



UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO
UNIDADE ACADÊMICA DE SERRA TALHADA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM PRODUÇÃO VEGETAL

TÂNIA DA SILVA SIQUEIRA

**Efeitos transitórios e permanentes da concentração elevada de CO₂ para a
resistência ao estresse salino no ciclo de vida de plantas de arroz**

Serra Talhada

2025

TÂNIA DA SILVA SIQUEIRA

**Efeitos transitórios e permanentes da concentração elevada de CO₂ para a
resistência ao estresse salino no ciclo de vida de plantas de arroz**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para obtenção do título de mestre em Produção Vegetal.

Orientador (a): Sérgio Luiz Ferreira da Silva

Coorientador(a): Hugo Rafael Bentzen Santos

Serra Talhada

2025

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação Sistema
Integrado de Bibliotecas da UFRPE
Bibliotecário: Israel Lacerda do Nascimento – CRB - 42317

S618e Siqueira, Tânia da Silva

Efeitos transitórios e permanentes da concentração elevada de CO₂ para a resistência ao estresse salino no ciclo de vida de plantas de arroz / Tânia da Silva Siqueira. – Serra Talhada, 2025.
117 f. il.

Orientador (a): Sérgio Luiz Ferreira da Silva.
Coorientador (a): Hugo Rafael Bentzen Santos.

Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal Rural de Pernambuco, Unidade Acadêmica Serra Talhada - UAST, Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal, Serra Talhada, PE-BR, 2025.

Inclui referências.

1. Botânica. 2. Arroz - Cultivo. 3. Dióxido de carbono. 4. Solos - Teor de sódio. 5. Fertilização de plantas. I. Silva, Sérgio Luiz Ferreira da, orient. II. Santos, Hugo Rafael Bentzen, coorient. III. Título.

CDD 580

TÂNIA DA SILVA SIQUEIRA

**Efeitos transitórios e permanentes da concentração elevada de CO₂ para a
resistência ao estresse salino no ciclo de vida de plantas de arroz**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em produção vegetal da Universidade Federal Rural de Pernambuco, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em produção vegetal.

Aprovado (a) em: 21 / 08 / 2025.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Sérgio Luiz Ferreira da Silva (Orientador)
Universidade Federal Rural de Pernambuco

Prof. Dr. Eduardo Soares de Souza (Examinador Interno)
Universidade Federal Rural de Pernambuco

Dr. José Nildo Tabosa (Examinadora Externo)
Instituto Agrônômico de Pernambuco

A Deus, fonte de infinita sabedoria e bondade, e aos meus pais, João e Antônia, dedico.

AGRADECIMENTOS

A Deus, pelo dom da vida, pela força nos momentos desafiadores e pela luz que guiou cada passo desta caminhada.

À Universidade Federal Rural de Pernambuco - Unidade Acadêmica de Serra Talhada, por acolher minha formação acadêmica e oferecer os meios necessários para o desenvolvimento deste trabalho.

Ao Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal, pelo apoio essencial à realização desta pesquisa.

À CAPES, pelo apoio financeiro por meio da concessão da bolsa.

Ao professor Sérgio Luiz, por toda a orientação prestada, pelos ensinamentos compartilhados ao longo da trajetória, pela paciência, incentivo e confiança.

A todos os servidores da universidade — professores, técnicos e demais colaboradores — que, direta ou indiretamente, contribuíram para a realização desta pesquisa e para a construção do meu caminho acadêmico.

Aos amigos que estiveram presentes, oferecendo apoio, incentivo e ajuda prática em diversos momentos deste percurso.

A cada um, minha mais sincera gratidão!

Jeremias 17:7-8

"Bendito o homem que confia no Senhor, e cuja confiança é o Senhor. Porque será como a árvore plantada junto às águas, que estende as suas raízes para o ribeiro, e não verá quando vem o calor, mas a sua folha fica verde, e no ano de sequeidão não se afadiga, nem deixa de dar fruto."

