

ISSN 1678-9644

Abril, 2012

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

Documentos 274

Panorama Ambiental e Fisio-Molecular do Arroz de Terras Altas

*Anna Cristina Lanna
Milene Alves de Figueiredo Carvalho
Alexandre Bryan Heinemann
Vanessa Cristina Stein*

Embrapa Arroz e Feijão
Santo Antônio de Goiás, GO
2012

Exemplares desta publicação podem ser adquiridos na:

Embrapa Arroz e Feijão

Rod. GO 462, Km 12
Caixa Postal 179
75375-000 Santo Antônio de Goiás, GO
Fone: (0xx62) 3533 2110
Fax: (0xx62) 3533 2123
www.cnpaf.embrapa.br
sac@cnpaf.embrapa.br

Comitê de Publicações

Presidente: *Camilla Souza de Oliveira*
Secretário-Executivo: *Luiz Roberto Rocha da Silva*
Membros: *Flávia Aparecida de Alcântara*
Luís Fernando Stone
Ana Lúcia Delalibera de Faria
Heloísa Célis Breseghello
Roselene de Queiroz Chaves
Henrique César de Oliveira Ferreira
Mábio Chrisley Lacerda
Orlando Peixoto de Moraes
Tarcísio Cobucci

Supervisor editorial: *Camilla Souza de Oliveira*
Revisão de texto: *Camilla Souza de Oliveira*
Normalização bibliográfica: *Ana Lúcia D. de Faria*
Tratamento de ilustrações: *Fabiano Severino*
Editoração eletrônica: *Fabiano Severino*

1ª edição

Versão online (2012)

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

Panorama ambiental e fisio-molecular do arroz de terras altas / Anna Cristina Lanna ...
[et al.]. - Santo Antônio de Goiás : Embrapa Arroz e Feijão, 2012.
32 p. - (Documentos / Embrapa Arroz e Feijão, ISSN 1678-9644 ; 274)

1. Arroz – Deficiência hídrica – impacto. 2. Arroz – Mitigação. 3. Arroz – Fisiologia vegetal. I. Lanna, Anna Cristina. II. Embrapa Arroz e Feijão. III. Série.

CDD 571.2 (21. ed.)

© Embrapa 2012

Autores

Anna Cristina Lanna

Química, Doutora em Fisiologia Vegetal, pesquisadora da Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antônio de Goiás, GO, aclanna@cnpaf.embrapa.br

Milene Alves de Figueiredo Carvalho

Engenheira agrônoma, Doutora em Fisiologia Vegetal, pesquisadora da Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antônio de Goiás, GO, milene@cnpaf.embrapa.br

Alexandre Bryan Heinemann

Engenheiro agrônomo, Doutor em Irrigação e Drenagem, pesquisador da Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antônio de Goiás, GO, alexbh@cnpaf.embrapa.br

Vanessa Cristina Stein

Bióloga, Doutora em Fisiologia Vegetal, professora adjunta da Universidade Federal de Goiás, Goiânia, GO, vanessa.stein@hotmail.com

Apresentação

Na região central do Brasil, o cultivo do arroz em terras altas é uma alternativa para minimizar o problema de segurança alimentar que é, em parte, referente à dependência da produção desse cereal, proveniente da região Sul. Ademais, a produção de arroz na região central facilita a logística de distribuição para as regiões norte e nordeste do país e seu cultivo pode ser uma opção na rotação de culturas, proporcionando um menor impacto ambiental em relação à produção de arroz irrigado.

Assim, informações concatenadas sobre a seleção, o estabelecimento e a caracterização de ambientes-alvo na região produtora de arroz de terras altas, a fisiologia da planta de arroz de terras altas cultivada sob condições de deficiência hídrica, assim como as respostas moleculares dessa espécie para mitigação dos efeitos desse tipo de estresse são fundamentais para o desenvolvimento de genótipos tolerantes à deficiência hídrica pelo programa de melhoramento.

Os autores

Sumário

| | |
|---|-----------|
| Introdução | 9 |
| Cultivares de arroz de terras altas e ambientes-alvo no Brasil | 11 |
| Impactos da deficiência hídrica na fisiologia da planta de arroz | 14 |
| Perspectivas para mitigação do efeito da deficiência hídrica no arroz . | 17 |
| Referências | 22 |

Panorama Ambiental e Físio-Molecular do Arroz de Terras Altas

Anna Cristina Lanna

Milene Alves de Figueiredo Carvalho

Alexandre Bryan Heinemann

Vanessa Cristina Stein

Introdução

No Brasil, há dois grandes ecossistemas para a cultura do arroz, denominados várzeas, em que normalmente se cultiva o arroz com irrigação por inundação controlada, e terras altas, que considera o cultivo em sequeiro, podendo haver irrigação suplementar por aspersão. O cultivo do arroz irrigado por inundação se concentra na região Sul do Brasil, estados do Rio Grande do Sul e Santa Catarina, sendo responsável por 78% da produção brasileira (EMBRAPA ARROZ E FEIJÃO, 2012). Embora, também, em menor escala, seja cultivado na região tropical, com destaque para o Estado de Tocantins, região Nordeste e Mato Grosso do Sul (GUIMARÃES et al., 2006). Nesse ecossistema, predominam as cultivares pertencentes à subespécie *indica*. O arroz de terras altas concentra-se, principalmente, na região Centro-Oeste, estados do Mato Grosso e Goiás; região Norte, Estados do Tocantins, Roraima e Pará e região Nordeste, Estado do Maranhão. Nesse sistema de produção, predominam as cultivares pertencentes à subespécie *japonica* (HEINEMANN et al., 2009).

A participação do sistema de cultivo de arroz de terras altas na produção nacional de grãos, em 2010, foi de 21% de um total de 12,6 milhões de toneladas, ocupando uma área plantada de 1,4 milhões de hectares (EMBRAPA ARROZ E FEIJÃO, 2012). Essa área é 41%

inferior à área colhida em 1999, o que se deve, em parte, aos fatores edafoclimáticos. Como o cultivo do arroz de terras altas, no Brasil, ocorre em condições não irrigadas, a cultura necessita de sincronização com a estação chuvosa e depende de uma adequada distribuição de água ao longo de todo o seu desenvolvimento. A pluviometria anual, na região produtora, varia de 1.200-1.500 mm, distribuídos ao longo dos meses de outubro a abril (PINHEIRO, 2003). Todavia, durante esses meses, ocorrem veranicos que induzem a planta a períodos de deficiência hídrica, estresse considerado o principal fator do nível de quebra e, conseqüentemente, causa da instabilidade de produtividade do arroz de terras altas (GUIMARÃES et al., 2006). Essa redução na produtividade depende, basicamente, da duração e intensidade da deficiência hídrica, podendo ser classificada como insignificante, moderada e severa. Em consequência disso, as respostas das plantas de arroz a estresses múltiplos (deficiência hídrica, salinidade, extremos de temperatura, pragas e doenças) definirão a sua capacidade de sobrevivência e produção de grãos (ANTUNES, 2008).

