
Respostas morfoagronômicas	11
Respostas fisiológicas	13
Respostas bioquímicas	15
Respostas moleculares	16
Estratégias para mitigação da deficiência hídrica em arroz de terras altas	18
Considerações finais	21
Referências	21

Introdução

Em nível mundial, o arroz (*Oryza sativa* L.) é cultivado em cerca de 162 milhões de hectares, os quais se dividem, principalmente, nos ecossistemas irrigado e terras altas. O cultivo do arroz irrigado por inundação propicia uma produtividade significativamente superior, uma vez que o cultivo do arroz em terras altas ocorre nos trópicos, na estação do verão (novembro a março), caracterizado pelas altas temperaturas, chuvas abundantes e dias mais longos que as noites. No entanto, nesse período é comum ocorrer ciclos naturais de deficiência hídrica (veranico), tornando-se uma das maiores limitações ambientais para maior produtividade do arroz de terras altas. Daí surge a necessidade de desenvolver e proteger cultivares de arroz de terras altas de episódios de deficiência hídrica causados pela seca, os quais virão com mais frequência e intensidade devido às mudanças climáticas (Seppelt et al., 2022). Entre todos os fatores abióticos, a deficiência hídrica é o mais prejudicial, limitando em, aproximadamente, 50% a produtividade do arroz (Pandey; Shukla, 2015; Jaramillo et al., 2020).

A seca é um fenômeno meteorológico que indica chuvas insuficientes ou altas taxas de evaporação que causam condições de deficiência hídrica nas plantas (Upadhyaya; Panda, 2019). Estima-se que cerca de um terço do total das terras agricultáveis do mundo sofre com a deficiência hídrica, e sua intensidade e gravidade são difíceis de prever, pois dependem de múltiplos fatores como frequência de chuvas, taxa de evaporação e teor de umidade do solo (Oladosu et al., 2019). Na planta, vários mecanismos morfológicos, anatômicos, fisiológicos, bioquímicos e moleculares como redução da taxa de germinação, de expansão da estrutura radicular e de estabelecimento das plântulas, relações hídricas, absorção de íons, fotossíntese, respiração, translocação de fotoassimilados, balanço redox e hormonal, alteração de trocas gasosas nas folhas em decorrência do fechamento estomático, metabolismo de nutrientes e nível de expressão de vários genes são alterados pela seca e seus efeitos impactam negativamente o crescimento, desenvolvimento e

sobrevivência das plantas (Pirasteh-Anosheh et al., 2016; Farooq et al., 2009a; Zhu et al. 2021).

Além da seca, outros estresses abióticos como salinidade, calor e desequilíbrio nutricional acometem o crescimento e o desenvolvimento da planta de arroz de terras altas, desde a germinação até a maturação fisiológica (Sarma et al., 2023). Aliado a esses fatores que ameaçam a segurança alimentar, principalmente em países em desenvolvimento, estão o aumento da população, alterações climáticas e uso de insumos químicos na agricultura (Kumar et al., 2023).

O objetivo desta revisão é descrever os principais sintomas de deficiência hídrica nas plantas de arroz de terras altas e propor algumas estratégias de manejo para reduzir seus impactos negativos dentro de uma abordagem mais atualizada e sistêmica. Com isso, esta revisão servirá como um guia útil para produtores, pesquisadores e acadêmicos envolvidos com a cultura do arroz de terras altas, seus desafios e manejo sustentável.

Esse documento está alinhado aos Objetivos de Desenvolvimento Sustentável 2: Fome zero e agricultura sustentável, cuja meta a ser alcançada é a 2.4 “Até 2030, garantir sistemas sustentáveis de produção de alimentos e implementar práticas agrícolas resilientes, que aumentem a produtividade e a produção, que ajudem a manter os ecossistemas, que fortaleçam a capacidade de adaptação às mudanças climáticas, às condições meteorológicas extremas, secas, inundações e outros desastres, e que melhorem progressivamente a qualidade da terra e do solo”; 12: Consumo e Produção Responsáveis, cuja meta a ser alcançada é a 12.a “apoiar países em desenvolvimento para que fortaleçam suas capacidades científicas e tecnológicas rumo à padrões mais sustentáveis de produção e consumo” e 13: Ação contra a mudança global do clima, cuja meta a ser alcançada é a 13.1 “Reforçar a resiliência e a capacidade de adaptação a riscos relacionados ao clima e às catástrofes naturais em todos os países” (Embrapa, 2004).

Arroz de terras altas

O arroz é uma importante cultura agrícola que pertence ao gênero *Oryza* da família *Gramineae* (Balakrishnan et al., 2024). Essa espécie vegetal é o segundo cereal mais produzido extensivamente no mundo (Giri et al., 2022) e a principal fonte de alimento para quase metade da população mundial (Fairhurst; Dobermann, 2002). O Brasil é o 11º maior produtor de arroz do mundo (Hashim et al., 2024), com uma produção anual de 10,59 milhões de toneladas colhidas em 1,57 milhão de hectares (Embrapa Arroz e Feijão, 2025). Existem dois principais ecossistemas de cultivo de arroz, no Brasil, denominados irrigado e terras altas. De acordo com Silwal et al. (2020), o arroz, subespécie *indica*, é cultivado predominantemente no ecossistema inundado com controle da irrigação; e o arroz, subespécie *japonica*, é cultivado no ecossistema de terras altas, em que o solo se apresenta, frequentemente, abaixo da saturação de água. Dados de 71 países da Ásia, África Subsaariana e América Latina indicam que o arroz inundado com controle da irrigação e o de terras altas representam, respectivamente, 92 e 8% da área total de cultivo de arroz (Saito et al., 2018).

Para atender à crescente demanda por arroz em razão do aumento populacional, principalmente nos países em desenvolvimento, sua produção precisa ser significativamente elevada em relação à produção atual. Apesar da rizicultura inundada ser a principal forma de produção, é improvável que haja expansão de sua área devido à falta de investimentos em infraestrutura de irrigação, escassez física e econômica de água e preocupações ambientais. Isto porque o cultivo inundado faz uso de 40% da água utilizada na agricultura, em nível mundial, e é responsável, em média, por 17% das emissões globais de metano, o qual contribui para fortalecer a crise climática global (Fraiture et al., 2009; Parthasarathi et al., 2012; Shiade; Boelt, 2020). Por isso, em anos mais recentes, atenção redobrada está sendo dada ao arroz cultivado no ecossistema de terras altas, já que o seu cultivo é considerado mais sustentável do ponto de vista econômico e ambiental (Kato; Katsura, 2014; Liu et al., 2019). No entanto, a produção de arroz de terras altas é limitada por uma série de fatores abióticos, em diferentes intensidades, como precipitação pluvial, temperatura do ar, radiação solar, fotoperíodo e deficiência de nutrientes (O'Toole, 1982; Venuprasad et al., 2008; Kumar et al., 2023). De acordo com Fageria et al. (2014), períodos de baixa disponibilidade de água no solo são o principal estresse abiótico responsável pelo baixo rendimento de grãos em plantas de arroz de terras altas. No Brasil, a produtividade média do arroz de terras altas está em torno de 2.508 kg ha⁻¹ com uma produção anual de

0,81 milhão de toneladas colhidas em 0,32 milhão de hectares; enquanto o arroz irrigado é cerca de 8.166 kg ha⁻¹ com uma produção anual de 9,48 toneladas colhidas em 1,16 milhão de hectares (Embrapa Arroz e Feijão, 2025). No continente asiático, o rendimento médio do arroz de terras altas é cerca de 6.000 kg ha⁻¹ na China (Terjung et al., 1985), 700 kg ha⁻¹ na Tailândia (Sacklokham et al., 2020), e entre 500 - 4.300 kg ha⁻¹ na Índia (Kumar et al., 2021).

No Brasil, a região do Cerrado é a principal área de cultivo do arroz de terras altas e a maior área de cultivo da América Latina (Heinemann et al., 2019). Atualmente, com maior restrição para a abertura de novas áreas, produtores de arroz de terras altas, altamente tecnificados, estão usando a cultura como opção rentável para rotação de culturas em sistemas integrados de produção, com possibilidade de irrigação suplementar sob pivô-central, ou para a recuperação da fertilidade de solos de pastagens degradadas. Esta última é considerada uma prática já bastante utilizada, aproveitando-se da aceitação no mercado arroseiro em decorrência do desenvolvimento de novos genótipos e manejos desenvolvidos pela pesquisa científica (Castro et al., 2022). Sabe-se que o cultivo do arroz no Cerrado brasileiro proporciona uma série de benefícios para a sustentabilidade da região, cuja dinâmica do processo produtivo, ano após ano, ocorre por meio da sucessão soja no verão e milho na safrinha (Carvalho et al., 2020). Além de o arroz de terras altas desempenhar papel fundamental no abastecimento interno de grãos à população brasileira, promovendo segurança alimentar para 84% da população, ele também regulamenta o mercado interno favorecendo uma distribuição mais segura e estratégica do grão (Martínez et al., 2014; Castro et al., 2022).

Efeitos da deficiência hídrica em plantas de arroz de terras altas

A deficiência hídrica pode ocorrer em qualquer fase do crescimento e desenvolvimento de uma planta. O cultivo do arroz de terras altas ocorre na estação do verão brasileiro (novembro a março) e, por isso, é comum ocorrer ciclos naturais de deficiência hídrica (veranico) durante a safra, tornando-se uma das maiores limitações ambientais. Durante o período de baixa disponibilidade de água no solo, as plantas alteram sua morfologia, fisiologia, bioquímica e respostas moleculares, que variam em intensidade de acordo com a severidade do estresse (Quinones et al., 2017). Descrição de uma série de mudanças nas plantas de arroz de terras altas submetidas à seca é mostrada na Figura 1.

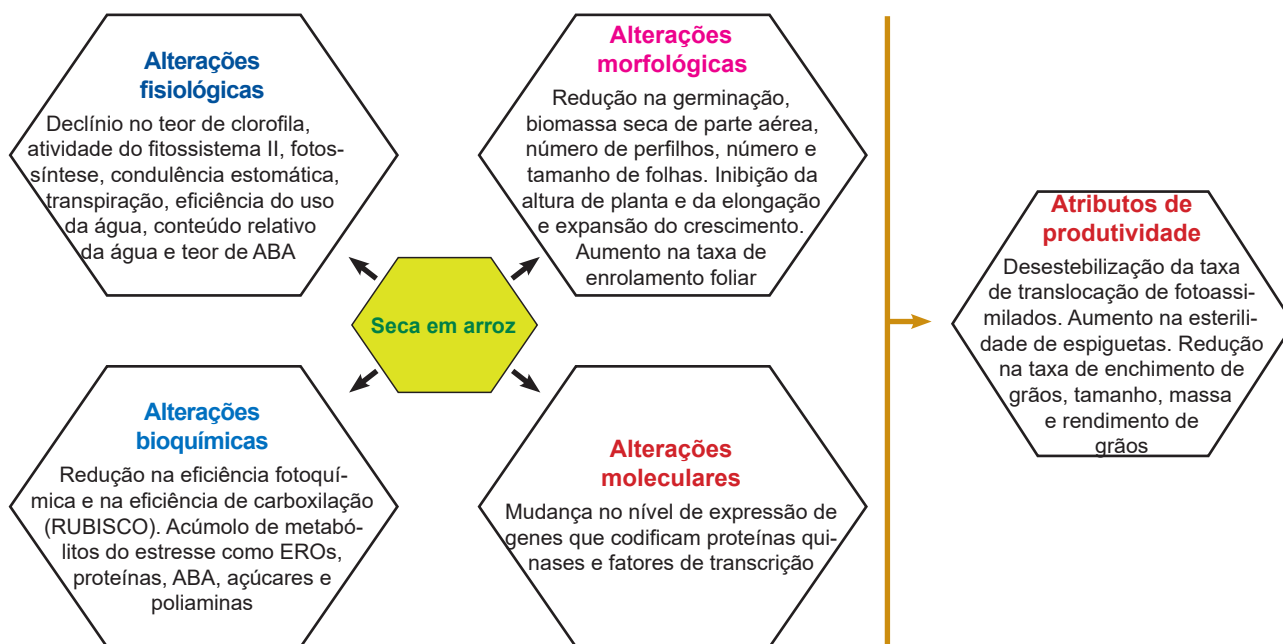


Figura 1. Alterações nas características morfológicas, fisiológicas, bioquímicas e moleculares de plantas de arroz (*Oryza sativa*) de terras altas, cultivadas sob seca, que resultam no declínio do rendimento de grãos. ABA - ácido abscísico; EROs - espécies reativas de oxigênio, RUBISCO - ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase oxigenase. Adaptado de Kumar et al. (2023).

Respostas morfoagronômicas

O crescimento de uma planta é regido por inúmeros eventos e suas complexas interações, os quais envolvem a divisão, alongação e diferenciação das células do sistema radicular e da parte aérea (Hussain et al., 2008). Durante períodos de deficiência hídrica, o crescimento da célula é inibido pela redução na pressão de turgescência, enfraquecendo a taxa de alongação/expansão celular por causa da redução/interrupção do fluxo de água no xilema (Farooq et al., 2009a, 2009b) (Figura 2.). Portanto, a qualidade e a quantidade de crescimento de uma planta dependem das respostas que integram distintas e complexas rotas metabólicas.

Folhas e raízes são órgãos que desempenham papéis cruciais na adaptação do arroz ao estresse de seca. Como a planta obtém água e nutrientes minerais do solo por meio das raízes, então, a arquitetura e o tamanho das raízes são fatores importantes para a compreensão da complexa rede de eventos fisiológicos de tolerância à deficiência hídrica (Yoshida; Hasegawa, 1982). O sistema radicular está envolvido no mecanismo de prevenção dos efeitos da deficiência hídrica, mantendo a absorção de água e, portanto, o status hídrico favorável do órgão sob condições de água limitada no solo (Guimarães et al., 2020). Acredita-se que a capacidade da planta de modificar suas raízes para crescerem mais espessas e profundas no solo é um mecanismo importante para evitar os efeitos adversos da seca, e há ampla evidência de que os

fotoassimilados são realocados para as raízes em detrimento de sua utilização pela parte aérea (Yoshida; Hasegawa, 1982; Guimarães et al., 2020). Cultivares de arroz de terras altas que enraízam superficialmente (raízes curtas e finas) são mais sensíveis à seca que cultivares com raízes mais profundas (longas e grossas), uma vez que o sistema radicular mais robusto permite obter água em camadas mais profundas do solo (Kondo et al., 2003; Farooq et al., 2009c).

Para Kim et al. (2020), as propriedades das raízes (arquitetura e anatomia) de plantas de arroz de terras altas se correlacionam diretamente com o seu desempenho agrônomo; assim como também são essenciais para estabilizar a produção sob condições de seca. Estudo realizado por Guimarães et al. (2020), os quais usaram uma plataforma de fenotipagem de plantas com um painel de 20 acessos de arroz, subespécie *japonica*, submetidos à seca, descreveram a ocorrência de resposta diferencial do sistema radicular entre os acessos. Alguns genótipos apresentaram incremento no acúmulo de biomassa de raiz, com aumento no seu volume total. Neste estudo, destacaram-se os genótipos que combinaram uma alta densidade de raízes finas na camada superficial e raízes grossas abundantes nas camadas mais profundas do solo. Este tipo de sistema radicular é considerado adequado em solos com baixa capacidade de retenção de água, além de ser favorável para a planta suportar períodos de seca, devido à sua capacidade de absorver água armazenada em camadas mais profundas.

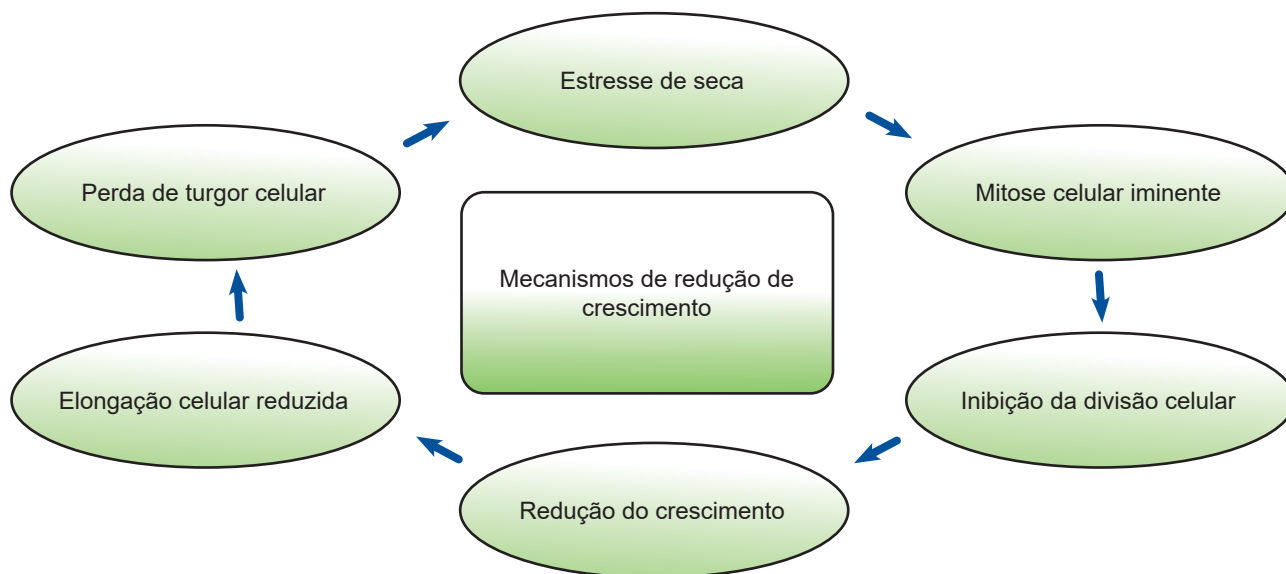


Figura 2. Mecanismos de inibição do crescimento de plantas de arroz (*Oryza sativa*) de terras altas devido ao estresse de seca. Adaptado de Kumar et al. (2023).