Resumo: A fertilização com CO₂ elevado pode mitigar os efeitos deletérios do estresse salino em plantas de arroz. Contudo, requer exposições contínuas, o que levanta a hipótese de que a concentração elevada de CO₂ na germinação/crescimento inicial atenua o estresse salino estimulando a fotossíntese e o crescimento em arroz, com potenciais efeitos permanentes no ciclo da planta. Com isso, objetivou-se investigar os efeitos benéficos da concentração elevada de CO₂ nas fases iniciais, na proteção da atividade fotossintética, toxicidade iônica e danos oxidativos associados ao melhor crescimento e produção de grãos em plantas de arroz submetidas ao estresse salino. Para verificação dos objetivos propostos foram realizados dois experimentos sequenciais, conduzidos na Programa de Pós-graduação em produção Vegetal da Universidade Federal Rural de Pernambuco, na Unidade Acadêmica de Serra Talhada, Semiárido brasileiro, no ano de 2024. O Experimento 1 incluiu cinco tratamentos: Referência (CO₂ ambiente, 400 ppm); Indução com CO₂ (CO₂ elevado, 800 ppm, por 20 dias); Recuperação de CO₂ (CO₂ elevado por 20 dias, seguido de 400 ppm por 20 dias); Salinidade + CO₂ elevado (salinidade com CO₂ elevado por 20 dias); Salinidade + remoção de CO₂ (salinidade com CO₂ elevado, seguido de remoção do CO₂ elevado). Foram investigados parâmetros fisiológicos e bioquímicos. O aumento da fertilização com CO₂ elevado mitigou os efeitos deletérios da salinidade nas trocas gasosas, na eficiência fotoquímica e nos parâmetros bioquímicos das plantas de arroz. Assim como reduziu a toxicidade iônica e os danos oxidativos. A exposição transitória ao CO₂ elevado ativou mecanismos de memória fisiológica que beneficiaram em ocasiões posteriores ao fornecimento, mesmo na presença de estresse salino, os teores de carboidratos, a taxa máxima de carboxilação da rubisco e a proteção enzimática. A concentração de potássio manteve-se estável mesmo frente ao aumento da concentração de sódio. Os efeitos observados indicam que houve ativação de memória fisiológica em função da fertilização prévia com CO₂ elevado, revelando o potencial do CO₂ como agente de priming fisiológico. Essas constatações permitem compreender a importância da fertilização com CO₂ elevado na ativação de memória fisiológica em plantas, frente a estresses abióticos. O experimento 2 foi conduzido sob delineamento inteiramente casualizado (DIC) em fatorial 2 x 2: duas doses de NaCl (0 e 80 mM) e duas concentrações de CO₂ (ambiente - 420 ppm e elevada - 800 ppm), com cinco repetições. As sementes de arroz (*Oryza sativa*) da variedade São Francisco foram germinadas e crescidas em câmara de crescimento (FITOTRON) até os 40 dias após a germinação, posteriormente foram levadas a casa de vegetação onde permaneceram até o final do ciclo. Foram mensurados indicadores de atividade fotoquímica e trocas gasosas, teores de amônio, sódio, potássio, cloreto, proteínas, carboidratos e atividade enzimática. Os dados foram submetidos a análise de variância e teste de tukey a 5%. A fertilização com CO₂ elevado (800 ppm) quando aplicada apenas nas fases iniciais do desenvolvimento de plantas de arroz promoveu benefícios fisiológicos duradouros, verificados no final do ciclo das plantas. Foram observados: menor teor de Na⁺ e Cl⁻ e melhor relação K⁺/Na⁺ foliares, associado a estímulos da fotossíntese (A) e dado alto CO₂ ao final do ciclo foram associados a menores danos oxidativos (teor de TBARS) e aparente fotorrespiração (teor de NH₄⁺), maior eficiência de uso de água (Razão A/gS) e maior síntese de carboidratos. Em conjunto, esse estudo evidencia o potencial de utilização do alto CO₂ como um estimulante na atenuação do estresse salino em plantas de arroz quando aplicado apenas na fase de produção das mudas, a serem implantadas no campo.

Palavras-chave: Elevado CO₂; Toxicidade iônica; Fotossíntese; *Oryza sativa*; Salinidade;