É provável que a irregularidade da precipitação pluvial na época do desenvolvimento e crescimento da cultura do arroz de terras altas se intensificará devido às mudanças climáticas no planeta. De acordo com Deconto (2008), por meio de um estudo sobre aquecimento global e a nova geografia da produção agrícola do Brasil, há previsão de redução das áreas favoráveis ao plantio do arroz. Essa redução para os cenários A2 e B2 será de 9,7% e 8,6%, respectivamente, para o ano de 2020. O cenário A2 descreve uma condição crítica, na qual a população aumenta e, conseqüentemente, as emissões de gases de efeito estufa. Nesse cenário, a temperatura média deve aumentar de 2 a 5,4 °C até o ano de 2100. Já o cenário B2 descreve o planeta com ênfase em soluções locais para sustentabilidade econômica, social e ambiental. Há um aumento da população, porém em um menor ritmo que o cenário A2. As mudanças tecnológicas serão diversificadas, contribuindo para uma menor emissão de gases de efeito estufa. Nesse cenário a temperatura irá aumentar de 1,4 a 3,8 °C no mesmo período. Levando em consideração o cenário mais crítico, A2, a redução na área favorável de produção de arroz de terras altas será de 12,5 e 14%

para os anos de 2020 e 2050. Isso significa que, tomando como base a produção de 11,5 milhões de toneladas, com um valor de R\$ 4,3 bilhões, segundo números de 2006 do IBGE, as mudanças climáticas trarão um prejuízo de R\$ 368 milhões (B2) a R\$ 417 milhões (A2) para o ano de 2020. Já em 2050 e 2070, as perdas serão de R\$ 530 milhões e R\$ 600 milhões para ambos os cenários, respectivamente.

Portanto, a seleção de cultivares de arroz de terras altas adaptados a ambientes menos favoráveis é uma das ações prioritárias do programa de melhoramento genético de arroz. Geralmente, o ideótipo para os melhoristas é aquele que expressa uma interação mínima e sua produtividade estável nos diferentes ambientes. Entretanto, isso é utopia, devido à diversidade ambiental na região produtora (HEINEMANN; SENTELHAS, 2011).

Nessa revisão são descritos os diferentes ambientes na região produtora do arroz de terras altas no Brasil, os principais impactos que a planta de arroz de terras altas enfrenta em condições de deficiência hídrica e as perspectivas para mitigação dos efeitos desse tipo de estresse.

Cultivares de arroz de terras altas e ambientes-alvo no Brasil

A planta de arroz cultivada em terras altas está sujeita a múltiplos estresses abióticos e, conseqüentemente, apresenta alta variabilidade na sua produtividade com elevado nível de incerteza. Oscilações de produtividade do arroz de terras altas estão associadas à heterogeneidade dos ambientes que compõem a sua área de produção, sendo os principais fatores limitantes a água disponível no solo e a acidez, encontrados facilmente em sistemas de produção de baixa adoção tecnológica, como é o caso do sistema de produção de arroz de terras altas (HEINEMANN et al., 2008). Portanto, existe a necessidade de uma melhor quantificação dos riscos climáticos existentes nas regiões produtoras com a finalidade de fornecer um melhor suporte à cadeia produtora de arroz para lidar com a variabilidade climática e também adaptar-se às prováveis mudanças climáticas. Por meio da série histórica de dados de produtividade de arroz de terras altas de

1976 a 2006, para 54 microrregiões localizadas na região central do Brasil, foi possível classificar essa região, em função da variabilidade na produtividade, em três diferentes ambientes (Figura 1), os quais foram divididos em altamente, mediamente e pouco favorável. A produtividade média, em kg ha^{-1} , e a probabilidade de exceder 50% da produtividade máxima, para cada microrregião de acordo com os três diferentes ambientes, são descritas nas Figuras 2 e 3, respectivamente. Baseado nessas informações, existe a necessidade de o programa de melhoramento de arroz de terras altas desenvolver cultivares adaptadas aos diferentes ambientes caracterizados nas atuais regiões produtoras dessa cultura no Brasil. Até o presente, o programa de melhoramento visa a seleção direta, ou seja, a produção potencial objetivando apenas as áreas favoráveis e ou condições climáticas favoráveis. No entanto, é preciso redirecionar a pesquisa para o desenvolvimento de linhagens adaptadas às regiões menos favorecidas, visando atingir um número maior de agricultores, principalmente os pequenos produtores.

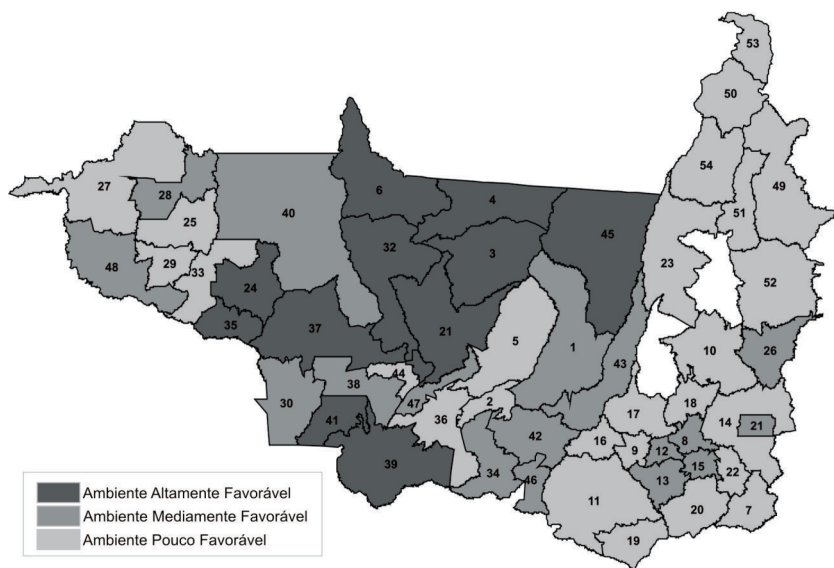


Figura 1. Distribuição dos ambientes altamente favorável, mediamente favorável e pouco favorável a produção de arroz de terras altas nos Estados de Goiás e Mato Grosso, região Centro Oeste, e no Estado de Rondônia, região Norte.

Fonte: Heinemann e Sentelhas (2011).

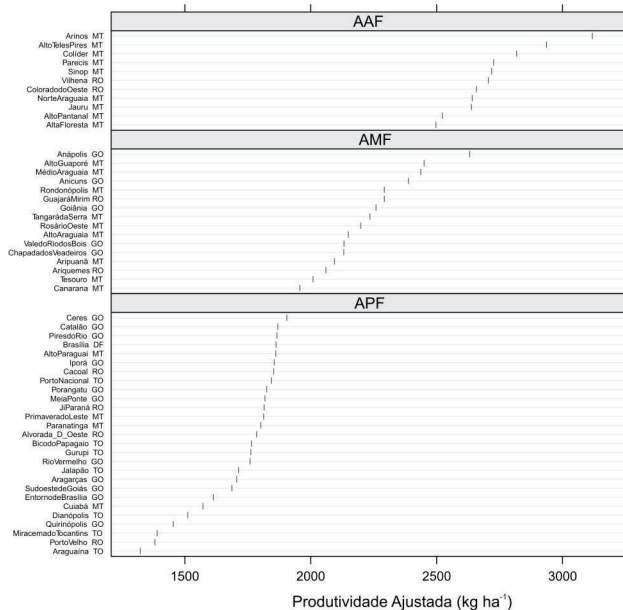


Figura 2. Produtividade média por microrregião para os diferentes ambientes de produção de arroz de terras altas. AAF - ambiente altamente favorável, AMF - ambiente mediamente favorável e APF - ambiente pouco favorável.