Tolerância à seca envolve respostas em nível de planta inteira, permitindo a integração da arquitetura/anatomia das raízes e a movimentação e perda de água pela transpiração na parte aérea da planta (Messina et al., 2015). O processo de trocas gasosas ocorre, em grande parte, nas folhas e, por isso, o número e a atividade dos estômatos são fatores importantes para determinar o nível de tolerância da planta à deficiência hídrica. Quando o potencial hídrico foliar diminui, em decorrência da seca, ocorre redução da condutância estomática (O'Toole et al., 1984) e, conseqüentemente, diminuição da eficiência do uso de radiação e da capacidade fotossintética (Lanna et al., 2021; Costa et al., 2023). A seca também reduz o número de novos perfilhos e alongamento de folhas; além de promover seu enrolamento e senescência precoce (Turner et al., 1986). Várias outras respostas são observadas em plantas de arroz de terras altas, durante períodos de deficiência hídrica, como redução da altura e área foliar (Farooq et al., 2008, 2009c; Bhandari et al., 2023).

A produtividade (rendimento de grãos) do arroz é, geralmente, contabilizada em conjunto com os componentes de produtividade como número de perfilhos produtivos, número de grãos por panícula, massa de 1000 grãos, altura da planta, comprimento da panícula, tamanho e massa do grão (Hua et al., 2002). Rendimento de grãos é a característica agrônômica mais importante para o rizicultor, sendo considerada o parâmetro balizador do impacto do estresse de seca. Vários fatores que regulam essa característica como redução/interrupção das trocas gasosas nas folhas, redução do tamanho da

fonte/dreno, carga do floema, redução da atividade de enzimas responsáveis pela síntese de amido e sacarose, redução da taxa de translocação e parcionamento de fotoassimilados são afetados pela deficiência hídrica e, por isso, responsáveis pela redução da taxa de desenvolvimento floral, enchimento e rendimento de grãos (Farooq et al., 2009a, 2009b). Os atributos agrônômicos, em geral, são herdados e regulados por muitos genes, por isso existe a complexidade de obtenção de ganhos genéticos para rendimento de grãos em razão do impacto dos fatores abióticos como seca, salinidade e desequilíbrio nutricional (Akhtar et al., 2010). Entretanto, progresso genético significativo para produtividade de grãos foi relatado no programa de melhoramento de arroz de terras altas da Embrapa (Castro et al., 2023). Estes autores utilizaram-se da população de seleção recorrente CNA6 com o objetivo de aumentar o rendimento de grãos e a tolerância à seca. A população CNA6, avaliada ao longo de cinco ciclos de seleção, apresentou alta taxa de ganho genético para a produtividade de grãos, de 215 kg ha⁻¹ por ciclo ou 67,8 kg ha⁻¹ por ano (3,08%).

O rendimento de grãos do arroz de terras altas depende do momento da ocorrência do veranico (seca), do estágio de desenvolvimento da planta e da intensidade do estresse (Kim et al., 2020; Bhandari et al., 2023). Durante o estágio vegetativo, a redução da fotossíntese impacta negativamente o crescimento da parte aérea (folhas e colmos) e este impacta o desenvolvimento geral da planta (Poethig, 2013). O impacto da seca na fase vegetativa de plantas de arroz de terras foi relatado por Sarvestani et al.

(2008) e Guan et al. (2010). Por outro lado, o arroz de terras altas, como a maioria das culturas agrícolas, é mais sensível à seca durante o estágio reprodutivo, como a fase de floração e a de enchimento de grãos (Lum et al., 2014), uma vez que há impacto severo na fertilidade das espiguetas, massa de grãos e, em última análise, produtividade (Cruz; O'Toole, 1984; Wopereis et al., 1996; Kumar et al., 2008; Carrijo et al., 2017; Zhang et al., 2018a e b, Yang et al., 2019; Guimarães et al., 2020; Mata et al., 2023).

Respostas fisiológicas

A seca afeta negativamente diferentes eventos fisiológicos nas plantas, as quais reagem para se aclimatar às condições desfavoráveis. Numerosas propriedades hídricas e derivativas do arroz de terras altas são afetadas negativamente pela escassez de água, incluindo conteúdo relativo de água (CRA), potencial hídrico foliar, condutância estomática, taxa transpiratória, eficiência do uso da água (EUA), taxa fotossintética líquida, atividade do fotossistema II (PSII), concentração interna de dióxido de carbono (CO₂) e diminuição do índice de estabilidade de membrana (Bhandari et al., 2023).

A limitação de água no solo altera rapidamente o *status* hídrico da planta (Farooq et al. 2009c; Lanna et al., 2021) e, com isso, reduz a pressão de turgescência da célula e do fluxo de água no xilema acarretando a redução tanto da expansão celular quanto da área foliar em plantas de arroz de terras altas (Hussain et al., 2018). Cultivares de arroz de terras altas, tolerantes à seca, geralmente mantêm o CRA elevado e, conseqüentemente, previnem o comprometimento das membranas biológicas. Choudhary et al. (2009) expuseram plântulas de arroz de 28 dias em condições de escassez de água por 72 horas. Os resultados mostraram a manutenção do CRA devido ao ajustamento osmótico (aumento do teor de prolina) e, conseqüentemente, prevenção dos danos de membrana. Para Pandey e Shukla (2015) e Upadhyaya e Panda (2019), a capacidade das plantas de arroz de terras altas em manter a estabilidade da membrana sob condições de seca é uma importante característica de tolerância. Liu et al. (2007) relataram que a redução do potencial hídrico da folha e da panícula de genótipos de arroz de terras altas, comparativamente aos genótipos de arroz irrigado por inundação, se iniciou mais tarde com o avanço do período de deficiência hídrica e, após nova irrigação, os genótipos de arroz de terras altas se recuperaram mais rapidamente. Concomitantemente à redução do potencial hídrico,

algumas características morfológicas associadas à deficiência hídrica se manifestam em plantas de arroz de terras altas como fechamento estomático, enrolamento, murchamento e senescência precoce das folhas (Hussain et al., 2018; Panda et al., 2021).

Ao mesmo tempo em que ocorre alteração do *status* hídrico, inicia-se, na planta, o processo de sinalização entre raiz e parte aérea, o qual pode regular, positiva ou negativamente, os processos fisiológicos vitais para seu crescimento, desenvolvimento e sobrevivência. A comunicação raiz-parte aérea sinaliza alterações tanto no crescimento e distribuição de raízes quanto no crescimento e funções da parte aérea durante o estresse ambiental (Novák; Lipiec, 2012). Para isso, síntese de mensageiros químicos como auxina (AIA), citocinina, ácido abscísico (ABA), giberelinas, brassinosteróide e etileno; como também alterações no pH intracelular, ocorrem para regular eventos fisiológicos essenciais para a planta cultivada sob seca (Schachtman; Goodger, 2008).

ABA, o hormônio do estresse (Mehrotra et al., 2014), é produzido pelas plantas sob deficiência hídrica e desempenha importante papel na sinalização raiz-parte aérea (Schachtman; Goodger, 2008). Sob deficiência hídrica, a planta eleva a taxa de síntese de ABA e, em decorrência, inicia-se a transdução de sinais como respostas celulares ao estresse (Ng et al., 2014). O ABA transloca-se do local de produção, via xilema ou floema (Rodríguez-Gacio et al., 2009; Miransari; Smith, 2014), para promover o fechamento dos estômatos (Malini et al., 2023), que é resultante do efluxo de íons potássio das células guarda com conseqüente perda de pressão de turgor (Kashtoh; Baek, 2021). Estudos de Guerrero e Mullet (1986), Wang et al. (2007) e Ashok et al. (2013) mostraram o aumento do teor de ABA em plantas de arroz de terras altas sob seca. Outros estudos mostraram que o ABA, além de sinalizar o fechamento estomático, induz a expressão de genes que expressam enzimas antioxidantes, transportadores de proteínas e proteínas LEA (*Late Embryogenesis Abundant*) (Latif, 2014; Zhou et al., 2014; Pandey; Shukla, 2015). A citocinina, outro hormônio vegetal, também está envolvida com a taxa de sobrevivência das plantas sob seca (Rivero et al., 2007; Peleg; Blumwald, 2011; Reguera et al., 2013). Citocininas regulam a diferenciação celular, partição de fotoassimilados, resistência ao acamamento, relação fonte/dreno, senescência foliar e outros processos importantes de crescimento e desenvolvimento vegetal (Reguera et al., 2013).

O fechamento dos estômatos reduz a condutância do fluxo de gases (CO₂ e H₂O na forma gasosa) e, por conseqüência, a taxa transpiratória. Esses

eventos desempenham papel fundamental na regulação do equilíbrio hídrico e adaptação da planta à seca. Estudos de Torres-Ruiz et al. (2013) e Nemeskeri et al. (2015) mostraram que o fechamento estomático é a resposta primária das plantas para economizar e prevenir a perda de água por transpiração durante períodos de deficiência hídrica. Ouyang et al. (2017) avaliaram a variação na capacidade fotossintética de seis cultivares de *O. sativa* (duas cultivares de arroz irrigado por inundação, duas cultivares de arroz aeróbico e duas cultivares de arroz de terras altas), uma cultivar de *O. glaberrima* (arroz africano) e duas cultivares de trigo (*T. aestivum*) em resposta à seca. Foi observada variação significativa na condutância estomática (gs) tanto entre espécies quanto dentro da espécie *O. sativa*. Sob irrigação adequada, as cultivares de arroz irrigado por inundação e as cultivares de trigo apresentaram gs significativamente superior às demais. No entanto, sob seca, a redução de gs ocorreu em todas as cultivares.

Ao mesmo tempo em que as plantas, cultivadas sob deficiência hídrica, fecham seus estômatos para impedir a saída de água na forma de vapor, elas restringem a entrada de CO₂ nas folhas. A redução da concentração de CO₂ intracelular significa redução na produção de fotoassimilados, uma vez que o CO₂ é o principal substrato da enzima Rubisco, enzima responsável pela fixação deste composto em moléculas orgânicas. Em última análise, o fechamento dos estômatos reduz significativamente biomassa, taxa de crescimento e rendimento de grãos (Pirasteh-Anosheh et al., 2016). Essa redução também promove a senescência foliar prematura, a oxidação lipídica das membranas cloroplastídicas e a alteração de estruturas proteica e pigmentar das células fotossintetizantes (Fahad et al., 2017; Yang et al. 2019; Gupta et al., 2020). Além disso, o fechamento estomático induz à redução da quantidade de calor dissipada pela planta devido ao declínio da taxa transpiratória (Condon et al., 2002). A temperatura e energia cinética dentro da célula, acima de um limite máximo de tolerância, acarretam impacto negativo, principalmente, sobre a taxa fotossintética e a eficiência do uso da água. Ademais, durante a seca, a célula perde a turgescência e, com seu volume reduzido, há um aumento na concentração de solutos, gerando um ambiente tóxico para os componentes da maquinaria fotossintética e para a atividade de várias importantes enzimas que fazem parte desse processo (Hoekstra et al., 2001).

O arroz é uma planta C3 e o processo fotossintético, principalmente de sua folha bandeira, é responsável pela produção de 62-90% dos fotoassimilados para o enchimento de grãos (Yoshida, 1981; Murchie et al., 1999). Como tática de economia de água

devido à escassez hídrica do solo, as plantas fecham seus estômatos e, conseqüentemente, se reduz a taxa transpiratória, influxo de CO₂, eficiência dos fotossistemas I e II (PSI e PSII), inibição da cadeia de transporte de elétrons, produção de ATP, atividade da Rubisco (Upadhyaya; Panda, 2019) e, em consequência, a capacidade fotossintética e a expansão da área da folha bandeira (Bhandari et al., 2023). Por isso, fatores que diminuem a taxa fotossintética das folhas bandeira de plantas de arroz de terras altas, durante períodos de seca, podem limitar o rendimento de grãos (Dingkuhn et al., 1989). Kamarudin et al. (2018) observaram que a deficiência hídrica causou redução significativa na área da folha bandeira de cinco genótipos de arroz: IR64 (cultivar suscetível à seca), Aeron1 (cultivar tolerante à seca), MR219 (cultivar moderadamente tolerante à seca) e MR219-4 e MR219-9 (genótipos mutantes).

Os pigmentos fotossintéticos são componentes essenciais para que a fase fotoquímica da fotossíntese ocorra, uma vez que atuam como complexo coletor da radiação fotossinteticamente ativa para gerar poder redutor (NADPH), utilizados na fase bioquímica da fotossíntese, etapa em que a Rubisco fixa o CO₂ absorvido em moléculas orgânicas. Sob seca, clorofila, ficobilina e carotenoides (pigmentos fotossintéticos) apresentam menor eficiência, resultando em absorção inadequada de luz, redução na captação de luz e fotoproteção de baixa qualidade (Jahan et al., 2013). A deficiência hídrica impacta tanto o teor de clorofila-A quanto o de clorofila-B (Farooq et al., 2009a, 2009b), uma vez que são prontamente oxidados devido ao estresse oxidativo, evento primário desencadeado por diferentes estresses, inclusive o de seca (Reddy et al., 2004). Nahakpam (2017) observou redução do teor de clorofila em 14,3 e 7,0% nas cultivares de arroz Super-7 e PR-115, respectivamente, sob deficiência hídrica. Prasad et al. (2019) constataram redução do teor de clorofila (valor SPAD) em cinco genótipos de arroz, sob seca: Nagina 22 (3%), NDR 97 (10%), Shusk Samrat (12%), NDR 9830102 (20%) e Swarna (30%), todos em fase reprodutiva.

Ao mesmo tempo, os carotenoides, moléculas que pertencem à classe dos isoprenoides (Andrew et al., 2008), podem ajudar a planta a tolerar o estresse de seca porque desempenham papel importante no sistema de defesa antioxidante das plantas. O β-caroteno, exemplo de carotenoide, é componente importante dos fotossistemas I (PSI) e II (PS II) (Havvaux, 1998), presentes nas membranas dos tilacoides das células fotossintetizantes. Como os carotenoides também servem como precursores de sinalização, uma redução no seu teor produz impacto negativo na

percepção do sinal durante períodos de deficiência hídrica (Ashraf; Harris, 2013; Panda et al., 2021).

Respostas bioquímicas

Sob condições de seca, diferentes tipos de compostos orgânicos como sacarose, glicina-betaína, prolina, poliaminas, poliálcoois (sorbitol, manitol, mio-inositol e pinitol) e íons inorgânicos como potássio, cloro e cálcio são acumulados no citosol para reduzir o potencial osmótico e, assim, manter a turgescência das células vegetais (Rhodes; Samaras, 1994). Esses compostos são denominados osmoprotetores e a prolina é o mais amplamente estudado (Chutia et al., 2012), seguida dos açúcares solúveis (Maisura et al. 2014). O acúmulo, na célula, de tais compostos, sob condições de seca, é chamado ajustamento osmótico (Zhang et al., 1999).

A prolina, devido às suas propriedades osmolíticas, desempenha papel importante nas plantas sob seca porque atua como: (a) molécula de defesa contra a ação do estresse oxidativo, aumentando a atividade antioxidante da célula, o que melhora a capacidade de reparação de danos celulares, (b) quelante de metais e (c) molécula sinal (Hayat et al., 2012). Em arroz sob deficiência hídrica, a variação na concentração de prolina foi observada por Chutia et al. (2012), Kumar et al. (2014), Maisura et al. (2014) e Nasrin et al. (2020). As poliaminas são outras moléculas importantes envolvidas na resposta das plantas à seca (Calzadilla et al., 2014). Poliaminas como putrescina, espermina e espermidina atuam na prevenção de formação de radicais livres (antioxidantes), estabilizadores de membrana e promotoras da homeostase iônica e osmótica da célula (Bouchereau et al., 1999); melhoram a eficiência dos fatores de transcrição (FTs) que se ligam ao DNA (Panagiotidis et al., 1995); além de participar da fosforilação de proteínas e mudanças conformacionais do DNA (Martin-Tanguy, 2001). Vários processos e componentes metabólicos como fotossíntese, eficiência do uso da água, síntese de prolina, fenólicos e antocianinas podem ser incrementados após aplicação de poliaminas (Farooq et al., 2009c). A aplicação foliar tem sido considerada mais eficiente do que o tratamento de sementes, sendo a espermidina considerada mais eficaz entre as poliaminas para aumentar a tolerância à seca em plantas de arroz (Farooq et al., 2009c). Capell et al. (2004) desenvolveram plantas de arroz transgênicas com maior teor de putrescina, espermidina e espermina, e verificaram maior tolerância à deficiência hídrica. A glicina betaína não é produzida pelas plantas de arroz (Rhodes; Hanson, 1993). No entanto, a inserção

do gene da glicina betaína em plantas de arroz para melhorar seu nível de tolerância à seca foi mencionada por Chen e Murata (2002) e Kumar et al. (2004).