Fonte: Heinemann e Sentelhas (2011).

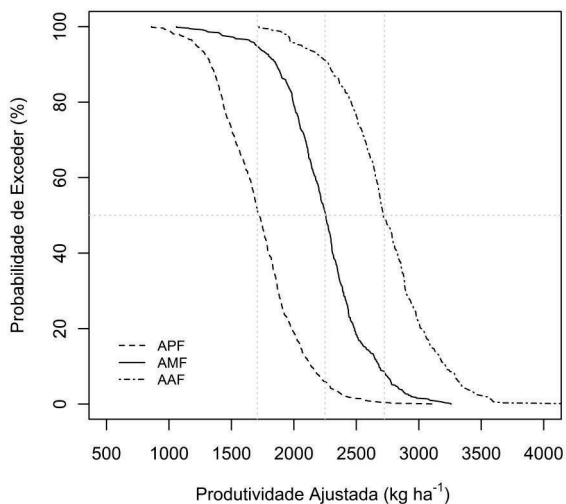


Figura 3. Probabilidade de exceder determinada produtividade para os ambientes AAF (ambiente altamente favorável), AMF (ambiente mediamente favorável) e APF (ambiente pouco favorável). Linha tracejada cinza ilustra a probabilidade de exceder 50% da produtividade nos três diferentes ambientes.

Impactos da deficiência hídrica na fisiologia da planta de arroz

Séculos de contínua seleção e esforços do programa de melhoramento de arroz em diferentes condições agroclimáticas levaram a uma evolução de cultivares para um amplo espectro de características agronômicas de interesse. Com foco na característica tolerância à deficiência hídrica, algumas cultivares tradicionais de arroz têm evoluído mecanismos que transmitem tolerância não só à deficiência hídrica como também a outros estresses abióticos tal como salinidade (PESSOA FILHO, 2008). Essas cultivares tradicionais tolerantes são excelentes fontes genéticas para tolerância ao estresse, mas pouco produtivos. Contrariamente, a maioria dos cultivares modernos de arroz é altamente produtiva, em condições ambientais ótimas (LENKA et al., 2011).

Tolerância à deficiência hídrica, baseada na concepção estabelecida pelos autores dessa revisão, é definida como a adaptação da planta à condição menos favorável de disponibilidade hídrica. Apesar de não existir tolerância absoluta à deficiência hídrica, sabe-se que a planta possui diferentes mecanismos que minimizam o efeito desse estresse sobre a sua produtividade.

As respostas da planta, sob períodos de deficiência hídrica, são complexas e caracterizam a multiplicidade de processos físicos, fisiológicos e bioquímicos (PANTUWAN et al., 2002; PRICE et al., 2002; VENUPRASAD et al., 2002; RANATHUNGE et al., 2004; HAZEN et al., 2005; PASSIOURA, 2006). Em termos morfo-fisiológicos, os principais processos afetados pelo estresse de deficiência hídrica são inibição ou redução do crescimento ocasionado pela redução/inibição da expansão celular; aumento da síntese de fitorreguladores, especialmente, o ácido abscísico (ABA), redução da perda de água (fechamento estomático), acúmulo de substâncias como, prolina, manitol, glicina-betaína e sorbitol para o ajustamento osmótico; proteção contra o dano oxidativo (elevada formação de espécies reativas de oxigênio); redução da taxa fotossintética, decréscimo no potencial hídrico; síntese de novas proteínas e mRNAs; prevenção da esterilidade do pólen e do aborto do embrião durante o florescimento;

alocação de grande parte do carbono fixado para os grãos (índice de colheita elevado) e extenso crescimento radicular (espessura, densidade e comprimento; habilidade de penetração e profundidade de enraizamento), resultando em plantas com maior relação raiz:parte aérea (YORDANOV et al., 2000; WANG et al., 2001; KOZLOWSKI; PALLARDY, 2002).

No caso do arroz, o aprofundamento, a espessura e a condutividade hidráulica do sistema radicular são características observadas em plantas que apresentaram um menor impacto sob deficiência hídrica (MCWILLIAM, 1989). As variedades de arroz de terras altas apresentam um sistema radicular mais fibroso, com raízes mais profundas, quando comparadas a variedades de arroz cultivadas em solos saturados (BLUM, 2005).

Em termos anatômicos, as adaptações incluem alterações em número e tamanho de folhas e/ou estômatos; acúmulo de ceras foliares estimulando o aumento da camada cuticular foliar, cujas funções múltiplas são regular a permeabilidade epidérmica e transpiração cuticular (SIEBER et al., 2000) e desenvolvimento acentuado das células do mesófilo paliçádico; devido a plasticidade anatômica, em que ocorrem mudanças na espessura de tecidos do limbo foliar que possibilitam uma melhor adaptabilidade a diferentes condições de estresse (ALVES et al., 2001). Essa vantagem adaptativa reduz o espaço de difusão de água, minimizando a transpiração (FAHN, 1977). Segundo Castro et al. (2005) e Melo et al. (2007), o aumento da proporção de aerênquima nas raízes de plantas sob regime de restrição hídrica tem sido relacionado com estratégia de proteção contra a perda de água das células do córtex para o solo.

Períodos de deficiência hídrica podem ocorrer em diferentes fases do ciclo fenológico da cultura. No estágio vegetativo da planta de arroz de terras altas ocorre, normalmente, enrolamento de folhas e, como consequência, redução do índice de área foliar, do peso da planta, do número de perfilhos e da produção de massa seca. Enquanto se a imposição da deficiência hídrica ocorrer no estágio reprodutivo,

problema comum nos ecossistemas de terras altas, o resultado é uma alta taxa de esterilidade da espiguetas (NDJIONDJOP et al., 2010). Segundo Novero et al. (1985), o atraso do florescimento e da maturação em plantas de arroz depende da intensidade e duração do período de estresse, tornando-se um importante determinante no rendimento de grão de arroz (PANTUWAN et al., 2002). Ekanayake et al. (1989) relataram que quando ocorre deficiência hídrica durante o estágio de desenvolvimento da panícula, a emergência da mesma fica comprometida e a antese é inibida. Assim, as espiguetas emergem lateralmente da bainha da folha não fertilizada, resultando em significativa redução do rendimento.

Há um expressivo consenso de que o estágio reprodutivo da planta de arroz é o mais sensível à deficiência hídrica (BLUM, 2009). Um completo entendimento das reais causas da esterilidade, afetada pela deficiência hídrica, ainda não está claro; contudo, existem características potencialmente importantes para melhorar a tolerância à deficiência hídrica no arroz de terras altas, tais como maior profundidade das raízes, aumento na resistência cuticular na superfície das espiguetas; maior taxa de ajustamento osmótico, acúmulo de solutos protetivos e mobilização de reservas no caule para enchimento do grão (BLUM, 2011).