Outro componente bioquímico extensamente estudado é o sistema antioxidante da célula. Sabe-se que o metabolismo aeróbico, naturalmente, propicia a produção de espécies reativas de oxigênio (EROs); no entanto, o aumento exacerbado de sua produção ocorre devido à instalação de diferentes tipos de estresse. O desequilíbrio entre a produção e a desintoxicação segura de EROs representa um estado metabólico conhecido como estresse oxidativo (Faize et al., 2011). EROS, que incluem compostos como peróxido de hidrogênio (H_2O_2) e oxigênio singlete (1O_2), além de radicais como os ânions superóxido ($O_2^{\cdot-}$), hidroxila (OH^{\cdot}), peroxila (ROO^{\cdot}) e alcoxila (RO^{\cdot}), causam peroxidação lipídica, desnaturação de proteínas, mutação do DNA, perturbação na homeostase redox da célula e vários outros tipos de danos oxidativos. As células se protegem dos efeitos nocivos das EROs pelo uso de um complexo sistema de defesa antioxidante, subdividido em sistemas enzimático e não-enzimático. Como enzimas antioxidantes citam-se a superóxido dismutase (SOD), guaiacol peroxidase (GPX), ascorbato peroxidase (APX), catalase (CAT), peroxidase (POD), monodeidroascorbato redutase (MDHAR), glutatona redutase (GR) e desidroascorbato redutase (DHAR). Como principais componentes não-enzimáticos citam-se ascorbato, glutatona, α -tocoferol e carotenoides (Sharma; Dubey, 2005). Esse sistema desempenha papel crucial na eliminação das EROs e sua efetiva presença pode melhorar a tolerância das plantas de arroz à seca. Em arroz, a atividade das enzimas APX e GR (Selote; Khanna-Chopra, 2004), SOD, MDHAR, DHAR e GR (Sharma; Dubey, 2005), fenilamonialias e CAT (Shehab et al., 2010), bem como POD e CAT (Wang et al., 2019), se elevou com a intensidade e duração da deficiência hídrica. Nahar et al. (2018) relataram aumento na atividade de CAT, SOD, GPX, APX e GR na parte aérea (25, 100, 100, 100 e 155%, respectivamente) e raízes (29, 111, 78, 150 e 140%, respectivamente) de plantas de arroz cultivada em meio de cultivo contendo PEG-6000, comparativamente, às plantas controle. Por outro lado, Lum et al. (2014) e Yang et al. (2014) mostraram que plantas de arroz tolerantes à seca ativam mais eficientemente mecanismos antioxidantes de defesa e aumentam o nível de suas enzimas, durante estresse oxidativo ocasionado pela seca, que genótipos de arroz sensíveis à seca. A Figura 3. resume uma série de alterações bioquímicas que ocorrem na célula vegetal, durante a seca, tais como concentração de solutos osmoticamente ativos, atividade enzimática e outras cascatas metabólicas.

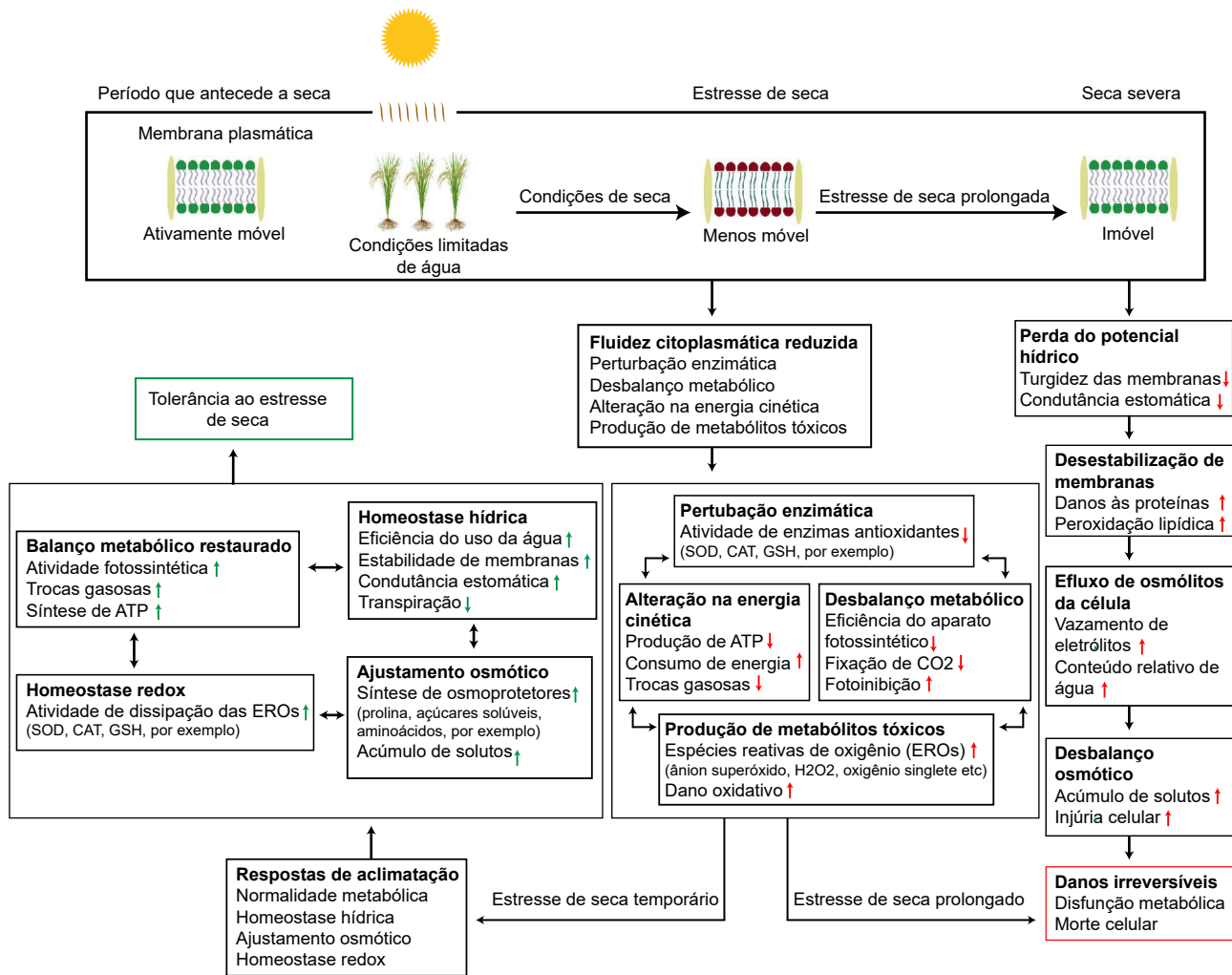


Figura 3. Ilustração esquemática dos danos induzidos pela seca e das respostas de aclimação. Aqui, “↑” e “↓” (setas verdes) indicam um aumento ou redução em uma determinada atividade que é positiva para a célula, enquanto “↑” e “↓” (setas vermelhas) indicam um aumento ou redução em uma determinada atividade que é negativa para a célula. Adaptado de Hassan et al. (2023).

Respostas moleculares

A investigação sobre a base molecular de tolerância à seca é extremamente importante para o desenvolvimento de linhagens pelos programas de melhoramento. Análises do transcriptoma de genótipos de arroz sob deficiência hídrica mostraram expressão diferencial de um grande número de genes associados a fatores morfológicos, anatômicos, fisiológicos e bioquímicos que são críticos para a resposta desse estresse no arroz (Rabbani et al., 2003). Entre as principais categorias de genes diferencialmente expressos, durante a seca, estão aqueles associados à (1) biossíntese de osmólitos, (2) proteínas canais de água, denominadas aquaporinas (3) enzimas antioxidantes e proteínas de função protetora e (4) vias de sinalização/controle transcricional (Yamaguchi-Shinozaki; Shinozaki,

2005). A rede de sinalização, induzida pela seca, é componente essencial para respostas de ativação, em nível molecular, que determina a adaptação de genótipos de arroz à baixa disponibilidade de água no solo. No arroz, como em qualquer outra espécie vegetal, a seca é detectada em nível de membrana plasmática e transmitida por meio de uma série de moléculas sinalizadoras (transdutores) e, assim, regula genes *downstream* que codificam proteínas e metabólitos chaves envolvidos nas cascatas de reações responsivas à condição de seca. Entre os vários transdutores envolvidos na sinalização da seca, receptores semelhantes às quinases (RLKs) são os mais importantes porque ativam o processo de fosforilação de proteínas necessárias para a resposta precoce ao estresse (Tena et al., 2011). RLKs, conhecidos por perceberem o estresse de

seca em nível de membrana plasmática, possuem domínio extracelular que leva à dimerização seguida pela fosforilação do domínio citoplasmático que, subsequentemente, ativa componentes de sinalização *downstream*. No arroz, dois transdutores RLKs, GUDK (receptor semelhante a quinase citoplasmática) e OsSIK1 (proteína quinase 1 induzida por estresse) são receptores para a resposta de tolerância à seca (Ramegowda et al., 2014).

A ativação de mecanismos pelas plantas, em resposta à seca, é agrupada nas vias dependente e independente de ABA (Liu et al., 2018). Deficiência hídrica causa aumento no teor de ABA e seu acúmulo nas partes vegetativas, desencadeando uma série de eventos como fechamento estomático, acúmulo de H₂O₂ nas células-guarda e acúmulo de proteínas e metabólitos com função protetora associados ao estresse. Hu e Xiong (2014) relataram que a superexpressão de LOS5/ABA3, gene envolvido na biossíntese de ABA, intensificou a taxa de enchimento e rendimento de grãos em plantas de arroz sob seca. As respostas dependentes de ABA resultam, essencialmente, da expressão de genes responsivos ao ABA que contém um elemento conservado em regiões promotoras, denominado ABRE. Por outro lado, o caminho independente de ABA envolve genes induzidos pela seca, cuja expressão não depende do acúmulo de ABA e nem do elemento ABRE.

Fatores de transcrição (FT) se ligam aos elementos *cis* localizados na região promotora de seus genes alvo para regular suas expressões, sendo considerados um dos principais reguladores de resposta à deficiência hídrica nas plantas (Sahebi et al., 2018). Ao longo dos anos, muitas famílias FT como AP2/ERF, MYB, NAC, WRKY, NF-Y e CAMTA foram confirmadas participar efetivamente da tolerância à seca (Lindemose et al., 2013). Notavelmente, a superexpressão de alguns genes FT, constitutivos ou induzidos por estresses, conferiu maior tolerância à deficiência hídrica em plantas de arroz. Entre estes, as famílias AP2/ ERF e DREB, os quais interagem com os elementos C-repeat/DRE (A/GCCGAC), têm sido mais amplamente usadas para desenvolver cultivares de arroz tolerantes à seca (Wang et al., 2008). Cultivares de arroz transgênicas superexpressando OsDREB1G e OsDREB2B mostraram níveis significativamente maiores de tolerância à seca (Chen et al., 2008). Vários membros da família NAC também desempenham papel importante na tolerância à seca. Por exemplo, NAC 1 responsivo ao estresse (SNAC1), quando superexpresso no arroz, intensificou a tolerância à seca ao regular a expressão do gene OsSRO1c (You et al., 2013). Muitos outros estudos demonstraram que linhagens de arroz

que superexpressam genes FT como HVCBF4 (Oh et al., 2007), Ap37 (Kim; Kim, 2009), OsNAC045 (Zheng et al., 2009), TSRF 1 (Quan et al., 2010), JERF 3 (Zhang et al. 2010a, b), OsDREB2A (Mallikarjuna et al., 2011), SbDREB 2 (Bihani et al., 2011), Os5DIRI (Datta et al., 2012), DREB1A (Hussain et al. 2014), OsNAC6 (Rachmat et al., 2014) e os genes da família BZIP (Liu et al., 2014a, 2014b) são mais tolerantes à deficiência hídrica.

Portanto, os FTs são considerados alvos-chave para gerar tolerância aos estresses abióticos nas plantas usando abordagens da engenharia genética. Além dos genes FT, existem muitas outras proteínas que desempenham papéis críticos em resposta à seca, como as desidrinas e proteínas LEA (Close, 1997). As desidrinas são proteínas que atuam na resposta adaptativa das plantas aos estresses abióticos; enquanto as proteínas LEA são pequenas proteínas, 10 a 30 kDa, que estão presentes na fase de maturação da semente e funcionam como chaperonas moleculares (Olivera-Carrillo et al., 2011). Superexpressão de OsLEA3 e do gene HVA1 de cevada, o qual codifica uma proteína LEA, demonstraram aumento da tolerância à seca no arroz (Sivamani et al., 2000; Babu et al., 2004).

Com relação aos genes envolvidos na biossíntese de fitormônios, àqueles relacionados com a superexpressão do fator de resposta ao etileno, JERF1, mostraram que plantas de arroz aumentaram a biossíntese e regulação de ABA, teor de prolina e CRA; e com isso as plantas apresentaram maior tolerância à seca (Zhang et al., 2010a). Além do fator de resposta ao etileno, vários fatores de transcrição, como MYB, hélice-alça-hélice, domínio básico zíper de leucina e homeodomínio estão envolvidos na regulação da sinalização dependente das vias de ABA e exercem papel importante na regulação da expressão de muitos genes *downstream* responsivos à seca (Abe et al., 2003; Zhu et al., 2010). Outros fitormônios, particularmente, citocinina, ácido salicílico e ácido jasmônico afetam direta ou indiretamente a resposta aos estresses abióticos (Peleg; Blumwald, 2011). Sob estresse de seca, os níveis de citocinina diminuíram e vários genes que codificam proteínas ligadas à via de sinalização dependente de citocinina foram afetados (Argueso et al., 2009). Aplicação exógena de ácido jasmônico em culturas sob deficiência hídrica aumentou a atividade de enzimas antioxidantes (Bandurska et al., 2003). Da mesma forma, a auxina é necessária para o desenvolvimento da raiz, e qualquer alteração na taxa de sua síntese, sinalização ou transporte afeta o desenvolvimento do sistema radicular (Ren et al., 2016). Uma mutação no gene transportador de

influxo de auxina, OsAUX1, levou a uma diminuição do número de raízes laterais, enquanto sua superexpressão teve efeito contrário (Zhao et al., 2015). A superexpressão dos genes transportador de efluxo de auxina, OsPIN3t (Zhang et al., 2012), OsGH3.2 (Du et al., 2012) e OsGH3.13 (Zhang et al., 2009), ou do gene responsável pela produção de auxina, OsIAA6 (Ljung, 2013), que tem como alvo o receptor de auxina TIT1, resultou em maior tolerância à seca.

Estratégias para mitigação da deficiência hídrica em arroz de terras altas

Melhoramento de plantas

O desenvolvimento de plantas tolerantes à seca é uma abordagem sustentável e viável para intensificar a capacidade das mesmas em sobreviver e se reproduzirem sob condições de cultivo com baixa disponibilidade hídrica (Pandey; Shukla, 2015). Tolerância à deficiência hídrica é uma característica cujo controle genético é complexo e de avaliação difícil em nível de campo, uma vez que existe variabilidade genética para diferentes mecanismos de tolerância à seca em arroz, envolvendo características como: (a) taxa de transpiração: relação entre absorção e perda de água pelas raízes e folhas, respectivamente; (b) diferenças anatômicas no tecido foliar; (c) desenvolvimento do sistema radicular: crescimento, espessura e arquitetura das raízes; (d) adaptabilidade à composição química do solo: nível de acidez e teor de alumínio, principalmente; (e) capacidade de recuperação após período de deficiência hídrica (Pinheiro et al., 2006; Kumar et al., 2008; Guimarães et al., 2016). O melhoramento genético do arroz de terras altas pode contribuir no incremento da tolerância e minimizar os impactos dos veranicos na produtividade da cultura. Embora a espécie seja altamente exigente no suprimento de água, há variabilidade genética para este caráter, sendo possível a obtenção de cultivares mais tolerantes à deficiência hídrica (Ndjondjop et al., 2012; Pantalião et al., 2016; Guimarães et al., 2016; Ramirez-Villegas et al., 2018; Castro et al., 2023).

Um dos principais objetivos do melhoramento do arroz é aumentar a estabilidade de produção do arroz de terras altas sob ocorrência de estresses (Ramirez-Villegas et al., 2018). Diferenças significativas de produtividade entre cultivares de arroz têm sido observadas em experimentos de campo sob diferentes regimes hídricos (Fukai; Cooper, 1995;

Ndjondjop et al., 2012; Pantalião et al., 2016; Guimarães et al., 2016). O programa de melhoramento do arroz de terras altas da Embrapa tem avaliado o germoplasma quanto à tolerância à deficiência hídrica desde 2004. Atualmente, além de duas populações de seleção recorrente, cruzamentos específicos são feitos para tolerância à deficiência hídrica, em que populações segregantes são conduzidas e avaliadas sob condições de estresse. Diversas cultivares com características de tolerância à seca como a Rio Paranaíba, Guarani, Douradão e BRS-MG Curinga foram disponibilizadas aos produtores brasileiros. Em abril de 2013, a Embrapa lançou uma nova cultivar com destacada tolerância à seca, a BRS Esmeralda (Martínez et al., 2014). Entretanto, apesar dos resultados já obtidos, há necessidade de um trabalho contínuo na busca de novos genitores doadores de genes de tolerância à deficiência hídrica e incorporação dos mesmos no programa.

Considerando o “melhoramento molecular”, nos últimos anos, novas ferramentas como seleção assistida por marcadores (MAS), seleção genômica (GS) e edição gênica direcionada (tecnologia CRISPR) tornaram-se disponíveis para facilitar a identificação de genes de tolerância à seca em diversas combinações parentais e, com isso, tornar mais eficiente e rápido o desenvolvimento de cultivares com significativa tolerância à deficiência hídrica (Yadav et al., 2018; Rosero et al., 2020). Neste caso, a multidisciplinaridade é fundamental e estratégica para a garantia da agilidade e precisão nos programas de melhoramento, bem como para facilitar o desenho eficiente do manejo da mitigação.

Época de plantio

Como uma das práticas de manejo mais eficaz, a época de plantio pode ajudar a reduzir a perda de rendimento de grãos das culturas que estão sujeitas à deficiência hídrica em alguma fase de seu desenvolvimento (Jha et al., 2015; Adeyemi et al., 2020; Belaqziz et al., 2021). Esta abordagem agrícola aumenta as chances de as plantas ampliarem sua capacidade de uso eficiente da água e competirem com as plantas daninhas (Nadeem et al., 2019). Além disso, a época de plantio adequada influencia a duração das fases de desenvolvimento, evitando restrições climáticas em fases sensíveis (Nadeem et al., 2019). Vários estudos mostraram que a semeadura tardia leva a um declínio na biomassa e no rendimento de grãos devido às condições ambientais adversas, especialmente baixas temperaturas e baixa disponibilidade de água no solo, as quais coincidem com fases de desenvolvimento sensíveis

da cultura como a antese e o enchimento de grão (El Sabagh et al., 2019; Bijanzadeh et al., 2019; Nadeem et al., 2019).

O Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento (MAPA) disponibilizou em 1996, o Zoneamento Agrícola de Risco Climático (ZARC). O ZARC tem como objetivo delimitar municípios e épocas de plantio com base no risco agroclimático. Tem em sua base, uma rede de pesquisadores e técnicos da Embrapa, várias outras instituições estaduais e uma elaborada construção de sistemas de análise de dados agrometeorológicos e simulação matemática, que quantificam o risco de produção nas condições climáticas normais de cada região, a fim de permitir a adequada avaliação da variabilidade de cada local, época e suas consequências para as culturas agrícolas (Monteiro et al., 2021).

A partir do ZARC, foi desenvolvido o aplicativo “ZARC – Plantio Certo”, disponível de forma gratuita, que auxilia produtores e interessados a consultarem as janelas de plantio, e seus níveis de risco de perdas por deficiência hídrica, a partir da seleção das variáveis desejadas como: município, cultura, solo e ciclo de cultivar. Para a cultura do arroz de terras altas, também são informadas quais cultivares do Registro Nacional de Cultivares (RNC) estão habilitadas no sistema SisZarc, do MAPA, para fins de zoneamento em cada município. Dessa forma, o “Zarc - Plantio Certo” configura-se como uma importante ferramenta de apoio à gestão de riscos e ao planejamento da produção (Silva et al., 2023).

A melhor época de plantio para o arroz de terras altas depende do local onde a cultura será instalada. Para a região do Cerrado brasileiro, de forma geral, a melhor época de plantio ocorre entre meados de novembro a meados de dezembro. O plantio realizado nesta época, historicamente, minimiza a chance de ocorrência de veranicos na fase de emissão de panículas e enchimento de grãos (Silva et al., 2023).

Densidade de plantas

De um modo geral, a densidade de plantio desempenha papel importante na quantidade e distribuição de água disponível para as plantas, como também é considerado fator significativo na interceptação de luz e, conseqüentemente, no crescimento das culturas (Ricaurte et al., 2016; Vadez et al., 2017). Como o espaçamento entre plantas afeta a estrutura do dossel, a densidade de plantas determina a quantidade de recursos vitais como luz, água e nutrientes disponíveis às plantas (Ramezani et al., 2011). Evidências sugerem que plantas em ambientes naturais com diferentes densidades respondem

diferentemente à disponibilidade de água, de modo que as plantas expostas à deficiência hídrica se adaptam morfológica, anatômica e fisiologicamente para enfrentar esse desafio (Honda et al., 2019). Portanto, é fundamental estabelecer uma densidade de plantas adequada para melhor eficiência do uso dos recursos naturais (Nadeem et al., 2019). Para Asemanrafat e Honar (2017), vários fatores devem ser levados em consideração para o estabelecimento da densidade de plantio: espécie, características da planta como tamanho, estação de crescimento, época e método de plantio, fertilidade do solo, disponibilidade de umidade, exposição à luz solar, padrão de plantio e *status* de plantas daninhas.

Para Guimarães et al. (2003), o rendimento de grãos do arroz de terras altas aumenta com o número de plantas por unidade de área até o ponto em que a competição intraespecífica por nutrientes, água, luz e outros fatores de produção limita o processo produtivo. A maior população de plantas também aumenta a competitividade com as plantas daninhas. As cultivares tradicionais mais antigas demandavam espaçamentos de 40 a 60 cm entrelinhas e densidade de 60 a 80 sementes por metro, embora algumas como a cultivar Guarani, apresentasse produtividade maximizada com espaçamento de 30 cm e densidade de semeadura de 40 sementes por metro em linhas e a cultivar Araguaia, com o espaçamento de 40 cm, independentemente da densidade de semeadura. Entretanto, as cultivares com arquitetura moderna, em ambientes favoráveis de clima e solo, maximizam suas produtividades em espaçamentos ao redor de 17 - 25 cm, com 50-70 sementes por metro (Furtini et al., 2022).

Rotação de culturas

Estratégias de mitigação de riscos ambientais como o aumento da diversidade de culturas nos agroecossistemas, por meio da rotação de culturas, são usadas para elevar a resiliência das plantas frente à crise climática sem precedentes (Bowles et al., 2020). A rotação de culturas propicia a melhoria das propriedades física, química e biológica do solo, como a capacidade de retenção de água devido à maior concentração de matéria orgânica e porosidade no solo, e a diversidade da população microbiana benéfica (Gaudin et al., 2015; Minasny; McBratney, 2018). Tanto alterações na estrutura física do solo que afetam diretamente a dinâmica da água (Reynolds et al., 2014) e as características do enraizamento das plantas (Lazicki et al., 2016) quanto alterações na composição biológica do solo como a presença de microrganismos solubilizadores de

nutrientes essenciais e que influenciam o nível de tolerância das plantas aos estresses abióticos. De acordo com Mahama (2018), a rotação de culturas estimula o aumento da diversidade microbiana do solo, e, como efeito cascata, inibe a proliferação de doenças, pragas e plantas daninhas. Assim, a rotação de culturas, especialmente quando combinada com outras práticas agrícolas sustentáveis, aumenta consideravelmente o potencial de rendimento de grãos das culturas.

Sistema plantio direto

O Sistema Plantio Direto (SPD) é o método mais conservacionista de trabalhar o solo, pois preconiza-se o uso de práticas agronômicas integradas que viabilizam técnica e economicamente o contínuo semear ou plantar sem preparo prévio do solo, safra após safra, por tempo indeterminado (Ageitec, 2022). O SPD fundamenta-se no preparo do solo apenas na linha ou cova de semeadura ou de plantio; além da cobertura vegetal permanente do terreno e na diversificação de espécies, via rotação e/ou consorciação de culturas, com mínimo intervalo de tempo entre colheita e plantio. Sistemas de produção conduzidos em SPD propiciam menor uso de força de trabalho humano, reduzem a erosão do solo pela água e vento, exigem menores doses de corretivos e fertilizantes, conservam água nas camadas superficiais do solo, aumentam o teor de matéria orgânica e nutrientes do solo, além de favorecerem o manejo integrado de pragas, doenças e plantas daninhas (Busari et al., 2015; Peng et al., 2019; Kobierski et al., 2020; Paul et al., 2020; Chen et al., 2021; Ageitec, 2022). Em termos de práticas agrícolas sustentáveis, o SPD é considerado um dos principais componentes da agricultura regenerativa (Busari et al., 2015; Kobierski et al., 2020), minimizando a deficiência hídrica do solo e aumentando a produtividade das culturas agrícolas (Nandan et al., 2018; Chen et al., 2021).

A conservação da água no solo é um dos principais benefícios do SPD, considerando que o sistema evita a evaporação da água no solo, apresentando maior aproveitamento das chuvas, retendo a umidade e diminuindo a temperatura do solo. O SPD também atua no controle do escoamento superficial e, por conseguinte, nas perdas de água, propiciando maior armazenamento de água, menor risco das culturas, como a do arroz de terras altas, quando ocorre veranico e, também, a possibilidade de redução da frequência de irrigação (Santos, 2006; Lacerda; Nascente, 2021). O uso de plantas de cobertura no SPD é uma importante ferramenta

para viabilizar o arroz no sistema. As plantas de cobertura podem ser utilizadas para romper camadas compactadas e a palha contribui para reduzir a evaporação de água e conservar a umidade do solo por mais tempo, aumentar a ciclagem de nutrientes e matéria orgânica do solo, alterar o balanço nitrato/amônio e, portanto, propiciar melhores condições para o desenvolvimento das plantas de arroz de terras altas (Nascente et al., 2013; Lacerda; Nascente, 2021).

Bactérias promotoras de crescimento vegetal e micorrizas

Existem diferentes espécies de procariontes e eucariontes por grama de solo, indicando que o solo é uma rica fonte de diversidade biológica (Shiade et al., 2023). De acordo com Abdel-Fattah et al. (2014) e Boutasknit et al. (2020), a manutenção de um sistema de produção economicamente viável deve ser estabelecida por meio da concepção de agroecossistemas biologicamente integrados que dependam mais fortemente da ciclagem de nutrientes do solo, bem como da ação mútua entre microrganismos benéficos e plantas para minimizar os efeitos da deficiência hídrica. Os três principais grupos de microrganismos benéficos usados como bioinsumos para promover a saúde das plantas, especialmente sob condições de estresses, são: (i) rizobactérias promotoras de crescimento de plantas (PGPR), (ii) fungos micorrízicos arbusculares (FMA) e (iii) rizóbios fixadores de nitrogênio (Alori et al., 2017). Estes microrganismos podem melhorar a capacidade de retenção de água pelas plantas, solubilizar fósforo, produzir fitormônios como auxinas e citocininas, fixar nitrogênio atmosférico, facilitar a decomposição de resíduos vegetais aumentando, assim, o teor de húmus do solo, dentro de uma abordagem ambientalmente favorável para o manejo de nutrientes e melhoria da função do agroecossistema (Ghasemkheyli et al., 2014; Taghavi Ghasemkheili et al., 2022). Os microrganismos benéficos do solo promovem melhoria na estrutura do solo, na disponibilização de nutrientes essenciais e na mitigação da deficiência hídrica por meio de uma combinação de efeitos fisiológicos, físicos, nutricionais e celulares (Wu; Zou, 2017; Abdel-Salam et al., 2018; Behrooz et al., 2019; Chen et al., 2020). Com a ativação de diferentes mecanismos, os microrganismos benéficos podem alterar a morfologia das raízes (Zhang et al., 2019), produzir fitormônios (Rydlova; Puschel, 2020), acelerar a remoção de EROs da célula vegetal (Wu; Zou, 2017; Abdel-Salam et al., 2018; Boutasknit et al., 2020), produzir exopolissacarídeos que em

contato com a massa do solo rizosférico forma uma rede que facilita a absorção de água e nutrientes do solo como fósforo, nitrogênio, potássio, cálcio e magnésio pelas plantas (Abdel-Fattah et al., 2014). No entanto, eles ainda representam um recurso sub-explorado (Shiade et al., 2023) e uma forma potencialmente útil de aumentar a segurança alimentar global (Ojuederie et al., 2019; Boutasknit et al., 2020). A Embrapa, em parceria com uma empresa privada, lançou o bioinsumo “Auras” (desenvolvido a partir da bactéria *Bacillus aryabhatai*) (Bonatelli et al., 2021), primeiro produto comercial destinado a diminuir os efeitos causados pelas estiagens prolongadas, riscos e expressando o potencial das lavouras. A tecnologia é inspirada no potencial de bactérias associadas às plantas nativas da Caatinga e do Cerrado, biomas caracterizados por ambientes sazonalmente secos, com distribuição desigual de chuva ao longo do ano. As bactérias, tolerantes à seca, ao colonizar o sistema radicular das plantas sob deficiência hídrica, produzem substâncias que hidratam as raízes, chamadas exopolissacarídeos; além de estimular a produção de um sistema radicular mais ativo e profundo, com maior volume de radículas, proporcionando maior absorção de água. Os efeitos deste produto estão, atualmente, sendo testados na prevenção da deficiência hídrica em arroz de terras altas. Com benefícios multifuncionais, este bioinsumo também apresenta características que estimulam o crescimento vegetal, como mobilização/disponibilização de nutrientes insolúveis na solução do solo e produção de fitormônios. Portanto, a exploração sustentável dessas fontes naturais pode assegurar a produtividade do arroz de terras altas em um cenário futuro de alteração do clima e aumento de terras áridas.

Considerações finais

O arroz sob deficiência hídrica apresenta alterações em diferentes níveis morfofisiológicos, metabólicos e agrônômicos. O período de baixa disponibilidade de água no solo pode ocorrer desde a germinação, passando pelos estádios vegetativo e reprodutivo, até a maturação fisiológica das plantas. Por isso, é necessário desenvolver cultivares tolerantes e implementar estratégias de mitigação da seca para estimular a produção de arroz de terras altas. Os programas de melhoramento genético têm disponibilizado cultivares modernas com características de tolerância à seca, enquanto estratégias de

manejo, como densidade de plantas, época de plantio, rotação de culturas, sistema plantio direto e uso de bioinsumos, vêm sendo continuamente aprimoradas para mitigar os efeitos da deficiência hídrica em plantas de arroz de terras altas. Assim, a integração destas inovações oferece uma base sólida para satisfazer as necessidades atuais dos rizicultores de terras altas, assim como incentiva a inserção do arroz de terras altas nos sistemas de produção de grãos no Cerrado brasileiro para intensificação sustentável da agricultura de sequeiro.

Referências

- ABDEL-FATTAH, G. M.; ASRAR, A. A.; AL-AMRI, S. M.; ABDEL-SALAM, E. M. Influence of arbuscular mycorrhiza and phosphorus fertilization on the gas exchange, growth and phosphatase activity of soybean (*Glycine max* L.) plants. **Photosynthetica**, v. 52, n. 4, p. 581–588, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11099-014-0067-0>.
- ABDEL-SALAM, E.; ALATAR, A.; EL-SHEIKH, M. A. Inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi alleviates harmful effects of drought stress on damask rose. **Saudi Journal of Biological Sciences**, v. 25, n. 8, p. 1772–1780, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2017.10.015>.
- ABE, H.; URAO, T.; ITO, T.; SEKI, M.; SHINOZAKI, K.; YAMAGUCHI-SHINOZAKI, K. *Arabidopsis* AtMYC2 (bHLH) and AtMYB2 (MYB) function as transcriptional activators in abscisic acid signaling. **PLANT CELL**, v. 15, n. 1, p. 63–78, 2003. DOI: <https://doi.org/10.1105/tpc.006130>.
- ADEYEMI, O.; KESHAVARZ-AFSHAR, R.; JAHANZAD, E.; BATTAGLIA, M. L.; LUO, Y.; SADEGHPOUR, A. Effect of wheat cover crop and split nitrogen application on corn yield and nitrogen use efficiency. **Agronomy**, v. 10, n. 8, 1081, 2020. DOI: <https://doi.org/10.3390/agronomy10081081>.
- AGEITEC. **Sistema de plantio direto**. Embrapa, 2022. Disponível em: <https://www.embrapa.br/agencia-de-informacao-tecnologica/tematicas/sistema-plantio-direto>. Acesso em: 18 nov. 2025.
- AKHTAR, S.; BHAT, M. A.; WANI, S. A.; BHAT, K. A.; CHALKOO, S.; MIR, M. R.; WANI, S. A. Marker assisted selection in rice. **Journal of Phytotherapy**, v. 2, n. 10, p. 66–81, 2010. Disponível em: <https://updatepublishing.com/journal/index.php/jp/article/view/2183/2161>. Acesso em: 12 nov. 2025.
- ALORI, E. T.; DARE, M. O.; BABALOLA, O. O. Microbial inoculants for soil quality and plant health. In:

- LICHTFOUSE, E. **Sustainable agriculture reviews**. Cham: Springer, 2017. v. 22, p. 281–307 DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-319-48006-0_9.
- ANDREW, J. S.; MOREAU, H.; KUNTZ, M.; PAGNY, G.; LIN, C.; TANKSLEY, S.; MCCARTHY, J. An investigation of carotenoid biosynthesis in *Cofea canephora* and *Cofea arabica*. **Journal of Plant Physiology**, v. 165, n. 10, p. 1087–1106, 2008. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2007.06.016>.
- ARGUESO, C. T.; FERREIRA, F. J.; KIEBER, J. J. Environmental perception avenues: the interaction of cytokinin and environmental response pathways. **Plant, Cell and Environment**, v. 32, n. 9, p. 1147–1160, 2009. DOI: [10.1111/j.1365-3040.2009.01940.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.01940.x).
- ASEMANRAFAT, M.; HONAR, T. Effect of water stress and plant density on canopy temperature, yield components and protein concentration of red bean (*Phaseolus vulgaris* L. cv. Akhtar). **International Journal of Plant Production**, v. 11, n. 2, p. 241–58, 2017. DOI: [10.22069/ijpp.2017.3422](https://doi.org/10.22069/ijpp.2017.3422).
- ASHOK, K.; KUMAR, S. M.; SUDHA, M.; VIJAYALAKSHMI, D.; VELLAIKUMAR, S.; SENTHIL, N.; RAVEENDRAN, M. Identification of genes controlling ABA accumulation in rice during drought stress and seed maturation. **International Journal of Advanced Biotechnology and Research**, v. 4, n. 4, p. 481–487, 2013. Disponível em: <https://bipublication.com/files/IJABR-V4I4-2013-08.pdf>. Acesso em: <https://bipublication.com/files/IJABR-V4I4-2013-08.pdf>.
- ASHRAF, M.; HARRIS, P. J. C. Photosynthesis under stressful environments: an overview. **Photosynthetica**, v. 51, p. 163–190, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11099-013-0021-6>.
- BABU, R. C.; ZHANG, J.; BLUM, A.; HO, T. H.; WU, R.; NGUYEN, H. T. HVA1, a LEA gene from barley confers dehydration tolerance in transgenic rice (*Oryza sativa* L.) via cell membrane protection. **Plant Science**, v. 166, p. 855–862, 2004. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2003.11.023>.
- BALAKRISHNAN, D.; BATEMAN, N.; KARIYAT, R. R. Rice physical defenses and their role against insect herbivores. **Planta**, v. 259, 110, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00425-024-04381-7>.
- BANDURSKA, H.; STROIŃSKI, A.; KUBIŚ, J. The effect of jasmonic acid on the accumulation of ABA, proline and spermidine and its influence on membrane injury under water deficit in two barley genotypes. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 25, p. 279–285, 2003. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11738-003-0009-0>.
- BEHROOZ, A.; VAHDATI, K.; REJALI, F.; LOTFI, M.; SARIKHANI, S.; LESLIE, C. Arbuscular mycorrhiza and plant growth-promoting bacteria alleviate drought stress in walnut. **HortScience**, v. 54, n. 6, p. 1087–92, 2019. DOI: [10.21273/HORTSCI113961-19](https://doi.org/10.21273/HORTSCI113961-19).
- BELAQZIZ, S.; KHABBA, S.; KHARROU, M. H.; BOURAS, E. H.; ER-RAKI, S.; CHEHBOUNI, A. Optimizing the sowing date to improve water management and wheat yield in a large irrigation scheme, through a remote sensing and an evolution strategy-based approach. **Remote Sensing**, v. 13, n. 18, p. 3789, 2021. DOI: <https://doi.org/10.3390/rs13183789>.
- BHANDARI, U.; GAJUREL, A.; KHADKA, B.; THAPA, I.; CHAND, I.; BHATTA, D.; POUDEL, A.; PANDEY, M.; SHRESTHA, S.; SHRESTHA, J. Morpho-physiological and biochemical response of rice (*Oryza sativa* L.) to drought stress: A review. **Heliyon**, v. 9, n. 9, e13744, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2023.e13744>.
- BIHANI, P.; CHAR, B.; BHARGAVA, S. Transgenic expression of sorghum DREB2 in rice improves tolerance and yield under water limitation. **Journal of Agricultural Science**, v. 149, n. 1, p. 95–101, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0021859610000742>.
- BIJANZADEH, E.; BARATI, V.; EMAM, Y.; PESSARAKLI, M. Sowing date effects on dry matter remobilization and yield of triticale (*Triticosecale wittmackii*) under late season drought stress. **Journal of Plant Nutrition**, v. 42, n. 7, p. 681–95, 2019. doi: <https://doi.org/10.1080/01904167.2019.1568463>.
- BONATELLI, M. L.; LACERDA-JÚNIOR, G. V.; REIS JUNIOR, F. B.; FERNANDES-JÚNIOR, P. I.; MELO, I. S.; QUECINE, M. C. Beneficial plant-associated microorganisms from semiarid regions and seasonally dry environments: a review. **Frontiers in Microbiology**, v. 11, 553223, 2021. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.553223>.
- BOUCHEREAU, A.; AZIZ, A.; LARHER, F.; TANGUY, M. Polyamines and environmental challenges: recent development. **Plant Science**, v. 140, p. 103–125, 1999. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(98\)00218-0](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(98)00218-0).
- BOUTASKNIT, A.; BASLAM, M.; AIT-EL-MOKHTAR, M.; ANLI, M.; BEN-LAOUANE, R.; DOUIRA, A.; EL MODAFAR, C.; MITSUI, T.; WAHBI, S.; MEDDICH, A. Arbuscular mycorrhizal fungi mediate drought tolerance and recovery in two contrasting carob (*Ceratonia siliqua* L.) ecotypes by regulating stomatal, water relations, and (in) organic adjustments. **Plants**, v. 9, n. 1, p. 80, 2020. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants9010080>.
- BOWLES, T. M.; MOOSHAMMER, M.; SOCOLAR, Y.; CALDERO, F.; CAVIGELLI, M. A.; CULMAN, S. W.; DEEN, W.; DRURY, C. F.; GARCIA Y GARCIA, A.; GAUDIN, A. C. M.; HARKCOM, S.; LEHMAN, M.; OSBORNE, S. L.; ROBERTSON, P.; SALERNO, J.; SCHMER, M. R.; STROCK, J.; GRANDY, S. Long-term evidence shows that crop-rotation diversification increases agricultural resilience to adverse growing

conditions in North America. **One Earth**, v. 2, p. 284–293, 2020. doi: <https://doi.org/10.1016/j.oneear.2020.02.007>.

BUSARI, M. A.; KUKAL, S. S.; KAUR, A.; BHATT, R.; DULAZI, A. A. Conservation tillage impacts on soil, crop and the environment. **International Soil and Water Conservation Research**, v. 3, n. 2, p. 119–29, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.iswcr.2015.05.002>.

CALZADILLA, P. I.; GAZQUEZ, A.; MAIALE, S. J.; RODRIGUEZ, A. A.; RUIZ, O. A.; BERNARDINA, M. A. Polyamines as indicators and modulators of the abiotic stress in plants. In: ANJUM, N. A.; GILL, S. S.; GILL, R. **Plant adaptation to environmental change: significance of aminoacids and their derivatives**. Wallingford: CABI, 2014. p. 109–128. DOI: <https://doi.org/10.1079/9781780642734.0109>.

CAPELL, T.; BASSIE, L.; CHRISTOU, P. Modulation of the polyamine biosynthetic pathway in transgenic rice confers tolerance to drought stress. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA**, v. 101, n. 26, p. 9909–9914, 2004. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.0306974101>.

CARRIJO, D. R.; LUNDY, M. E.; LINQUIST, B. A. Rice yields and water use under alternate wetting and drying irrigation: a meta-analysis. **Field Crop Research**, v. 203, p. 173–180, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.12.002>.

CARVALHO, M. T. M.; CASTRO, A. P.; FERREIRA, C. M.; LACERDA, M. C.; LANNA, A. C.; SILVA-LOBO, V. L.; SILVA, M. A. S.; COLOMBARI FILHO, J. M. **O arroz de terras altas como estratégia para segurança alimentar, intensificação ecológica e adaptação à mudança do clima: rumo aos objetivos de desenvolvimento sustentável para o milênio**. Santo Antônio de Goiás: Embrapa Arroz e Feijão, 2020. 14 p. (Embrapa Arroz e Feijão. Comunicado técnico, 252). Disponível em: <https://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/infoteca/bitstream/doc/1121735/1/CNPAF2020ct252.pdf>. Acesso em: 12 nov. 2025.

CASTRO, A. P.; BRESEGHELLO, F.; FURTINI, I. V.; UTUMI, M. M.; PEREIRA, J. A.; CAO, T-V.; BARTHOLOMÉ, J. Population improvement via recurrent selection drives genetic gain in upland rice breeding. **Heredity**, v. 131, p. 201–210, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41437-023-00636-3>.

CASTRO, A. P.; FERREIRA, C. M.; SILVA, R. S. Arroz em sistemas sustentáveis sob pivô central. **Revista de Política Agrícola**, v. 31, N. 3, p. 117-129, 2022. Disponível em: <https://rpa.sede.embrapa.br/RPA/article/view/1682/pdf>. Acesso em: 12 nov. 2025.

CHEN, J. Q.; MENG, X. P.; ZHANG, Y.; XIA, M.; WANG, X. P. Over-expression of OsDREB genes lead to enhanced drought tolerance in rice. **Biotechnology Letters**, v. 30, p. 2191–2198, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10529-008-9811-5>.

CHEN, J.; HE, Y.; LI, P. Effects of tillage alteration on soil water content, maize crop water potential and grain yield under subtropical humid climate conditions. **International Agrophysics**, v. 35, n. 1, p. 1–9, 2021. DOI: <https://doi.org/10.31545/intagr/131668>.

CHEN, T. H. H.; MURATA, N. Enhancement of tolerance to abiotic stress by metabolic engineering of betaines and other compatible solutes. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 5, n. 3, p. 250–257, 2002. DOI: [https://doi.org/10.1016/S1369-5266\(02\)00255-8](https://doi.org/10.1016/S1369-5266(02)00255-8).

CHEN, W.; MENG, P.; FENG, H.; WANG, C. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on growth and physiological performance of *Catalpa bungei* C.A.Mey. under drought stress. **Forests**, v. 11, n. 10, p. 1117–29, 2020. DOI: <https://doi.org/10.3390/f11101117>.

CHOUDHARY, M. K.; BASU, D.; DATTA, A.; CHAKRABORTY, N.; CHAKRABORTY, S. Dehydration-responsive nuclear proteome of rice (*Oryza sativa* L.) illustrates protein network, novel regulators of cellular adaptation, and evolutionary perspective. **Molecular & Cellular Proteomics**, v. 8, n. 7, p. 1579–1598, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1074/MCP.M800601-MCP200>.

CHUTIA, J.; BORAH, S. P.; TANTI, B. Effect of drought stress on protein and proline metabolism in seven traditional rice (*Oryza sativa* L.) genotypes of Assam, India. **Journal of Research in Biology**, v. 2, n. 3, p. 206–214, 2012. Disponível em: <http://jresearchbiology.com/documents/RA0208.pdf>. Acesso em: 12 nov. 2025.

CLOSE, T. J. Dehydrins: a commonality in the response of plants to dehydration and low temperature. **Physiologia Plantarum**, v. 100, n. 2, p. 291–296, 1997. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1997.tb04785.x>.

CONDON, A. G.; RICHARDS, R. A.; REBETZKE, G. J.; FARQUHAR, G. D. Improving intrinsic water use efficiency and crop yield. **Crop Science**, v. 42, p. 122–131, 2002. DOI: <https://doi.org/10.2135/cropsci2002.1220>.

COSTA, N. B.; FARIA, D. R.; MENDONÇA, S. M.; MORAES, M. G.; COELHO, G. R. C.; FILIPPI, M. C. C.; BHOSALE, R.; CASTRO, A. P.; LANNA, A. C. Silicon and bioagents pretreatments synergistically improve upland rice performance during water stress. **Plant Stress**, v. 7, 100142, p. 1 – 10, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.stress.2023.100142>.

CRUZ, R. T.; O'TOOLE, J. C. Dryland rice response to an irrigation gradient at flowering stage. **Agronomy Journal**, v. 76, n. 2, p. 178–183, 1984. DOI: <https://doi.org/10.2134/agronj1984.00021962007600020003x>.

- DATTA, K.; BAISAKH, N.; GANGULY, M.; KRISHNAN, S.; SHINOZAKI, K. Y.; DATTA, S. K. Overexpression of *Arabidopsis* and rice stress genes inducible transcription factor confers drought and salinity tolerance to rice. **Plant Biotechnology Journal**, v. 10, n. 5, p. 579–586, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1467-7652.2012.00688.x>.
- DINGKUNH, M.; DATTA, S. de; DORFFLING, K.; JAVELLANA, C. Varietal differences in leaf water potential, leaf net CO₂ assimilation, conductivity, and water use efficiency in upland rice. **Australian Journal of Agricultural Research**, v. 40, n. 6, p. 1183–1192, 1989. DOI: <https://doi.org/10.1071/AR9891183>.
- DU, H.; WU, N.; FU, J.; WANG, S.; LI, X.; XIAO, J.; XIONG, L. A GH3 family member, OsGH3-2, modulates auxin and abscisic acid levels and differentially affects drought and cold tolerance in rice. **Journal of Experimental Botany**, v. 63, N. 18, p. 6467–6480, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/ers300>.
- EL SABAGH, A.; HOSSAIN, A.; BARUTCULAR, C.; ISLAM, M. S.; AWAN, S. I.; GALAL, A.; IQBAL, M. A.; SYTAR, O.; YILDIRIM, M.; MEENA, R. S.; FAHAD, S.; NAJEEB, U.; KONUSKAN, O.; HABIB, R. A.; LLANES, A.; HUSSAIN, S.; FAROOQ, M.; HASNUZZAMAN, M.; ABDELAAL, K. H.; HAFEZ, Y.; CIG, F.; SANEOK, H. Wheat (*Triticum aestivum* L.) production under drought and heat stress—adverse effects, mechanisms and mitigation: a review. **Applied Ecology and Environmental Research**, v. 17, n. 4, p. 8307–32, 2019. DOI: https://doi.org/10.15666/aeer/1704_83078332.
- EMBRAPA ARROZ E FEIJÃO. **Dados conjunturais do arroz (área, produção e rendimento: Brasil (1986-2024)**. Disponível em https://www.cnpaf.embrapa.br/socioeconomia/docs/arroz/dadosConjunturais_arroz_brasil.htm. Acesso em: 13 out. 2025.
- EMBRAPA. **Objetivos de desenvolvimento sustentável**. Disponível em: <https://www.embrapa.br/objetivos-de-desenvolvimento-sustentavel-ods>. Acesso em: 27 out. 2024.
- FAGERIA, N. K.; WANDER, A. E.; SILVA, S. C. Rice (*Oryza sativa*) cultivation in Brazil. **Indian Journal of Agronomy**, v. 59, n. 3, p. 350-358, 2014. Disponível em: <https://pub.isa-india.in/index.php/ija/article/view/5603>. Acesso em: 12 nov. 2025.
- FAHAD, S.; BAJWA, A. A.; NAZIR, U.; ANJUM, S. A.; FAROOQ, A.; ZOHAIB, A.; SADIA, S.; NASIM, W.; ADKINS, S.; SAUD, S.; IHSAN, M. Z. Crop production under drought and heat stress: plant responses and management options. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, p. 1147, 2017. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01147>.
- FAIRHURST, T.; DOBERMANN, A. Rice in the global food supply. **Better Crops International**, v. 16, p. 3-6, Special Supplement, 2002. Disponível em: <https://www.fertilizer.org/wp-content/uploads/2023/01/Better-Crops-International-2002-3.pdf>. Acesso em: 12 nov. 2025.
- FAIZE, M.; BURGOS, L.; FAIZE, L. P. A.; NICOLAS, E.; BARBA-ESPIN, G.; CLEMENTE MORENO, M. J.; ALCOBENDAS, R.; ARTLIP, T.; HERNANDEZ, J. A. Involvement of cytosolic ascorbate peroxidase and Cu/Zn-superoxide dismutase for improved tolerance against drought stress. **Journal of Experimental Botany**, 62, n. 8, p. 2599–2613, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/erq432>.
- FAROOQ, M.; BASRA, S. M. A.; WAHID, A.; CHEEMA, Z. A.; CHEEMA, M. A.; KHALIQ, A. Physiological role of exogenously applied glycine betaine in improving drought tolerance of fine grain aromatic rice (*Oryza sativa* L.). **Journal of Agronomy and Crop Science**, v. 194, n. 5, p. 325–333, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1439-037X.2008.00323.x>.
- FAROOQ, M.; KOBAYASHI, N.; WAHID, A.; ITO, O.; BASRA, S. M. A. Strategies to produce more rice with less water. **Advances in Agronomy**, v. 101, p. 351–387, 2009a. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(08\)00806-7](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(08)00806-7).
- FAROOQ, M.; WAHID, A.; KOBAYASHI, N.; FUJITA, D.; BASRA, S. M. A. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. In: LICHTFOUSE, E., NAVARRETE, M., DEBAEKE, P., VÉRONIQUE, S., ALBEROLA, C. (ed.) **Sustainable Agriculture**. Dordrecht: Springer, 2009b. DOI: https://doi.org/10.1007/978-90-481-2666-8_12.
- FAROOQ, M.; WAHID, A.; LEE, D.; ITO, O.; SIDDIQUE, K. H. M. Advances in drought resistance of rice. **Critical Reviews in Plant Sciences**, v. 28, n. 4, p. 199–217, 2009c. DOI: <https://doi.org/10.1080/07352680902952173>.
- FRAITURE, C.; FULEKI, B.; GIORDANO, M.; KODITUWAKKU, D. C.; MOLDEN, D.; MUKHERJI, A.; SHAH, T.; SUHARDIMAN, D. Trends and transitions in Asian irrigation: what are the prospects for the future. Bangkok: IWMI, 2009. 40 p.
- FUKAI, S.; COOPER, M. Development of drought-resistant cultivars using physio-morphological traits in rice. **Field Crops Research**, v. 40, p. 67-86, 1995. DOI: [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(94\)00096-U](https://doi.org/10.1016/0378-4290(94)00096-U).
- FURTINI, I. V.; CASTRO, A. P.; LACERDA, M. C.; BRESEGHELLO, F.; UTUMI, M. M.; FILHO, A. S.; PEREIRA, J. A.; ABREU, G. B.; CORDEIRO, A. C. C.; SOUSA, N. R. G.; FRAGOSO, D. B.; MOURA NETO, F. P.; COLOMBARI-FILHO, J. M.; BASSINELLO, P. Z.; LOBO, V. L. S. BRS A502: an upland rice cultivar for intensive sustainable cropping systems in the Brazilian Cerrado. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v. 22, n. 3, e41792234, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1590/1984-70332022v22n3c27>.

- GAUDIN, A. C. M.; TOLHURST, T. N.; KER, A. P.; JANOVICEK, K.; TORTORA, C.; MARTIN, R. C.; DEEN, W. Increasing crop diversity mitigates weather variations and improves yield stability. **PLoS One**, v. 10, n. 2, e0113261, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0113261>.
- GHASEMKHEYLI, F. T.; PIRDASHTI, H.; FAHIMEH, S. K.; KHALILI, E.; FARD, E. T. Ameliorative role of *Trichoderma* fungi on cadmium and copper toxicity in wheat (*Triticum aestivum* L.). **International Journal of Biosciences**, v. 4, n. 11, p. 294–305, 2014. DOI: Disponível em: <https://www.cabidigitallibrary.org/doi/pdf/10.5555/20143270513>. Acesso em: 14 nov. 2025.
- GIRI, D.; DHITAL, M.; CHAUDHARY, B.; PANDEY, R.; BASTAKOTI, B.; SHRESTHA, S. Effect of different nitrogen levels on yield and yield attributes of different rice varieties in DDSR condition at Kanchanpur, Nepal. **Archives of Agriculture and Environmental Science**, v. 7, n. 3, p. 310–317, 2022. DOI: <https://doi.org/10.26832/24566632.2022.070302>.
- GUAN, Y. S.; SERRAJ, R.; LIU, S. H.; XU, J. L.; ALI, J.; WANG, W. S.; VENUS, E.; ZHU, L. H.; LI, Z. K. Simultaneously improving yield under drought stress and non-stress conditions: a case study of rice (*Oryza sativa* L.). **Journal of Experimental Botany**, v. 61, n. 15, p. 4145–4156, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/erq212>.
- GUERRERO, F.; MULLET, J. E. Increased abscisic acid biosynthesis during plant dehydration requires transcription. **Plant Physiology**, v. 80, n. 2, p. 588–591, 1986. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.80.2.588>
- GUIMARÃES, C. M.; CASTRO, A. P.; STONE, L. F.; OLIVEIRA, J. P. Drought tolerance in upland rice: identification of genotypes and agronomic characteristics. **Acta Scientiarum. Agronomy**, v. 38, n. 2, p. 201–206, 2016. DOI: <https://doi.org/10.4025/actasciagron.v38i2.27164>.
- GUIMARÃES, C. M.; STONE, L. F.; BRESEGHELLO, F.; PEREIRA, J. A.; CASTRO, E. M. **Arroz de terras altas: espaçamento e densidade de semeadura**. Santo Antônio de Goiás: Embrapa Arroz e Feijão, 2003. 6 p. (Embrapa Arroz e Feijão. Circular técnica, 61). Disponível em: <https://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/infoteca/bitstream/doc/212410/1/circ61.pdf>. Acesso em: 14 nov. 2025.
- GUIMARÃES, P. H. R.; LIMA, I. P.; CASTRO, A. P.; LANNA, A. C.; MELO, P. G. S.; RAISSAC, M. Phenotyping root systems in a set of japonica rice accessions: can structural traits predict the response to drought? **Rice**, v. 13, 67, p. 1–19, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12284-020-00404-5>.
- GUPTA, A.; RICO-MEDINA, A.; CAÑO-DELGADO, A. I. The physiology of plant responses to drought. **Science**, v. 368, n. 6488, p. 266–269, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.aaz7614>.
- HARRIS, D.; TRIPATHI, R. S.; JOSHI, A. On-farm seed priming to improve crop establishment and yield in dry direct-seeded rice. In: PANDEY, S.; MORTIMER, M.; WADE, L.; TUONG, T. P.; LOPES, K.; HARDY, B. (ed.). **Direct seeding: research strategies and opportunities**. Manila: International Research Institute, 2002. P. 231–240. Disponível em: http://books.irri.org/9712201732_content.pdf. Acesso em: 17 nov. 2025.
- HASHIM, N.; ALI, M. M.; MAHADI, M. R.; ABDULLAH, A. F.; WAYAYOKI, A.; KASSIM, M. S. M.; JAMALUDDIN, A. Smart farming for sustainable rice production: an insight into application, challenge, and future prospect. **Rice Science**, v. 31, n. 1, p. 47–61, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rsci.2023.08.004>.
- HASSAN, M. A.; DAHU, N.; HONGNING, T.; QIAN, Z.; YUEMING, Y.; YIRU, L.; SHIMEI, W. Drought stress in rice: morpho-physiological and molecular responses and marker-assisted breeding. **Frontiers in Plant Science**, vol. 14, 2023. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1215371>.
- HAVAUX, M. Carotenoids as membrane stabilizers in chloroplasts. **Trends in Plant Science Perspectives**, v. 3, n. 4, p. 147–151, 1998. DOI: [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(98\)01200-X](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(98)01200-X).
- HAYAT, S.; HAYAT, Q.; ALYEMENI, M. N.; WANI, A. S.; PICHTTEL, J.; AHMAD, A. Role of proline under changing environments: a review. **Plant Signaling & Behavior**, v. 7, n. 11, p. 1456–1466, 2012. DOI: <https://doi.org/10.4161/psb.21949>.
- HEINEMANN, A. B.; RAMIREZ-VILLEGAS, J.; REBOLLEDO, M. C.; COSTA NETO, G. M. F.; CASTRO, A. P. Upland rice breeding led to increased drought sensitivity in Brazil. **Field Crops Research**, v. 231, p. 57–67, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2018.11.009>.
- HOEKSTRA, F. A.; GOLOVINA, E. A.; BUITINK, J. Mechanisms of plant desiccation tolerance. **Trends in Plant Science**, v. 6, n. 9, p. 431–438, 2001. DOI: [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(01\)02052-0](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(01)02052-0).
- HONDA, E. A.; PILON, N. A. L.; DURIGAN, G. The relationship between plant density and survival to water stress in seedlings of a legume tree. **Acta Botanica Brasílica**, v. 33, n. 3, p. 602–306, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1590/0102-33062018abb0432>.
- HU, H.; XIONG, L. Genetic engineering and breeding of drought-resistant crops. **Annual Review of Plant Biology**, v. 65, p. 715–741, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050213-040000>.
- HUA, J.; XING, Y.; XU, C.; SUN, X. L.; YU, S.; ZHANG, Q. Genetic dissection of an elite rice hybrid revealed

that heterozygotes are not always advantageous for performance. **Genetics**, v. 162, n. 4, p. 1885–1895, 2002. DOI: <https://doi.org/10.1093/genetics/162.4.1885>.

HUSSAIN, H. A.; HUSSAIN, S.; KHALIQ, A.; ASHRAF, U.; ANJUM, S. A.; MEN, S.; WANG, L. Chilling and drought stresses in crop plants: implications, cross talk, and potential management opportunities. **Frontiers in Plant Science**, v. 9, 2018. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00393>.

HUSSAIN, M.; MALIK, M. A.; FAROOQ, M.; ASHRAF, M. Y.; CHEEMA, M. A. Improving drought tolerance by exogenous application of glycinebetaine and salicylic acid in sunflower. **Journal of Agronomy and Crop Science**, v. 194, n. 3, p. 193–199, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1439-037X.2008.00305.x>.

HUSSAIN, Z.; ALI, S.; HAYAT, Z.; ZIA, M. A.; IQBAL, A.; ALI, G. M. Agrobacterium mediated transformation of DREB1A gene for improved drought tolerance in rice cultivars (*Oryza sativa* L.). **Australian Journal of Crop Science**, v. 8, n. 7, p. 1114–1123, 2014. Disponível em: https://www.cropj.com/hussain_8_7_2014_1114_1123.pdf. Acesso em: 17 nov. 2025.

JAHAN, S.; NORDIN, M.; LAH, M. K. C.; YUSOP, M. K. Effects of water stress on rice production: bioavailability of potassium in soil. **Journal of Stress Physiology & Biochemistry**, v. 9, n. 2, p. 97–107, 2013. Disponível em: http://www.jspb.ru/issues/2013/N2/JSPB_2013_2_97-107.pdf. Acesso em: 17 nov. 2025.

JARAMILLO, S.; GRATEROL, E.; PULVER, E. Sustainable transformation of rainfed to irrigated agriculture through water harvesting and smart crop management practices. **Frontiers in Sustainable Food Systems**, v. 4, p. 437086, 2020. DOI: <https://doi.org/10.3389/fsufs.2020.437086>.

JHA, S.; SEHGAL, V. K.; SUBBARAO, Y. V. Effect of sowing direction and crop geometry on water use efficiency and productivity of Indian mustard (*Brassica juncea* L.) in semiarid region of India. **Journal of Oilseed Brassica**, v. 6, n. 2, p. 257–64, 2015. Disponível em: <https://epubs.icar.org.in/index.php/JOB/article/view/159023>. Acesso em: 17 nov. 2025.

KAMARUDIN, Z. S.; YUSOP, M. R.; TENGGU, M.; MOHAMED, M.; ISMAIL, M. R.; HARUN, A. R. Growth performance and antioxidant enzyme activities of advanced mutant rice genotypes under drought stress condition. **Agronomy**, v. 8, n. 12, 279, p. 1–15, 2018. DOI: <https://doi.org/10.3390/agronomy8120279>.

KASHTOH, H.; BAEK, K-H. Structural and Functional Insights into the Role of Guard Cell Ion Channels in Abiotic Stress-Induced Stomatal Closure. **Plants**, v. 10, n. 12, 2774, 2021. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants10122774>.

KATO, Y.; KATSURA, K. Rice adaptation to aerobic soils: physiological considerations and implications for agronomy. **Plant Production Science**, v. 17, p. 1–12, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1626/pp.17.1>.

KIM, Y. S.; KIM, J. K. Rice transcription factor AP37 involved in grain yield increase under drought stress. **Plant Signaling & Behavior**, v. 4, n. 8, p. 735 - 736, 2009. DOI: <https://doi.org/10.4161/psb.4.8.9079>.

KIM, Y.; CHUNG, Y. S.; LEE, E.; TRIPATHI, P.; HEO, S.; KIM, K-H. Root response to drought stress in rice (*Oryza sativa* L.). **International Journal of Molecular Sciences**, v. 21, n. 4, 1513, 2020. DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms21041513>.

KOBIERSKI, M.; LEMANOWICZ, J.; WOJEWODZKI, P.; KONDRATOWICZ-MACIEJEWSKA, K. The effect of organic and conventional farming systems with different tillage on soil properties and enzymatic activity. **Agronomy**, v. 10, n. 11, 1809, 2020. DOI: <https://doi.org/10.3390/agronomy10111809>.

KONDO, M.; PABLICO, P. P.; ARAGONES, D. V.; AGBISIT, R.; ABE, J.; MORITA, S. Genotypic and environmental variations in root morphology in rice genotypes under upland field conditions. **Plant Soil**, v. 255, p. 189–200, 2003. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1026142904714>.

KUMAR, A.; BERNIER, J.; VERULKAR, S.; LAFTTE, H. R.; ATLIN, G. N. Breeding for drought tolerance: direct selection for yield, response to selection and use of drought-tolerant donors in upland and lowland-adapted populations. **Field Crops Research**, v. 107, n. 3, p. 221–231, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2008.02.007>.

KUMAR, A.; RAMAN, A.; YADAV, S.; VERULKAR, S. B.; MANDAL, N. P.; SINGH, O. N.; SWAIN, P.; RAM, T.; BADRI, J.; DWIVEDI, J. L.; DAS, S. P.; SINGH, S. K.; SINGH, S. P.; KUMAR, S.; JAIN, A.; CHANDRABABU, R.; ROBIN, S.; SHASHIDHAR, H. E.; HITTALMANI, S.; SATYANARAYANA, P.; PIEPHO, H. P. Genetic gain for rice yield in rainfed environments in India. **Field Crop Research**, v. 260, 107977, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2020.107977>.

KUMAR, A.; SENGAR, R. S.; PATHAK, R. K. SINGH, A. K. Integrated approaches to develop drought-tolerant rice: demand of era for global food security. **Journal of Plant Growth Regulation**, v. 42, p. 96–120, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00344-021-10561-6>.

KUMAR, S.; DHINGRA, A.; DANIELL, H. Plastid-expressed betaine aldehyde dehydrogenase gene in carrot cultured cells, roots, and leaves confers enhanced salt tolerance. **Plant Physiology**, v. 136, n. 1, p. 2843–2854, 2004. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.104.045187>.

KUMAR, S.; DWIVEDI, S. K.; SINGH, S. S.; BHATT, B. P.; MEHTA, P.; ELANCHEZHIAN, R.; SINGH, V. P.;

- SINGH, O. N. Morpho-physiological traits associated with reproductive stage drought tolerance of rice (*Oryza sativa* L.) genotypes under rain-fed condition of eastern Indo Gangetic Plain. **Indian Journal of Plant Physiology**, v. 19, n. 2, p. 87–93, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1007/s40502-014-0075-x>.
- LACERDA, M. C.; NASCENTE, A. S. **Tecnologias para o cultivo do arroz de terras altas em sistema plantio direto na região do Cerrado**. Santo Antônio de Goiás: Embrapa Arroz e Feijão, 2021. 33 p. (Embrapa Arroz e Feijão. Circular Técnica 94). Disponível em: <https://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/infoteca/bitstream/doc/1132414/1/cir-tec-94.pdf>. Acesso em: 17 nov. 2025.
- LANNA, A. C.; COELHO, G. R. C.; MOREIRA, A. S.; TERRA, T. G. R.; BRONDANI, C.; SARAIVA, G. R.; LEMOS, F. S.; GUIMARÃES, P. H. R.; MORAIS JÚNIOR, O. P.; VIANELO, R. P. Upland rice: phenotypic diversity for drought tolerance. **Scientia Agricola**, v. 78, n. 5, e20190338, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1590/1678-992X-2019-0338>.
- LATIF, H. H. Physiological responses of (*Pisum sativum*) plant to exogenous ABA application under drought condition. **Pakistan Journal of Botany**, v. 46, n. 3, p. 973–982, 2014. Disponível em: [https://www.pakbs.org/pjbot/PDFs/46\(3\)/27.pdf](https://www.pakbs.org/pjbot/PDFs/46(3)/27.pdf). Acesso em: 17 nov. 2025.
- LAZICKI, P. A.; LIEBMAN, M.; WANDER, M. M. Root parameters show how management alters resource distribution and soil quality in conventional and low-input cropping systems in Central Iowa. **PLoS One**, v. 11, n. 10, e0164209, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0164209>.
- LINDEMOSE, S.; O'SHEA, C.; JENSEN, M. K.; SKRIVER, K. Structure, function and networks of transcription factors involved in abiotic stress responses. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 14, n. 3, p. 5842–5878, 2013. DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms14035842>.
- LIU, C. T.; MAO, B. G.; OU, S. J.; WANG, W.; LIU, L. C.; WU, Y. B.; CHU, C. C.; WANG, X. P. OsZIP71, a bZIP transcription factor, confers salinity and drought tolerance in rice. **Plant Molecular Biology**, v. 84, p. 19–36, 2014a. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11103-013-0115-3>.
- LIU, G. L.; MEI, H. W.; YU, X. Q.; ZOU, G. H.; LIU, H. Y.; LI, M. S.; CHEN, L.; WU, J. H.; LUO, L. J. Panicle water potential, a physiological trait to identify drought tolerance in rice. **Journal of Integrative Plant Biology**, v. 49, n. 10, p. 1464–1469, 2007. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1672-9072.2007.00551.x>
- LIU, H.; GUO, S.; XU, Y.; LI, C.; ZHANG, Z.; ZHANG, D.; XU, S.; ZHANG, C.; CHONG, K. OsmiR396d-regulated OsGRFs function in floral organogenesis in rice through binding to their targets OsJM706 and OsCR4. **Plant Physiology**, v. 165, n. 1, p. 160–174, 2014b. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.114.235564>.
- LIU, H.; ZHAN, J.; HUSSAIN, S.; NIE, L. Grain yield and resource use efficiencies of upland and lowland rice cultivars under aerobic cultivation. **Agronomy**, v. 9, n. 10, 591, 2019. DOI: <https://doi.org/10.3390/agronomy9100591>.
- LIU, S.; LV, Z.; LIU, Y.; LI, L.; ZHANG, L. Network analysis of ABA dependent and ABA-independent drought responsive genes in *Arabidopsis thaliana*. **Genetics and Molecular Biology**, v. 41, n. 3, p. 624–637, 2018. Disponível em: <https://www.scielo.br/j/gmb/a/dN4H6ZwBZMXsgLVHSfvFg8N/?format=pdf&lang=en>. Acesso em: 17 nov. 2025.
- LJUNG, K. Auxin metabolism and homeostasis during plant development. **Development**, v. 140, n. 5, p. 943–950, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1242/dev.086363>.
- LUM, M. S.; HANAFI, M. M.; AKMAR, A. S. N. Effect of drought stress on growth, proline and antioxidant enzyme activities of upland rice. **Journal of Animal and Plant Sciences**, v. 24, n. 5, p. 1487-1493, 2014. Disponível em: <https://thejaps.org.pk/docs/v-24-5/28.pdf>. Acesso em: 17 nov. 2025.
- MAHAMA, S. The effect of drought and cropping system on the yield and yield components of maize (*Zea mays* L.). **Acta Agraria Debreceniensis**, v. 75, p. 51-53, 2018. DOI: <https://doi.org/10.34101/actaagrar/75/1645>.
- MAISURA, M. A.; CHOZIN, I. L.; JUNAEDINAND, A.; EHARA, H. Some physiological character responses of rice under drought conditions in a paddy system. **International Society for Southeast Asian Agricultural Sciences**, v. 20, n. 1, p. 104–114, 2014.
- MALINI, M. K.; KARWA, S.; PRIYADARSINI, P.; KUMAR, P.; NAGAR, S.; KUMAR, M.; KUMAR, S.; CHINNUSAMY, V.; PANDEY, R.; PAL, M. Abscisic-acid-modulated stomatal conductance governs high-temperature stress tolerance in rice accessions. **Agriculture**, v. 13, n. 3, 545, 2023. DOI: <https://doi.org/10.3390/agriculture13030545>.
- MALLIKARJUNA, G.; MALLIKARJUNA, K.; REDDY, M. K.; KAUL, T. Expression of OsDREB2A transcription factor confers enhanced dehydration and salt stress tolerance in rice (*Oryza sativa* L.). **Biotechnology Letters**, v. 33, p. 1689–1697, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10529-011-0620-x>.
- MARTÍNEZ, C. P.; TORRES, E. A.; CHATEL, M.; MOSQUERA, G.; DUITAMA, J.; ISHITANI, M.; SELVARAJ, M.; DEDICOVA, B.; TOHME, J.; GRENIER, C.; LORIEUX, M.; CRUZ, M.; BERRÍO, L.; CORREDOR, E.; ZORRILLA DE SAN MARTÍN, G.; BRESEGHELLO, F.; PEIXOTO, O.; COLOMBARI FILHO, J. M.; CASTRO, A. P. de; LOPES, S. I. G.; BARBOSA, M.; FUNCK, G. R. D.; BLANCO, P. H.; PÉREZ DE VIDA, F.; MOLINA, F.; ROSAS, J. E.; MARTÍNEZ, S.; BONNECARRERE, V.; CARRACELAS, G.; MARIN, A.; CORREA-VICTORIA, F.; CAMARGO, I.; BRUZZONE, C. B. Rice breeding in Latin