Vários estudos buscam identificar características secundárias que poderiam ter influência na resposta de arroz ao estresse de restrição de água (BABU et al., 2003). Avaliações sobre morfologia radicular (ALI et al., 2000; QU et al., 2008) e ajuste osmótico (PRICE et al., 2002; LAFITTE et al., 2004), enrolamento foliar e condutância estomatal (KHOWAJA; PRICE, 2008) tentam identificar regiões genômicas associadas a características que na maioria das vezes refletem reações da planta para minimizar os efeitos do estresse. Nas duas últimas décadas observou-se um acúmulo de informações de mapa genômico do arroz, delimitando regiões responsáveis pelo controle da tolerância à deficiência hídrica. As evidências foram obtidas em diferentes cruzamentos entre variedades contrastantes para a capacidade de tolerar o estresse, através de avaliações em diferentes ambientes (RAY et al., 1996; NGUYEN et al., 1997; YADAV et al. 1997; ZHANG et al.,

2001; PRICE et al., 2002). Entretanto, a diversidade de ecossistemas afetados, a variabilidade da deficiência hídrica em termos de duração e severidade e a complexidade de respostas envolvidas na tolerância à deficiência hídrica requerem pesquisas estratégicas para priorizar e desenvolver abordagens ambiente-específico e estudos fisiológicos moleculares associados ao programa de melhoramento genético do arroz (NDJIONDJOP et al., 2010).

Perspectivas para mitigação do efeito da deficiência hídrica no arroz

Diferenças significativas de produtividade entre as diversas cultivares de arroz têm sido observadas em experimentos de campo sob diferentes regimes hídricos (O'TOOLE, 1982; FUKAI; COOPER, 1995). Em decorrência dessas observações, programas de melhoramento genético do arroz focam, como parte de seu portfólio, estudos que objetivam o incremento da tolerância e a redução dos impactos dos veranicos, visando o aumento da estabilidade de produção (O'TOOLE, 2004). Entretanto, quando se leva em consideração a complexidade da resposta da planta ao estresse, a qual é influenciada pela expressão coordenada e diferencial de uma rede de genes com funções associadas (GARG et al., 2002), o conhecimento sobre as bases fisiológica, bioquímica e genética das respostas das plantas ao estresse ainda é incompleto e tem limitado o progresso do melhoramento vegetal (BOYER, 1982; EPSTEIN; RAINS, 1987). Dentro dessa ótica, sabe-se que tanto a caracterização detalhada de parâmetros fenotípicos que realmente estejam associados a tolerância à deficiência hídrica quanto à identificação e compreensão dos mecanismos moleculares relacionados com a característica em questão são fundamentais para possibilitar uma ampla análise do genoma e, conseqüentemente, a incorporação desta característica em cultivares comerciais. Por isso, o estudo de tolerância à deficiência hídrica deve levar em consideração uma abordagem integrada que envolva fenotipagem em larga escala e áreas como genética molecular, genética quantitativa, fisiologia vegetal, biologia molecular, bioquímica entre outras, para o fornecimento de informações que ajudem na compreensão de mecanismos de controle sobre essa característica quantitativa e de adaptação das plantas à condição de baixa disponibilidade de água.

O arroz é considerado uma espécie modelo para estudos em monocotiledôneas, em paralelo à espécie *Arabidopsis thaliana* para dicotiledôneas, por ser uma espécie diplóide com o genoma relativamente pequeno (XU et al., 2005). O genoma do arroz é o menor entre as gramíneas de grande importância econômica (430 MB), como sorgo, milho, aveia, cevada e trigo (ARUMUGANATHAN; EARLE, 1991), com um número estimado de 46 a 56 mil genes para a subespécie *indica*, e de 32 a 50 mil genes para a subespécie *japonica* (MOORE et al., 1995). A região eucromática do seu genoma foi sequenciada por dois grupos distintos GOFF et al. (2002) e YU et al. (2002), o que constitui um marco científico na pesquisa de culturas de grande importância econômica.

Atualmente, existem bancos de dados que possuem uma razoável quantidade de informações genética e genômica sobre o arroz: <http://www.graminea.org> (JAISWAL et al., 2006); RiCES (Rice Cis-Element Search) – <http://hpc.irri.cgiar.org/tool/nias/ces> (DOI et al., 2008); <http://mpss.udel.edu/rice> (NOBUTA et al., 2007); <http://drtf.cbi.pku.edu.cn> (GAO et al., 2006), os quais permitem a busca, consulta e integração de dados em diversos aspectos; dentre eles citam-se sequência genômica, mapas genéticos, mapas de QTL (Quantitative Trait Locus), anotação de genes, mapeamento comparativo, identificação de elementos em regiões promotoras e famílias de fatores de transcrição; além de mapa de transcritos, que inclui um grande número de *ESTs* (*expressed sequence tags*) e um mapa físico e genético integrado (HAN; XUE, 2003). Diante dessa realidade, é esperado que a genômica funcional de plantas modelo, como o arroz, possa contribuir para o entendimento da base biológica, bem como da exploração da informação genômica para o desenvolvimento das culturas (XU et al., 2005).

Muitos dos genes induzidos pela deficiência hídrica são tidos como protetores das estruturas celulares e dos efeitos da perda de água (BRAY, 1997; SHEN et al., 1997), como por exemplo, os que expressam as proteínas Lea (Late Embryogenesis Abundant) (BOHNERT et al., 1995; ZHU et al., 1997), proteínas de choque térmico HSP (Heat Shock Proteins), proteínas responsáveis pela produção de osmólitos como prolina, glicina-betaína, manitol e inositol

(HARE & CRESS, 1997; SHEN et al., 1997), proteínas de canais de água (aquaporinas) (MAUREL et al., 1993; YAMADA et al., 1995), proteínas envolvidas na rota biossintética do ABA (BRAY, 1993; INGRAM; BARTELS, 1996) e proteínas associadas à produção de açúcares, como trealose e sacarose (MULLER et al., 1995; GODDIJN et al., 1997). Embora uma relevante quantidade de genes e proteínas estejam envolvidos na resposta da planta contra a deficiência hídrica (WANG et al., 2004; ZENG et al., 2006; BERNIER et al., 2008), os mecanismos de tolerância à deficiência hídrica ainda não são bem compreendidos.

No momento, é do conhecimento da comunidade científica que para uma planta ser tolerante a baixa disponibilidade hídrica, ela responde a essa condição por meio de uma rede complexa de vias metabólicas, as quais estão conectadas por uma cadeia de processos bioquímicos que incluem percepção de sinal, transdução de sinal e regulação da expressão gênica em padrões espaciais e temporais (GORANTLA et al., 2007). Os mais prováveis sensores primários de desidratação celular são *status* hídrico da célula, potencial de pressão, hormônios (particularmente, ABA) e funções das membranas celulares. O objetivo do trabalho de pesquisa, nessa área, é identificar múltiplos sinais de transdução entre percepção do estresse e a expressão gênica (Figura 4).