- America. **Plant Breeding Reviews**, v. 38, p. 187-277, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1002/9781118916865.ch05>.
- MARTIN-TANGUY, J. Metabolism and function of polyamines in plants: recent development (new approaches). **Plant Growth Regulation**, v. 34, p. 135–148, 2001. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1013343106574>.
- MATA, C. R. da; CASTRO, A. P. de; LANNA, A. C.; BORTOLINI, J. C.; MORAES, M. G. de Physiological and yield responses of contrasting upland rice genotypes towards induced drought. **Physiology and Molecular Biology of Plants**, v. 29, n. 2, p. 305-317, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12298-023-01287-8>.
- MEHROTRA, R.; BHALOTHIA, P.; BANSAL, P.; BASANTANI, M. K.; BHARTI, V.; MEHROTRA, S. Abscisic acid and abiotic stress tolerance - different tiers of regulation. **Journal of Plant Physiology**, v. 171, n. 7, p. 486–496, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2013.12.007>.
- MESSINA, C. D.; SINCLAIR, T. R.; HAMMER, G. L.; CURAN, D.; THOMPSON, J.; OLER, Z.; GHO, C.; COOPER, M. Limited-transpiration trait may increase maize drought tolerance in the US corn belt. **Agronomy Journal**, v. 107, n. 6, p. 1978-1986, 2015. DOI: <https://doi.org/10.2134/agronj15.0016>.
- MINASNY, B.; MCBRATNEY, A. B. Limited effect of organic matter on soil available water capacity. **European Journal of Soil Science**, v. 69, n. 1, p. 39–47, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1111/ejss.12475>.
- MIRANSARI, M.; SMITH, D. L. Plant hormones and seed germination. **Environmental and Experimental Botany**, v. 99, p. 110–121, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2013.11.005>.
- MONTEIRO, J. E. B. A.; COSTA, F. S.; BEZERR, M. A.; COMUNELLO, E.; ZOLILN, C. A.; PEREIRA, J. R.; MELÉM JÚNIOR, N. J.; ANTÔNIO, I. C.; SANTIAGO, A. V.; SILVA, S. C. da; SILVA, F. A. M. da; STEINMETZ, S.; KEPLER, D.; COELHO FILHO, M. A.; CABRAL, O. M. R.; ANDRADE JUNIOR, A. S.; GUIMARAES, D. P.; SORIANO, B. M. A.; PEZZOPANE, J. R. M.; EVANGELISTA, B. A.; ALVES, A. B.; MOURA, M. S. B. de; FARIAS, J. R. B.; BARROS, A. H. C.; TEIXEIRA, W. G.; SILVA, A. A. G. da; CUNHA, G. R. da; CONCEIÇÃO, M. A. F.; HIGA, R.; PELLEGRINO, G. Q. Zoneamento agrícola de risco climático (ZARC). In: SOTTA, E. D.; SAMPAIO, F. G.; MARZALL, K.; SILVA, W. G. da (org.). **Estratégias de adaptação às mudanças do clima dos sistemas agropecuários brasileiros**. Brasília, DF: MAPA, 2021. p. 102-103. Disponível em: <https://www.alice.cnptia.embrapa.br/alice/bitstream/doc/1136438/1/PL-ZARC-2021.pdf>. Acesso: 17 nov. 2025.
- MURCHIE, E. H.; CHEN, Y-Z.; HUBBART, S.; PENG, S.; HORTON, P. Interactions between senescence and leaf orientation determine in situ patterns of photosynthesis and photoinhibition in field-grown rice. **Plant Physiology**, v. 119, n. 2, p. 553–563, 1999. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.119.2.553>.
- NADEEM, M.; LI, J.; YAHYA, M.; SHER, A.; MA, C.; WANG, X.; QIU, Li. Research progress and perspective on drought stress in legumes: a review. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 20, n. 10, p. 2541, 2019. DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms20102541>.
- NAHAKPAM, S. Effectual tolerant traits for grain yield in rice genotypes grown under drought. **Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry**, v. 1, p. 890–897, 2017. Disponível em: <https://www.phytojournal.com/archives/2017/vol6issue6S/PartU/SP-6-6-212.pdf>. Acesso em: 17 nov. 2025.
- NAHAR, S.; VEMIREDDY, L. R.; SAHOO, L.; TANTI, B. Antioxidant protection mechanisms reveal significant response in drought-induced oxidative stress in some traditional rice of Assam, India. **Rice Science**, v. 25, n. 4, p. 185–196, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rsci.2018.06.002>.
- NANDAN, R.; SINGH, S. S.; KUMAR, V.; SINGH, V.; HAZRA, K. K.; NATH, C. P.; MALIK, R. K.; POONIA, S. P.; SOLANKI, C. H. Crop establishment with consplantation tillage and crop residue retention in rice-based cropping systems of Eastern India: yield advantage and economic benefit. **Paddy and Water Environment**, v. 16, n. 3, p. 477–92, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10333-018-0641-3>.
- NASCENTE, A. S.; CRUSCIOL, A. S.; STONE, L. F.; COBUCCI, T. Upland rice yield as affected by previous summer crop rotation (soybean or upland rice) and glyphosate management on cover crops. **Planta Daninha**, v. 31, n. 1, p. 147-155, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0100-83582013000100016>.
- NASRIN, S.; SAHA, S.; BEGUM, H. H.; SAMAD, R. Impacts of drought stress on growth, protein, proline, pigment content and antioxidant enzyme activities in rice (*Oryza sativa* L. Var. Brri dhan-24) Dhaka University. **Journal of Biological Sciences**, v. 29, n. 1, p. 117–123, 2020. DOI: <https://doi.org/10.3329/dujbs.v29i1.46537>.
- NDJIONDJOP, M. N.; FUTAKUCHI, K.; CISCHE, F.; BAIMEY, H.; BOCCO, R. Field evaluation of rice genotypes from the two cultivated species (*Oryza sativa* L. and *Oryza glaberrima* Steud.) and their interspecifics for tolerance to drought. **Crop Science**, v. 52, n. 2, p. 524-538, 2012. DOI: <https://doi.org/10.2135/cropsci2011.05.0287>.
- NEMESKERI, E.; MOLNAR, K.; VIGH, R.; NAGY, J.; DOBOS, A. Relationships between stomatal behaviour, spectral traits and water use and productivity of green peas (*Pisum sativum* L.) in dry seasons. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 37, 34, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11738-015-1776-0>.

- NG, L. M.; MELCHER, K.; TEH, B. T.; XU, H. E. Abscisic acid perception and signaling: structural mechanisms and applications. **Acta Pharmacologica Sinica**, v. 35, p. 567–584, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1038/aps.2014.5>.
- NOVÁK, V.; LIPIEC, J. Water extraction by roots under environmental stresses. In: HALASI-KUN, J.; STEKAUEROVA, V.; FODOR, I.; NAGY, V.; SINOROS-SZABO, B.; LO PINTO, R. **Pollution and water resources**. New York: Columbia University, 2012.
- O'TOOLE, J. C. Adaptation of rice to drought-prone environments. In: IRRI. **Drought resistance in crops with emphasis on rice**. Los Baños: IRRI, 1982. p. 195–213. Disponível em: http://books.irri.org/9711040786_content.pdf. Acesso em: 17 nov. 2025.
- O'TOOLE, J. C.; HSIAO, T. C.; NAMUCO, O. S. Panicle water relations during water stress. **Plant Science Letters**, v. 33, n. 2, p. 111–114, 1984. DOI: [https://doi.org/10.1016/0304-4211\(84\)90003-8](https://doi.org/10.1016/0304-4211(84)90003-8).
- OH, S. J.; KWON, C. W.; CHOI, D. W.; SONG, S. I.; KIM, J. K. Expression of barley HvCBF4 enhances tolerance to abiotic stress in transgenic rice. **Plant Biotechnology Journal**, v. 5, n. 5, p. 646–656, 2007. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1467-7652.2007.00272.x>.
- OJUEDERIE, O. B.; OLANREWAJU, O. S.; BABALOLA, O. O. Plant growth promoting rhizobacterial mitigation of drought stress in crop plants: implications for sustainable agriculture. **Agronomy**, v. 9, n. 11, 712, 2019. DOI: <https://doi.org/10.3390/agronomy9110712>.
- OLADOSU, Y.; RAFII, M. Y.; SAMUEL, C.; FATAI, A.; MAGAJI, U.; KAREEM, I.; KAMARUDIN, Z. S.; MUHAMMAD, I.; KOLAPL, K. Drought resistance in rice from conventional to molecular breeding: A Review. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 20, n. 14, 3519, 2019. DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms20143519>.
- OLVERA-CARRILLO, Y.; LUIS REYES, J. ; COVARRUBIAS, A. A. Late embryogenesis abundant proteins. **Plant Signaling & Behavior**, v. 6, n. 4, p. 586–589, 2011. DOI: <https://doi.org/10.4161/psb.6.4.15042>.
- OUYANG, W.; STRUIK, P. C.; YIN, X.; YANG, J. Stomatal conductance, mesophyll conductance, and transpiration efficiency in relation to leaf anatomy in rice and wheat genotypes under drought. **Journal of Experimental Botany**, v. 68, n. 18, p. 5191–5205, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/erx314>.
- PANAGIOTIDIS, C. A.; ARTANDI, S.; CALAME, K.; SILVERSTEIN, S. J. Polyamines alter sequence-specific DNA-protein interactions. **Nucleic Acids Research**, v. 23, n. 10, p. 1800–1809, 1995. DOI: <https://doi.org/10.1093/nar/23.10.1800>.
- PANDA, D.; MISHRA, S. S.; BEHERA, P. K. Drought tolerance in rice: focus on recent mechanisms and approaches. **Rice Science**, v. 28, n. 2, p. 119–132, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rsci.2021.01.002>.
- PANDEY, V.; SHUKLA, A. Acclimation and tolerance strategies of rice under drought stress. **Rice Science**, v. 22, n. 4, p. 147–161, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rsci.2015.04.001>.
- PANTALIÃO, G. F.; NARCISO, M.; GUIMARÃES, C.; CASTRO, A. P.; COLOMBARI, J. M.; BRESEGHELLO, F.; RODRIGUES, L.; VIANELLO, R. P.; BORBA, T. C. O.; BRONDANI, C. Genome wide association study (GWAS) for grain yield in rice cultivated under water deficit. **Genetica**, v. 144, n. 6, p. 651–664, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10709-016-9932-z>.
- PARTHASARATHI, T.; VANITHA, K.; LAKSHAMANAKUMAR, P.; KALAIYARASI, F. Aerobic rice: mitigating water stress for the future climate change. **International Journal of Agronomy and Plant Production**, v. 3, p. 241–254, 2012.
- PAUL, P. L. C.; BELL, R. W.; BARRETT-LENNARD, E. G.; KABIR, E. Variation in the yield of sunflower (*Helianthus annuus* L.) due to differing tillage systems is associated with variation in solute potential of the soil solution in a salt-affected coastal region of the Ganges Delta. **Soil and Tillage Research**, v. 197, 104489, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.still.2019.104489>.
- PELEG, Z.; BLUMWALD, E. Hormone balance and abiotic stress tolerance in crop plants. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 14, n. 3, p. 290–295, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2011.02.001>.
- PENG, Z.; WANG, L.; XIE, J.; LI, L.; COULTER, J. A.; ZHANG, R.; LUO, Z.; KHOLOVA, J.; CHOUDHARY, S. Conservation tillage increases water use efficiency of spring wheat by optimizing water transfer in a Semi-arid environment. **Agronomy**, v. 9, n. 10, 583, 2019. DOI: <https://doi.org/10.3390/agronomy9100583>.
- PINHEIRO, B. S.; CASTRO, E. M.; GUIMARÃES, E. P. Sustainability and profitability of aerobic rice production in Brazil. **Field Crops Research**, v. 97, n. 1, p. 34–42, 2006. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2005.08.013>.
- PIRASTEH-ANOSHEH, H.; SAED-MOUCHESHI, A.; PAKNIYAT, H.; PESSARAKLI, M. Stomatal responses to drought stress. In: AHMAD, P. **Water stress and crop plants: a sustainable approach**. Hoboken, NJ: John Wiley and Sons, 2016. p. 24–40. DOI: <https://doi.org/10.1002/9781119054450>.
- POETHIG, S. Vegetative phase change and shoot maturation in plants. **Current Topics in Developmental Biology**, v. 105, p. 125–152, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-396968-2.00005-1>.

- PRASAD, S.; SALUJA, R.; GARG, J. K. Assessing the efficacy of Landsat-8 OLI imagery derived models for remotely estimating chlorophyll-a concentration in the Upper Ganga River, India. **International Journal of Remote Sensing**, v. 41, n. 7, p. 2439-2456, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1080/01431161.2019.1688888>.
- QUAN, R.; HU, S.; ZHANG, Z.; ZHANG, H.; ZHANG, Z.; HUANG, R. Overexpression of an ERF transcription factor TSRF1 improves rice drought tolerance. **Plant Biotechnology Journal**, v. 8, n. 4, p. 476-488, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1467-7652.2009.00492.x>.
- QUINONES, C.; MATTES, N.; FARONILLO, J.; YADAV, S.; JAGADISH, K. S. V. Drought stress reduces grain yield by altering floral meristem development and sink size under dry-seeded rice cultivation. **Crop Science**, v. 57, n. 4, p. 2098-2108, 2017. DOI: <https://doi.org/10.2135/CROPSCI2016.09.0736>.
- RABBANI, M. A.; MARUYAMA, K.; ABE, H.; KHAN, M. A.; KATSURA, K.; ITO, Y.; YOSHIWARA, K.; SEKI, M.; SHINOZAKI, K.; YAMAGUCHI-SHINOZAKI, K. Monitoring expression profiles of rice genes under cold, drought, and high-salinity stresses and abscisic acid application using cDNA microarray and RNA gel-blot analyses. **Plant Physiology**, v. 133, n. 4, p. 1755-1767, 2003. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.103.025742>.
- RACHMAT, A.; NUGROHO, S.; SUKMA, D.; ASWIDINNOOR, H.; SUDARSONO, S. Overexpression of OsNAC6 transcription factor from Indonesia rice cultivar enhances drought and salt tolerance. **Emirates Journal of Food and Agriculture**, v. 26, n. 6, p. 497-507, 2014. DOI: <https://doi.org/10.9755/ejfa.v26i6.17672>.
- RAMEGOWDA, V.; BASU, S.; KRISHNAN, A.; PEREIRA, A. Rice growth under drought kinase is required for drought tolerance and grain yield under normal and drought stress conditions. **Plant Physiology**, v. 166, n. 3, p. 1634-1645, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.114.248203>.
- RAMEZANI, M.; SOUKHT ABANDANI, R. R.; MOBASSER, H. R.; AMIRI, E. Effects of row spacing and plant density on silage yield of corn (*Zea mays* L.cv. sc704) in two plant pattern in North of Iran. **African Journal of Agricultural Research**, v. 6, n. 5, p. 1128-1133, 2011. Disponível em: <https://academicjournals.org/journal/AJAR/article-full-text-pdf/3DC785A36453>. Acesso em: 18 nov. 2025.
- RAMIREZ-VILLEGAS, J.; HEINEMANN, A. B.; CASTRO, A. P.; BRESEGHELLO, F.; NAVARRO-RACINES, C.; LI, T.; REBOLLEDO, M. C.; CHALLINOR, A. J. Breeding implications of drought stress under future climate for upland rice in Brazil. **Global Change Biology**, v. 24, n. 5, p. 2035-2050, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.14071>.
- REDDY, A. R.; CHAITANYA, K. V.; VIVEKANANDAN, M. Drought induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. **Journal of Plant Physiology**, v. 161, n. 11, p. 1189-1202, 2004. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2004.01.013>.
- REGUERA, M.; PELEG, Z.; ABDEL-TAWAB, Y. M.; TUMIMBANG, E. B.; DELATORRE, C. A.; BLUMWALD E. 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. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.113.227702>.
- REN, D.; RAO, Y.; WU, L.; XU, Q.; LI, Z.; YU, H.; ZHANG, Y.; LENG, Y.; HU, J.; ZHU, L. The pleiotropic ABNORMAL FLOWER AND DWARF1 affects plant height, floral development and grain yield in rice. **Journal of Integrative Plant Biology**, v. 58, n. 6, p. 529-539, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1111/jipb.12441>.
- REYNOLDS, W. D.; DRURY, C. F.; YANG, X. M.; TAN, C. S.; YANG, J. Y. Impacts of 48 years of consistent cropping, fertilization and land management on the physical quality of a clay loam soil. **Canadian Journal of Soil Science**, v. 94, n. 3, p. 403-419, 2014. DOI: <https://doi.org/10.4141/cjss2013-097>.
- RHODES, D.; HANSON, A. D. Quaternary ammonium and tertiary sulphonium compounds in higher plants. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 44, p. 357-384, 1993. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.44.060193.002041>.
- RHODES, D.; SAMARAS, Y. Genetic control of osmoregulation in plants. In: STRANGE, K. **Cellular and molecular physiology of cell volume regulation**. Boca Raton: CRC Press, 1994. p. 347-361. DOI: <https://doi.org/10.1201/9780367812140>.
- RICOURTE, J.; CLAVIJO MICHELANGELI, J. A.; SINCLAIR, T. R.; RAO, I. M.; BEEBE, S. E. Sowing density effect on common bean leaf area development. **Crop Science**, v. 56, n. 5, p. 2713-2721, 2016. DOI: <https://doi.org/10.2135/cropsci2016.01.0056>.
- RIVERO, R. M.; KOJIMA, M.; GEPSTEIN, A.; SAKAKIBARA, H.; MITTLER, R.; GEPSTEIN, S.; BLUMWALD, E. Delayed leaf senescence induces extreme drought tolerance in a flowering plant. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 104, n. 9, p. 19631-19636, 2007. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.0709453104>.
- RODRÍGUEZ-GACIO, M. C., MATILLA-VÁZQUEZ, M. A., AND MATILLA, A. J. Seed dormancy and ABA signaling: the breakthrough goes on. **Plant Signaling & Behavior**, v. 4, n. 11, p. 1035-1048, 2009. DOI: <https://doi.org/10.4161/psb.4.11.9902>.