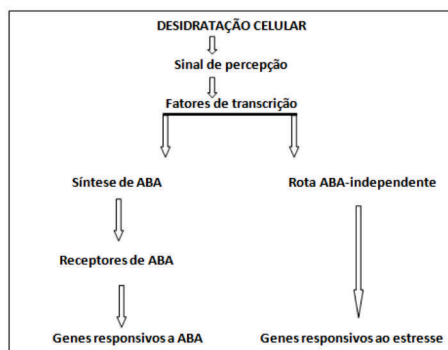


Figura 4. Esquema da percepção do estresse e resposta gênica em plantas.

Os dois caminhos metabólicos que podem transcrever a percepção do sinal do estresse são as rotas ABA-dependente e ABA-independente. Em ambas as vias, os produtos gênicos podem ser proteínas funcionais: aquaporinas, enzimas-chave no processo de desidratação, além de proteínas regulatórias, como as proteínas quinases. As respostas celulares frente a diferentes condições ambientais são traduzidas na expressão de uma cascata de genes e, algumas dessas respostas, são identificadas como adaptativas. Considerando a planta inteira, as repercussões importantes da deficiência hídrica são mediadas pelos efeitos da fenologia da planta, fase do desenvolvimento, crescimento, assimilação de carbono, partição de assimilados e processo reprodutivo. Esses, por sua vez, são responsáveis, em grande parte, pela variação no rendimento da cultura (BLUM, 2012).

A maioria dos estudos de genômica funcional em arroz utiliza-se de variedades de arroz irrigado (grupo *indica*) e, pouco se sabe sobre a expressão gênica em arroz de terras altas (grupo *japonica*). PESSOA FILHO (2008) obteve dados de sequência de DNA de regiões expressas do genoma do arroz de terras altas, através de sequenciamento e análise de *ESTs* de bibliotecas subtrativas de cDNA. Como resultado desse estudo, os produtos gênicos foram categorizados em dois grupos, em consonância com trabalhos recentes sobre análise de expressão gênica sob estresse abiótico em arroz e *Arabidopsis* (RABBANI et al., 2003; SHINOZAKI; YAMAGUCHI-SHINOZAKI, 2007). O primeiro grupo é constituído de unigenes cujos prováveis produtos se referem a proteínas funcionais na tolerância ao estresse de deficiência hídrica, como: proteínas induzidas por desidratação (proteína ERD1); inibidores de protease (multicistatina, precursor de prolamina e precursor de cistatina-1); aquaporinas; proteínas transportadoras de lipídeos e carboidratos; proteínas antioxidantes e genes envolvidos com degradação protéica. O segundo grupo consiste em unigenes cuja provável função é regulatória, atuando na transdução de sinal a partir da percepção do estresse e na regulação da expressão gênica direcionada ao estresse de deficiência hídrica. O estudo engloba também a descoberta de vários ativadores protéicos: fosfatase protéica tirosina/serina/treonina; ácido-púrpura-fosfatase; proteína com domínio

de proteína-quinase; proteína-quinase serina/treonina; proteínas sinalizadoras (calmodulina; proteína da família de motivo ligante a calmodulina e fosfolipase fosfonositídeo-específica C) e diversas famílias de fatores de transcrição.

Mediante tais informações, fica evidente que o desenvolvimento de novas cultivares tolerantes ao estresse é dificultado por fatores como a complexidade do controle genético das características de tolerância, o significativo efeito do ambiente na expressão dessas características, a baixa variabilidade genética do germoplasma comumente encontrado nos programas de melhoramento e a limitação na eficiência do processo de seleção de indivíduos superiores (CUSHMAN; BOHNERT, 2000).

O histórico de programas de seleção de genitores e melhoramento para tolerância à deficiência hídrica em arroz, no Brasil, iniciou-se na década de 70, sendo seu principal foco a caracterização morfológica de raízes, em experimentos sob condições de baixa disponibilidade hídrica. Nos anos 90, com a implementação de estudos em biotecnologia vegetal, na Embrapa Arroz e Feijão, vários projetos focados na associação genética e descoberta de novos genes, os quais se baseiam em estratégias da genômica estrutural e perfil de expressão gênica, foram concretizados. Recentemente, a genômica funcional, por meio da integração de estudos de análise de expressão diferencial de genes e rotas metabólicas, vem se estabelecendo e permeando estudos focados na identificação funcional de genes candidatos da planta de arroz de terras altas para tolerância à deficiência hídrica.

Em resumo, o debate multidisciplinar sobre os mecanismos de tolerância à deficiência hídrica e o seu controle genético, com o objetivo de alcançar uma compreensão mais holística do processo, é uma estratégia prioritária da instituição. Isso se justifica uma vez que estudos integrados para desenvolvimento de genótipos tolerantes à deficiência hídrica terão um impacto incalculável na agricultura no século XXI, pelo fato de o arroz ser considerado uma das principais fontes de alimento da metade da população do mundo e o seu cultivo em terras altas ser uma alternativa de produção mais sustentável.

Referências

ALI, M. L.; PATHAN, M. S.; ZHANG, J.; BAI, G.; SARKARUNG, S.; NGUYEN, H. T. Mapping QTLs for root traits in a recombinant inbred population from two indica ecotypes of rice. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 101, n. 5/6, p. 756–766, Oct. 2000.

ALVES, E. S., GIUSTI, P. M.; DOMINGOS, M.; SALDIVA, P. H. N.; GUIMARÃES, E. T.; LOBO, D. J. A. Estudo anatômico foliar do clone híbrido 4430 de *Tradescantia*: alterações decorrentes da poluição aérea urbana. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 24, n. 4, p. 567-576, dez. 2001.

ANTUNES, P. W. P. **Proteômica e peptidômica aplicadas ao estudo da defesa de plantas de tomate à injúria mecânica**. 2008. 99 p. Dissertação (Mestrado em Bioquímica Agrícola) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG.

ARUMUGANATHAN, K.; EARLE, E. D. Nuclear DNA content of some important plant species. **Plant Molecular Biology Reporter**, Athens, v. 9, n. 3, p. 208–218, 1991.

BABU, R. C.; NGUYEN, B. D.; CHAMARERK, V.; SHANMUGASUNDARAM, P.; CHEZHIAN, P.; JEYAPRAKASH, P.; GANESH, S. K.; PALCHAMY, A.; SADASIVAM, S.; SARKARUNG, S.; WADE, L. J.; NGUYEN, H. T. Genetic analysis of drought resistance in rice by molecular markers: association between secondary traits and field performance. **Crop Science**, Madison, v. 43, n. 4, p. 1457-1469, July/Aug. 2003.

BERNIER, J.; ATLIN, G. N.; SERRA, J. R.; KUMAR, A.; SPANER, D. Breeding upland rice for drought resistance. **Journal of the Science of Food and Agriculture**, London, v. 88, n. 6, p. 927–939, Apr. 2008.

BLUM, A. Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential - are they compatible, dissonant, or mutually exclusive? **Australian Journal of Agricultural Research**, Victoria, v. 56, n. 11, p. 1159–1168, 2005.

BLUM, A. **Drought stress and its impact**. Disponível em: <http://www.plantstress.com/Articles/drought_i/drought_i.htm#Nature_of_stress>. Acesso em: 16 mar. 2012.

BLUM, A. Effective use of water (EUW) and not water-use efficiency (WUE) is the target of crop yield improvement under drought stress. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 112, n. 2/3, p. 119–123, June 2009.

BLUM, A. **The mitigation of drought stress**: breeding for drought resistance – some principles. Disponível em: <http://www.plantstress.com/Articles/drought_m/drought_m.htm#Breeding_resistance>. Acesso em: 20 dez. 2011.

BOHNERT, H. J.; NELSON, D. E.; JENSEN, R. G. Adaptations to environmental stresses. **The Plant Cell**, Rockville, v. 7, n. 7, p. 1099-1111, July 1995.

BOYER, J. S. Plant productivity and environment. **Science**, Washington, v. 218, n. 4571, p. 443–448, Oct. 1982.

BRAY, E. A. Molecular responses to water deficit. **Plant Physiology**, Minneapolis, v. 103, n. 4, p. 1035-1040, Dec. 1993.

BRAY, E. A. Plant responses to water deficit. **Trends in Plant Science**, Oxford, v. 2, p. 48-54, Feb. 1997.

CASTRO, E. M. de; PINTO, J. E. B. P.; MELO, H. C. de; SOARES, A. M.; ALVARENGA, A. A. de; LIMA JÚNIOR, E. de C. Aspectos anatômicos e fisiológicos de plantas de guaco submetidas a diferentes fotoperíodos. **Horticultura Brasileira**, Brasília, DF, v. 23, n. 3, p. 846-850, jul./set. 2005.

CUSHAMN, J. C.; BOHNERT, H. J. Genomic approaches to plant stress tolerance. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 3, n. 2, p. 117–124, Apr. 2000.

DECONTO, J. G. (Coord.). **Aquecimento global e a nova geografia da produção agrícola no Brasil**. [Brasília, DF]: Embrapa; [Campinas]: Unicamp, 2008. 82 p.

DOI, K.; HOSAKA, A.; NAGATA, T.; SATOH, K.; SUZUKI, K.; MAULEON, R.; MENDOZA, M. J.; BRUSKIEWICH, R.; KIKUCHI, S. Development of a novel data mining tool to find cis-elements in rice gene promoter regions. **BMC Plant Biology**, v. 8, n. 20, Feb. 2008.

EKANAYAKE, J. J.; DE DATTA, S. K.; STEPONKUS, P. I. Spikelet sterility and flowering response on rice water stress at anthesis. **Annals of Botany**, London, v. 63, n. 2, p. 257–264, Feb. 1989.

EMBRAPA ARROZ E FEIJÃO. **Dados conjunturais do arroz (área, produção e rendimento) Brasil – 1986 a 2010**. Disponível em: <<http://www.cnpaf.embrapa.br/apps/socioeconomia/index.htm>>. Acesso em: 30 jan. 2012.

EPSTEIN, E.; RAINS, D. W. Advances in salt tolerance. **Plant and Soil**, The Hague, v. 99, n. 1, p. 17-29, 1987.

FAHN, A. **Plant anatomy**. Oxford: Pergamon, 1977. 611 p.

FUKAI, S.; COOPER, M. Development of drought-resistant cultivars using physio-morphological traits in rice. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 40, n. 2, p. 67-86, Feb. 1995.

GAO, H. C.; YANG, Z. M. K.; WU, L.; THOMPSON, D. K.; ZHOU, J. Z. Global transcriptome analysis of the cold shock response of *Shewanella oneidensis* MR-1 and mutational analysis of its classical cold shock proteins. **Journal of Bacteriology**, Washington, v. 188, n. 12, p. 4560-4569, June 2006.

GARG, A. K.; KIM, J. K.; OWENS, T. G.; RANWALA, A. P.; CHOI, Y. D.; KOCHIAN, L. V.; WU, R. J. Trehalose accumulation in rice plants confers high tolerance levels to different abiotic stresses. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, v. 99, n. 25, p. 15898-15903, Dec. 2002.

GODDIJN, O. J. M.; VERWOERD, T. C.; VOOGD, E.; KRUTWAGEN, R. W.; DEGRAAF, P. T.; VANDUN, K.; POELS, J.; PONSTEIN, A. S.; DAMM, B.; PEN, J. Inhibition of trehalase activity enhances trehalose accumulation in transgenic plants. **Plant Physiology**, Minneapolis, v. 113, p. 1, p. 181-190, Jan. 1997.

GOFF, S. A.; RICKE, D.; LAN, T. H.; PRESTING, G.; WANG, R.; DUNN, M.; GLAZEBROOK, J.; SESSIONS, A.; OELLER, P.; VARMA, H.; HADLEY, D.; HUTCHISON, D.; MARTIN, C.; KATAGIRI, F.; LANGE, B. M.; MOUGHAMER, T.; XIA, Y.; BUDWORTH, P.; ZHONG, J.; MIGUEL, T.; PASZKOWSKI, U.; ZHANG, S.; COLBERT, M.; SUN, W. L.; CHEN, L.; COOPER, B.; PARK, S.; WOOD, T. C.; MAO, L.; QUAIL, P.; WING, R.; DEAN, R.; YU, Y.; ZHARKIKH, A.; SHEN, R.; SAHASRABUDHE, S.; THOMAS, A.; CANNINGS, R.; GUTIN, A.; PRUSS, D.; REID, J.; TAVTIGIAN, S.; MITCHELL, J.; ELDREDGE, G.; SCHOLL, T.; MILLER, R. M.; BHATNAGAR, S.; ADEY, N.; RUBANO, T.; TUSNEEM, N.; ROBINSON, R.; FELDHaus, J.; MACALMA, T.; OLIPHANT, A.; BRIGGS, S. A draft sequence of the rice genome (*Oryza sativa* L. ssp. japonica). **Science**, Washington, v. 296, n. 5565, p. 92-100, Apr. 2002.

GORANTLA, M.; BABU, P. R.; LACHAGARI, V. B. R.; REDDY, A. M. M.; WUSIRIKA, R.; BENNETZEN, J. L.; REDDY, A. R. Identification of stress-responsive genes in an indica rice (*Oryza sativa* L.) using ESTs generated from drought-stressed seedlings. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 58, n. 2, p. 253–265, Jan. 2007.

GUIMARÃES, C. M.; SANTOS, A. B. dos; MAGALHÃES JÚNIOR, A. M. de; STONE, L. F. Sistemas de cultivo. 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. 53-96.

HAN, B.; XUE, Y. Genome-wide intraspecific DNA-sequence variations in rice. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 6, n. 2, p. 134–138, Apr. 2003.

HARE, P. D.; CRESS, W. A. Metabolic implications of stress-induced proline accumulation in plants. **Plant Growth Regulation**, Dordrecht, v. 21, n. 2, p. 79-102, Feb. 1997.