- ROSETO, A.; GRANDA, L.; BERDUGO-CELY, J. A.; SAMAJOVA, O.; SAMAJ, J.; CERKAL, R. A dual strategy of breeding for drought tolerance and introducing drought-tolerant, underutilized crops into production systems to enhance their resilience to water deficiency. **Plants**, v. 9, n. 10, 1263, 2020. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants9101263>.
- RYDLOVA, J.; PUSCHEL, D. Arbuscular mycorrhiza, but not hydrogel, alleviates drought stress of ornamental plants in peat-based substrate. **Applied Soil Ecology**, v. 146, 103394, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2019.103394>.
- SACKLOKHAM, S., CHIALUE, L., AND YANG, F. Rainfed and irrigated rice farming on the Savannakhet plain. In: CRAMB, R. (ed.). **White Gold: the commercialisation of rice farming in the Lower Mekong Basin**. St. Lucia, AUS: Palgrave Macmillan, 2020. p. 151–168. DOI: https://doi.org/10.1007/978-981-15-0998-8_7.
- SAHEBI, M.; HANAF, M. M.; RAFI, M. Y.; MAHMUD, T. M. M.; AZIZI, P.; OSMAN, M.; MIAH, G. Improvement of drought tolerance in rice (*Oryza sativa* L.): genetics, genomic tools, and the WRKY gene family. **BioMed Research International**, v. 2018, n. 1, 3158474, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1155/2018/3158474>.
- SAITO, K.; ASAI, H.; ZHAO, D.; LABORTE, A. G.; GRENIER, C. Progress in varietal improvement for increasing upland rice productivity in the tropics. **Plant Production Science**, v. 21, n. 3, p. 145–158, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1080/1343943X.2018.1459751>
- SANTOS, A. B. Sistemas de plantio. In: SANTOS, A. B. dos; STONE, L. F.; VIEIRA, N. R. de A. (ed.). **A cultura do arroz no Brasil**. 2. ed. rev. ampl. Santo Antônio de Goiás: Embrapa Arroz e Feijão, 2006. p. 451–484. Disponível em: <https://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/infoteca/bitstream/doc/193280/1/lv-cultura-arroz-Brasil-2ed.cap13.pdf>. Acesso em: 17 nov. 2025.
- SARMA, B.; KASHTOH, H.; TAMANG, R. L. BHATTACHARYYA, P. N.; MOHANTA, Y. K.; BAEK, K. H. Abiotic stress in rice: visiting the physiological response and its tolerance mechanisms. **Plants**, v. 12, n. 23, 3948, 2023. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants12233948>.
- SARVESTANI, Z. T.; PIRDASHTI, H.; SANAVY, S. A.; BALOUCHI, H. Study of water stress effects in different growth stages on yield and yield components of different rice (*Oryza sativa* L.) cultivars. **Pakistan Journal of Biological Sciences**, v. 11, n. 10, p. 1303–1309, 2008. DOI: <https://doi.org/10.3923/pjbs.2008.1303.1309>.
- SCHACHTMAN, D. P.; GOODGER, J. Q. D. Chemical root to shoot signaling under drought. **Trends in Plant Science**, v. 13, n. 6, p. 281–287, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2008.04.003>
- SELOTE, D. S.; KHANNA-CHOPRA, R. Drought-induced spikelet sterility is associated with an inefficient antioxidant defense in rice panicles. **Physiologia Plantarum**, v. 121, n. 3, p. 462–471, 2004. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2004.00341.x>.
- SEPPELT, R.; KLOTZ, S.; PEITER, E.; VOLK, M. Agriculture and food security under a changing climate: An underestimated challenge. **iScience**, v. 25, n. 12, 105551, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.isci.2022.105551>
- SHARMA, P.; DUBEY, R. S. Drought induces oxidative stress and enhances the activities of antioxidant enzyme in growing rice seedling. **Plant Growth Regulation**, v. 46, p. 209–221, 2005. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10725-005-0002-2>.
- SHEHAB, G. G.; AHMED, O. K.; EL-BELTAGI, H. S. Effects of various chemical agents for alleviation of drought stress in rice plants (*Oryza sativa* L.). **Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca**, v. 38, n. 1, p. 139–148, 2010. Disponível em: <https://notulaeobotanicae.ro/index.php/nbha/article/view/3627/4433>. Acesso em: 18 nov. 2025.
- SHIADE, S. R. G.; FATHI, A.; GHASEMKHEILI, F. T.; AMIRI, E.; PESSARAKLI, M. Plants' responses under drought stress conditions: Effects of strategic management approaches—a review. **Journal of Plant Nutrition**, v. 46, n. 9, p. 2198–2230, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1080/01904167.2022.2105720>.
- SHIADE, S. R. G.; BOELT, B. Seed germination and seedling growth parameters in nine tall fescue varieties under salinity stress. **Acta Agriculturae Scandinavica Section B: Soil and Plant Science**, v. 70, n. 6, p. 475–94, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1080/09064710.2020.1779338>.
- SILVA, S. C. da; MATTA, D. H. da; STONE, L. F.; ANDRADE, F. W.; JUSTINO, L. F.; CASTRO, A. P. de; LACERDA, M. C.; HEINEMANN, A. B. Quebra de produtividade do arroz de terras altas em Goiás: abordagem usando dados funcionais. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE AGROMETEOROLOGIA, 22, 2023, Natal. **A agrometeorologia e a agropecuária: adaptação às mudanças climáticas: anais...** Natal: Sociedade Brasileira de Agrometeorologia, 2023. p. 825–843. Disponível em: <https://www.alice.cnptia.embrapa.br/alice/bitstream/doc/1160956/1/CBAGRO-2023-p825.pdf>. Acesso em: 18 nov. 2025.
- SILWAL, S.; BHATTARAI, S. P.; MIDMORE, D. J. Aerobic rice with or without strategic irrigation in the subtropics. **Agronomy**, v. 10, n. 11, 1831, 2020. DOI: <https://doi.org/10.3390/agronomy10111831>.
- SIVAMANI, E.; BAHIELDIN, A.; WRAITH, J. M.; AL-NIEMI, T.; DYER, W. E.; HO, T. H. D.; QU, R. Improved biomass productivity and water use efficiency under

water deficit conditions in transgenic wheat constitutively expressing the barley HVA1 gene. **Plant Science**, v. 155, n. 1, p. 1–9, 2000. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(99\)00247-2](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(99)00247-2).

TAGHAVI GHASEMKHEILI, F.; EKELUND, F.; JOHANSEN, J. L.; PIRDASHTI, H.; GHADIRNEZHAD SHIADE, S. R.; FATHI, A.; KJØLLER, R. Ameliorative effects of *Trichoderma harzianum* and rhizosphere soil microbes on cadmium biosorption of barley (*Hordeum vulgare* L.) in Cd-polluted soil. **Journal of Soil Science and Plant Nutrition**, v. 22, n. 1, p. 527–539, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1007/s42729-021-00666-y>.

TENA, G.; BOUDSOCQ, M.; SHEEN, J. Protein kinase signaling networks in plant innate immunity. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 14, n. 5, p. 519–529, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2011.05.006>.

TERJUNG, W. H.; HAYES, J. T.; JI, H.; TODHUNTER, P. E.; O'ROURKE, P. A. Potential paddy rice yields for rainfed and irrigated agriculture in China and Korea. **Annals of the Association of American Geographers**, v. 75, n. 1, p. 83–101, 1985. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1467-8306.1985.tb00060.x>.

TORRES-RUIZ, J. M.; DIAZ-ESPEJO, A.; MORALES-SILLERO, A.; MARTÍN-PALOMO, M. J.; MAYR, S.; BEIKIRCHER, B.; FERNÁNDEZ, J. E. Shoot hydraulic characteristics, plant water status and stomatal response in olive trees under different soil water conditions. **Plant and Soil**, v. 373, p. 77–87, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1774-1>.

TURNER, N. C.; O'TOOLE, J. C.; CRUZ, R. T.; NAMUCO, O. S.; AHMAD, S. Response of seven diverse rice cultivars to water deficits. I. Stress development, canopy temperature, leaf rolling and growth. **Field Crops Research**, v. 13, p. 257–271, 1986. DOI: [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(86\)90027-4](https://doi.org/10.1016/0378-4290(86)90027-4).

UPADHYAYA, H.; PANDA, S. K. Drought Stress Responses and its Management in Rice. In: HASANUZZAMAN, M.; FUJITA, M.; NAHAR, K.; BISWAS, J. K. (ed.). **Advances in rice research for abiotic stress tolerance**. [s.l.]: Woodhead Publishing, 2019. p. 177–200. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-814332-2.00009-5>.

VADEZ, V.; HALILOU, O.; HISSENE, H. M.; SIBIRY-TRAORE, P.; SINCLAIR, T. R.; SOLTANI, A. Mapping water stress incidence and intensity, optimal plant populations, and cultivar duration for African groundnut productivity enhancement. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, 432, 2017. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00432>.

VENUPRASAD, R.; CRUZ, M. T.; AMANTE, M.; MAGBANUA, R.; KUMAR, A.; ATLIN, G. N. Response to two cycles of divergent selection for grain yield under drought stress in four rice breeding populations. **Field**

Crop Research, v. 107, N. 3, p. 232–244, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2008.02.004>.

WANG, Q.; GUAN, Y.; WU, Y.; CHEN, H.; CHEN, F.; CHU, C. Overexpression of a rice OsDREB1F gene increases salt, drought, and low temperature tolerance in both Arabidopsis and rice. **Plant Molecular Biology**, v. 67, n. 6, p. 589–602, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11103-008-9340-6>.

WANG, S.; XIA, S.; PENG, K.; KUANG, F.; CAO, Y.; XIAO, L. Effects of formulated fertilizer synergist on abscisic acid accumulation, proline content and photosynthetic characteristics of rice under drought. **Rice Science**, v. 14, n. 1, p. 42–48, 2007. DOI: [https://doi.org/10.1016/S1672-6308\(07\)60007-9](https://doi.org/10.1016/S1672-6308(07)60007-9).

WANG, X.; LIU, H.; YU, F.; HU, B.; JIA, Y.; SHA, H. ZHAO, H. Differential activity of the antioxidant defence system and alterations in the accumulation of osmolyte and reactive oxygen species under drought stress and recovery in rice (*Oryza sativa* L.) tillering. **Scientific Reports**, v. 9, 8543, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-019-44958-x>.

WOPEREIS, M. C. S.; KROPF, M. J.; MALIGAYA, A. R.; TUONG, T. P. Drought stress responses of two lowland rice cultivars to soil water status. **Field Crops Research**, v. 46, n. 3, p. 21–39, 1996. DOI: [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(95\)00084-4](https://doi.org/10.1016/0378-4290(95)00084-4).

WU, Q.-S.; ZOU, Y.-N. Arbuscular mycorrhizal fungi and tolerance of drought stress in plants. In WU, Q.-S., **Arbuscular mycorrhizas and stress tolerance of plants**. Singapore: Springer, 2017. DOI: https://doi.org/10.1007/978-981-10-4115-0_2.

YADAV, V.; KUMAR, P.; GOYAL, D. M. Evaluation of genetic diversity in drought tolerant and sensitive varieties of wheat using ISSR markers. **Electronic Journal of Plant Breeding**, v. 9, n. 1, p. 146–153, 2018. DOI: <https://doi.org/10.5958/0975-928X.2018.00017.0>.

YAMAGUCHI-SHINOZAKI, K.; SHINOZAKI, K. Organization of cis-acting regulatory elements in osmotic- and cold-stress-responsive promoters. **Trends in Plant Science**, v. 10, n. 2, p. 88–94, 2005. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2004.12.012>.

YANG, P. M.; HUANG, Q. C.; QIN, G. Y.; ZHAO, S. P.; ZHOU, J. G. Different drought-stress responses in photosynthesis and reactive oxygen metabolism between autotetraploid and diploid rice. **Photosynthetica**, v. 52, n. 2, p. 193–202, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11099-014-0020-2>.

YANG, X.; WANG, B.; CHEN, L.; LI, P.; CAO, C. The different influences of drought stress at the flowering stage on rice physiological traits, grain yield, and quality. **Scientific Reports**, v. 9, 3742, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-019-40161-0>.

YOSHIDA, S. **Fundamentals of rice crop science.**

Los Baños: IRRI, 1981. Disponível em: http://books.irri.org/9711040522_content.pdf. Acesso em: 18 nov. 2025.

YOSHIDA, S.; HASEGAWA, S. The rice root system: Its development and function. In: IRRI. **Drought resistance in crops with emphasis on rice.** Los Baños: IRRI, 1982. p. 97–114. Disponível em: http://books.irri.org/9711040786_content.pdf. Acesso em: 18 nov. 2025.

YOU, J.; ZONG, W.; LI, X.; NING, J.; HU, H.; LI, X.; XIONG, L. The SNAC1- targeted gene OsSRO1c modulates stomata closure and oxidative stress tolerance by regulating hydrogen peroxide in rice. **Journal of Experimental Botany**, v. 64, n. 2, p. 569–583, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/ers349>.

ZHANG, F.; WANG, P.; ZOU, Y.-N.; WU, Q.-S.; KUCA, K. Effects of mycorrhizal fungi on root-hair growth and hormone levels of taproot and lateral roots in trifoliolate orange under drought stress. **Archives of Agronomy and Soil Science**, v. 65, n. 9, p. 1316–1330, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1080/03650340.2018.1563780>.

ZHANG, J.; NGUYEN, H. T.; BLUM, A. Genetic analysis of osmotic adjustment in crop plants. **Journal of Experimental Botany**, v. 50, n. 332, p. 291–302, 1999. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/50.332.291>.

ZHANG, J.; ZHANG, H.; SRIVASTAVA, A. K.; PAN, Y.; BAI, J.; FANG, J.; SHI, H.; ZHU, J. K.. Knockdown of rice MicroRNA166 confers drought resistance by causing leaf rolling and altering stem xylem development. **Plant Physiology**, v. 176, n. 3, p. 2082–2094, 2018b. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.17.01432>.

ZHANG, J.; ZHANG, S.; CHENG, M.; JIANG, H.; ZHANG, X.; PENG, C.; LU, X.; ZHANG, M.; JIN, J. Effect of drought on agronomic traits of rice and wheat: a meta-analysis. **International Journal of Environmental Research and Public Health**, v. 15, n. 5, 839, p. 1–14, 2018a. DOI: <https://doi.org/10.3390/ijerph15050839>.

ZHANG, Q.; LI, J.; ZHANG, W.; YAN, S.; WANG, R.; ZHAO, J.; LI, Y.; QI, Z.; SUN, Z.; ZHU, Z. The putative auxin efflux carrier OsPIN3t is involved in the drought stress response and drought tolerance. **The Plant Journal**, v. 72, n. 5, p. 805–816, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2012.05121.x>.

ZHANG, S.-W.; LI, C.-H.; CAO, J.; ZHANG, Y.-C.; ZHANG, S.-Q.; XIA, Y.-F.; SUN, D.-Y.; SUN, Y. Altered architecture and enhanced drought tolerance in rice via the down-regulation of indole-3-acetic acid by TLD1/OsGH3.13 activation. **Plant Physiology**, v. 151, n. 4, p. 1889–1901, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.109.146803>.

ZHANG, Z. J.; LI, F.; LI, D. J.; ZHANG, H. W.; HUANG, R. F. Expression of ethylene response factor JERF1 in rice improves tolerance to drought. **Planta**, v. 232, n. 3, p. 765–774, 2010b. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00425-010-1208-8>.

ZHANG, Z.; LI, F.; LI, D.; ZHANG, H.; HUANG, R. Expression of ethylene response factor JERF1 in rice improves tolerance to drought. **Planta**, v. 232, p. 765–774, 2010a. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00425-010-1208-8>.

ZHAO, H.; MA, T.; WANG, X.; DENG, Y.; MA, H.; ZHANG, R.; ZHAO, J. OsAUX1 controls lateral root initiation in rice (*Oryza sativa* L.). **Plant, Cell & Environment**, v. 38, n. 11, p. 2208–2222, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1111/pce.12467>.

ZHENG, X. N.; CHEN, B.; LU, G. J.; HAN, B. Overexpression of a NAC transcription factor enhances rice drought and salt tolerance. **Biochemical and Biophysical Research Communications**, v. 379, n. 4, p. 985–989, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2008.12.163>.

ZHOU, L.; XU, H.; MISCHKE, S.; MEINHARDT, L. ; ZHANG, D. P.; ZHU, X. J.; LI, X. H.; FANG, W. P. Exogenous abscisic acid significantly affects proteome in tea plant (*Camellia sinensis*) exposed to drought stress. **Horticulture Research**, v. 1, 14029, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1038/hortres.2014.29>.

ZHU, G.; GU, L.; SHI, Y.; CHEN, H.; LIU, Y.; LU, F.; REN, Z.; WANG, Y.; LU, H.; TABASSUM, A.; ZHOU, G. Plant hydraulic conductivity determines photosynthesis in rice under PEG-induced drought stress. **Pakistan Journal of Botany**, v. 53, n. 2, p. 409–417, 2021. DOI: [https://doi.org/10.30848/PJB2021-2\(14\)](https://doi.org/10.30848/PJB2021-2(14)).

ZHU, Q.; ZHANG, J.; GAO, X.; TONG, J.; XIAO, L.; LI, W.; ZHANG, H. The *Arabidopsis* AP2/ERF transcription factor RAP2.6 participates in ABA, salt and osmotic stress responses. **Gene**, v. 457, n. 1/2, p. 1–12, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.gene.2010.02.011>.