HAZEN, S. P.; PATHAN, M. S.; SANCHEZ, A.; BAXTER, I.; DUNN, M.; ESTES, B.; CHANG, H-S.; ZHU, T.; KREPS, J. A.; NGUYEN, H. T. Expression profiling of rice segregating for drought tolerance QTLs using a rice genome array. **Functional and Integrative Genomics**, Berlin, v. 5, n. 2, p. 104–116, Apr. 2005.

HEINEMANN, A. B.; SENTELHAS, P. C. Environmental group identification for upland rice production in central Brazil. **Scientia Agrícola**, Piracicaba, v. 68, n. 5, p. 540-547, set./out. 2011.

HEINEMANN, A. B.; DINGKUHN, M.; LUQUET, D.; COMBRES, J. C.; CHAPMAN, S. Characterization of drought stress environments for upland rice and maize in central Brazil. **Euphytica**, Wageningen, v. 162, n. 3, p. 395-410, Aug. 2008.

HEINEMANN, A. B.; STONE, L. F.; SILVA, S. C. da. Arroz. In: MONTEIRO, J. E. B. A. (Org.). **Agrometeorologia dos cultivos: o fator meteorológico na produção agrícola**. Brasília, DF: INMET, 2009. p. 63-79.

INGRAM J.; BARTELS, D. The molecular basis of dehydration tolerance in plants. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, Palo Alto, v. 47, p. 377-403, 1996.

JAISWAL, P.; NI, J. J.; YAP, I.; WARE, D.; SPOONER, W.; YOUENS-CLARK, K.; REN, L. Y.; LIANG, C. Z.; ZHAO, W.; RATNAPU, K.; FAGA, B.; CANARAN, P.; FOGLEMAN, M.; HEBBARD, C.; AVRAHAM, S.; SCHMIDT, S.; CASSTEVENS, T. M.; BUCKLER, E. S.; STEIN, L.; McCOUCH, S. Gramene: a bird's eye view of cereal genomes. **Nucleic Acids Research**, Oxford, v. 34, n.esp., p. D717-723, Jan. 2006.

KHOWAJA, F. S.; PRICE, A. H. QTL mapping rolling, stomatal conductance and dimension traits of excised leaves in the Bala x Azucena recombinant inbred population of rice. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 106, n. 3, p. 248–257, Mar. 2008.

KOZLOWSKI, T. T.; PALLARDY, S. G. Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses. **Botanical Review**, Bronx, v. 68, n. 2, p. 270-334, Apr./June 2002.

LAFITTE, H. R.; PRICE, A. H.; COURTOIS, B. Yield response to water deficit in an upland rice mapping population: associations among traits and genetic markers. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 109, n. 6, p. 1237–1246, Oct. 2004.

LENKA, S. K.; KATIYAR, A.; CHINNUSAMY, V.; BANSAL, K. C. Comparative analysis of drought-responsive transcriptome in Indica rice genotypes with contrasting drought tolerance. **Plant Biotechnology Journal**, Oxford, v. 9, n. 3, p. 315–327, Apr. 2011.

MAUREL, C.; REIZER, J.; SCHROEDER, J. I.; CHRISPEELS, M. J. The vacuolar membrane-protein gamma-TIP creates water specific channels in *Xenopus oocytes*. **EMBO Journal**, Oxford, v. 12, n. 6, p. 2241-2247, June 1993.

MCWILLIAM, J. R. The dimension of drought. In: BAKER, F. W. G. (Ed.). **Drought resistance in cereals**. Wallingford: CAB International, 1989. p. 1-11.

MELO, H. C.; CASTRO, E. M.; SOARES, A. M.; MELO, L. A.; ALVES, J. D. Alterações anatômicas e fisiológicas em *Setaria anceps Stapf ex Massey* e *Paspalum paniculatum* L. sob condições de déficit hídrico. **Hoehnea**, São Paulo, v. 34, n. 2, p. 145-153, 2007.

MOORE, G.; DEVOS, K. M.; WANG, Z.; GALE, M. D. Cereal genome evolution. Grasses, line up and form a circle. **Current Biology**, London, v. 5, n. 7, p. 737-739, July 1995.

MULLER, J.; BOLLER, T.; WIEMKEN, A. Trehalose and trehalase in plants: recent developments. **Plant Science**, Limerick, v. 112, n. 1, p. 1-9, Nov. 1995.

NDJIONDJOP, M. N.; MANNEH, B.; CISSOKO, M.; DRAME, N. K.; KAKAI, R. G.; BOCCO, R.; BAIMEY, H.; WOPEREIS, M. Drought resistance in an interspecific backcross population of rice (*Oryza* spp.) derived from the cross WAB-56-104 (*O. sativa*) x CG14 (*O. glaberrima*). **Plant Science**, Limerick, v. 179, n. 4, p. 364-373, Oct. 2010.

NGUYEN, H. T.; BABU, R. C.; BLUM, A. Breeding for drought resistance in rice: physiology and molecular genetics considerations. **Crop Science**, Madison, v. 37, n. 5, p. 1426-1434, Sept./Oct. 1997.

NOBUTA, K.; VENU, R. C.; LU, C.; BELO, A.; VEMARAJU, K.; KULKARNI, K.; WANG, W.; PILLAY, M.; GREEN, P. J.; WANG, G. L. An expression atlas of rice mRNAs and small RNAs. **Nature Biotechnology**, New York, v. 25, n. 4, p. 473-477, Apr. 2007.

NOVERO, R. P.; O'TOOLE, J. C.; CRUZ, R. T.; GARRITY, D. P. Leaf water potential, crop growth response, and microclimate of dryland rice under line source sprinkler irrigation. **Agricultural and Forest Meteorology**, Amsterdam, v. 35, n. 1/4, p. 71-82, 1985.

O'TOOLE, J. C. Adaptation fo rice to drought-prone environment. In: INTERNATIONAL RICE RESEARCH INSTITUTE. **Drought resistance in crops with emphasis on rice**. Los Baños, 1982. p. 195-213.

O'TOOLE, J. C. Rice and water: the final frontier. In: INTERNATIONAL CONFERENCE ON RICE FOR THE FUTURE, 1., 2004, Bangkok. **Proceedings**. Disponível em: <<http://www.rockefellerfoundation.org/uploads/files/eb340972-20ac-4806-9862-f624686dbb48.pdf>>. Acesso em: 10 mar. 2012.

PANTUWAN, G.; FUKAI, S.; COOPER, M.; RAJATASEREEKUL, S.; O'TOOLE, J. C. Yield response of rice (*Oryza sativa* L.) genotypes to drought under rainfed lowlands: 2. Selection of drought resistant genotypes. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 73, n. 2/3, p. 169–180, Jan. 2002.

PASSIOURA, J. Increasing crop productivity when water is scarce—from-breeding to field management. **Agricultural Water Management**, Amsterdam, v. 80, n. 1/3, p. 176–196, Feb. 2006.

PESSOA FILHO, M. A. C. de P. **Identificação de regiões genômicas associadas ao controle de tolerância à seca em variedades tradicionais de arroz de sequeiro (*Oryza sativa* spp. japonica)**. 2008. 249 f. Tese (Doutorado em Biologia Molecular) – Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília, Brasília, DF.

PINHEIRO, B. da S. Integrating selection for drought tolerance into a breeding program: the Brazilian experience. In: FISCHER, K. S.; LAFITTE, R.; FUKAI, S.; ATLIN, G.; HARDY, B. (Ed.). **Breeding rice for drought-prone environments**. Los Baños: International Rice Research Institute, 2003. p. 75-83.

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

QU, Y.; MU, P.; ZHANG, H.; CHEN, C. Y.; GAO, Y.; TIAN, Y.; WEN, F.; LI, Z. Mapping QTLs of root morphological traits at different growth stages in rice. **Genetica**, Dordrecht, v. 133, n. 2, p. 187–200, June 2008.

RABBANI, M. A.; KYONOSHIN, M.; 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**, Minneapolis, v. 133, n. 4, p. 1755–1767, Dec. 2003.

RANATHUNGE, K.; KOTULA, L.; STEUDLE, E.; LAFITTE, H. R. Water permeability and reflection coefficient of the outer part of young rice roots are differently affected by closure of water channels (aquaporins) or blockage of apoplastic pores. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 55, n. 396, p. 433–447, Feb. 2004.

RAY, J. D.; YU, L.; MCCOUCH, S. R.; CHAMPOUX, M. C.; WANG, G.; NGUYEN, H. Mapping quantitative trait loci associated with root penetration ability in rice (*Oryza sativa* L.). **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 92, n. 6, p. 627–636, May 1996.

SHEN, B.; JENSON, R. G.; BOHNERT, H. J. Mannitol protects against oxidation by hydroxyl radicals. **Plant Physiology**, Minneapolis, v. 115, n. 2, p. 527–532, Oct. 1997.

SHINOZAKI, K.; YAMAGUCHI-SHINOZAKI, K. Gene networks involved in drought stress response and tolerance. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 58, n. 2, p. 221–227, Jan. 2007.

SIEBER, P.; SCHORDERET, M.; RYSER, U.; BUCHALA, A.; KOLATTUKUDY, P.; METRAUX, J. P.; NAWRATH, C. Transgenic *Arabidopsis* plants expressing a fungal cutinase show alterations in the structure and properties of the cuticle and postgenital organ fusions. **The Plant Cell**, Rockville, v. 12, n. 5, p. 721–737, May 2000.

VENUPRASAD, R.; SHASHIDHAR, H. E.; HITTALMANI, S.; HEMAMALINI, G. S. Tagging quantitative trait loci associated with grain yield and root morphological traits in rice (*Oryza sativa* L.) under contrasting moisture regimes. **Euphytica**, Wageningen, v. 128, n. 3, p. 293–300, 2002.

WANG, H.; HUANG, Z. J.; CHEN, Q.; ZHANG, Z. J.; ZHANG, H. B.; WU, Y. M. Ecotip overexpression of tomato JERF3 in tobacco activates downstream gene expression and enhances salt tolerance. **Plant Molecular Biology**, Dordrecht, v. 55, n. 2, p. 183–192, May 2004.

WANG, W. X.; VINOCUR, P.; SHOSEYOV, O.; ALTMAN, A. Biotechnology of plant osmotic stress tolerance: physiological and molecular considerations. **Acta Horticulturae**, The Hague, v. 560, p. 285-292, 2001.

XU, Y. B.; McCOUCH, S. R.; ZHANG, Q. F. How can we use genomics to improve cereals with rice as a reference genome? **Plant Molecular Biology**, Dordrecht, v. 59, n. 1, p. 7-26, Sept. 2005.

YADAV, R.; COURTOIS, B.; HUANG, N.; McLAREN, G. Mapping genes controlling root morphology and root distribution in a doubled-haploid population of rice. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 94, n. 5, p. 619- 632, Apr. 1997.

YAMADA, S.; KATSUHARA, M.; KELLY, W. B.; MICHALOWSKI, C. B.; BOHNERT, H. J. A family of transcripts encoding water channels proteins - tissue-specific expression in the common ice plant. **The Plant Cell**, Rockville, v. 7, n. 8, p. 1107-1112, Aug. 1995.

YORDANOV, I.; VELIKOVA, V.; TSONEV, T. Plant responses to drought, acclimation, and stress tolerance. **Photosynthetica**, Prague, v. 38, n. 2, p. 171-186, 2000.

YU, J.; HU, S.; WANG, J.; WONG, G. K. S.; LI, S.; LIU, B.; DENG, Y.; DAI, L.; ZHOU, Y.; ZHANG, X.; CAO, M.; LIU, J.; SUN, J.; TANG, J.; CHEN, Y.; HUANG, X.; LIN, W.; YE, C.; TONG, W.; CONG, L.; GENG, J.; HAN, Y.; LI, L.; LI, W.; HU, G.; HUANG, X.; LI, W.; LI, J.; LIU, Z.; LI, L.; LIU, J.; QI, Q.; LIU, J.; LI, L.; LI, T.; WANG, X.; LU, H.; WU, T.; ZHU, M.; NI, P.; HAN, H.; DONG, W.; REN, X.; FENG, X.; CUI, P.; LI, X.; WANG, H.; XU, X.; ZHAI, W.; XU, Z.; ZHANG, J.; HE, S.; ZHANG, J.; XU, J.; ZHANG, K.; ZHENG, X.; DONG, J.; ZENG, W.; TAO, L.; YE, J.; TAN, J.; REN, X.; CHEN, X.; HE, J.; LIU, D.; TIAN, W.; TIAN, C.; XIA, H.; BAO, Q.; LI, G.; GAO, H.; CAO, T.; WANG, J.; ZHAO, W.; LI, P.; CHEN, W.; WANG, X.; ZHANG, Y.; HU, J.; WANG, J.; LIU, S.; YANG, J.; ZHANG, G.; XIONG, Y.; LI, Z.; MAO, L.; ZHOU, C.; ZHU, Z.; CHEN, R.; HAO, B.; ZHENG, W.; CHEN, S.; GUO, W.; LI, G.; LIU, S.; TAO, M.; WANG, J.; ZHU, L.; YUAN, L.; YANG, H. M. A draft sequence of the rice genome (*Oryza sativa* L. ssp. indica). **Science**, Washington, v. 296, n. 5565, p. 79-92, Apr. 2002.

ZENG, H.; ZHONG, Y.; LUO, L. Drought tolerance genes in rice.

Functional and Integrative Genomics, Berlin, v. 6, n. 4, p. 338–341, Oct. 2006.

ZHANG, J.; ZHENG, H. G.; AARTI, A.; PANTUWAN, G.; NGUYEN, T. T. Locating genomic regions associated with components of drought resistance in rice: comparative mapping withing and across species.

Theoretical and Applied Genetics, Berlin, v. 103, n. 1, p. 19–29, July 2001.

ZHU, J. K.; HASEGAWA, P. M.; BRESSAN, R. A. Molecular aspects of osmotic stress in plants. **Critical Review in Plant Science**, Boca Raton, v. 16, n. 3, p. 253-277, 1997.