Abstract: Elevated CO₂ fertilization can mitigate the deleterious effects of salt stress in rice plants. However, it requires continuous exposure, raising the hypothesis that elevated CO₂ concentration during germination/early growth attenuates salt stress by stimulating photosynthesis and growth in rice, with potential permanent effects throughout the plant cycle. Therefore, the objective was to investigate the beneficial effects of elevated CO₂ concentration during the initial stages, on the protection of photosynthetic activity, ionic toxicity, and oxidative damage, associated with improved growth and grain yield in rice plants subjected to salt stress. To verify the proposed objectives, two sequential experiments were carried out in the Graduate Program in Plant Production at the Federal Rural University of Pernambuco, Academic Unit of Serra Talhada, Brazilian Semiarid, in 2024. Experiment 1 consisted of five treatments: Reference (plants grown under ambient CO₂ – 400 ppm); CO₂ Induction (plants acclimated to elevated CO₂ – 800 ppm for 20 days); CO₂ Recovery (plants exposed to elevated CO₂ followed by recovery at 400 ppm for 20 days); Salinity + CO₂ Induction (plants under salinity exposed to elevated CO₂ for 20 days); Salinity + CO₂ Removal (plants under salinity exposed to elevated CO₂ followed by removal to ambient CO₂). Physiological and biochemical parameters were investigated. Elevated CO₂ fertilization mitigated the deleterious effects of salinity on gas exchange, photochemical efficiency, and the biochemical parameters evaluated, as well as reduced ionic toxicity and oxidative damage. Transient exposure to elevated CO₂ activated mechanisms of physiological memory that benefited plants in subsequent stages, even under salt stress, including carbohydrate contents, the maximum carboxylation rate of Rubisco, and enzymatic protection. Potassium concentration remained stable despite the increase in sodium concentration. The observed effects indicate that physiological memory was activated by prior fertilization with elevated CO₂, revealing the potential of CO₂ as a physiological priming agent. These findings highlight the importance of elevated CO₂ fertilization in the activation of physiological memory in plants under abiotic stress. Experiment 2 was conducted in a completely randomized design (CRD) in a 2 × 2 factorial arrangement: two NaCl doses (0 and 80 mM) and two CO₂ concentrations (ambient – 420 ppm and elevated – 800 ppm), with five replicates. Rice seeds (*Oryza sativa*), cultivar São Francisco, were germinated and grown in a growth chamber (FITOTRON) until 40 days after germination, and subsequently transferred to a greenhouse where they remained until the end of the cycle. Indicators of photochemical activity and gas exchange, as well as ammonium, sodium, potassium, chloride, protein, carbohydrate contents, and enzymatic activity were measured. Data were subjected to analysis of variance and Tukey's test at 5%. Elevated CO₂ fertilization (800 ppm), when applied only during the early developmental stages of rice plants, promoted lasting physiological benefits verified at the end of the plant cycle. Observed effects included lower Na⁺ and Cl⁻ contents and improved leaf K⁺/Na⁺ ratio, associated with photosynthetic stimulation (A), and under elevated CO₂ at the end of the cycle, reduced oxidative damage (TBARS content), apparent photorespiration (NH₄⁺ content), higher water use efficiency (A/gs ratio), and greater carbohydrate synthesis. Taken together, this study demonstrates the potential of elevated CO₂ as a stimulant to mitigate salt stress in rice plants when applied only during the seedling production phase, prior to field establishment.

Keywords: High CO₂; Ionic toxicity; Photosynthesis; *Oryza sativa*; Salinity;

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 Esquema representativo de efeitos do estresse salino relativos à indução de fechamento estomático com restrição da assimilação de carbono, associado a potencial geração de espécies reativas do oxigênio (EROs) e danos oxidativos em plantas de arroz. Fonte: Autor (2025). ..20

Figura 2 Representação esquemática da atuação do CO₂ elevado na redução da fotorrespiração frente ao estresse salino. Fonte: Autor (2025).....22

Figura 3 Desenho experimental mostrando a condução das plantas desde o semeio até a aplicação dos tratamentos de referência e de salinidade, associada às fases de indução e de recuperação do elevado CO₂. Durante a germinação (10 d) a umidade do substrato foi mantida com água destilada, seguida da aplicação de solução nutritiva diluída (1/2) por 50 dias sob CO₂ ambiente (400 ppm). Seta azul indicando o momento da amostragem para o tratamento de referência.45

Figura 4 Curvas de fotossíntese líquida - P_N (A-D), condutância estomática - g_s (B-E) e concentração intercelular de CO₂ - C_i (C-F) em resposta a aumentos da concentração de CO₂ e densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF) em plantas de arroz submetidas a tratamentos de: Referência (plantas crescidas sob CO₂ ambiente – 400 ppm); Indução com CO₂ (plantas expostas a CO₂ elevado por 20 dias); Recuperação do CO₂ (expostas ao elevado CO₂ seguido da recuperação por 20 dias); Salinidade + indução com CO₂ (sob salinidade expostas ao elevado CO₂ por 20 dias); Salinidade + remoção do CO₂ (sob salinidade expostas ao CO₂ elevado seguido da remoção do elevado CO₂ por 20 dias). Os pontos representam valores médios de três repetições ± desvio padrão.51

Figura 5 Curva de eficiência intrínseca do uso de água (Relação P_N/g_s) em resposta a incrementos da densidade de fluxo de fótons fotossintéticos - DFFF (A) e da concentração de CO₂ (B) em plantas de arroz submetidas a tratamentos de: Referência (plantas crescidas sob CO₂ ambiente – 400 ppm); Indução com CO₂ (plantas expostas a CO₂ elevado por 20 dias); Recuperação do CO₂ (expostas ao elevado CO₂ seguido da recuperação por 20 dias); Salinidade + indução com CO₂ (sob salinidade expostas ao elevado CO₂ por 20 dias); Salinidade + remoção do CO₂ (sob salinidade expostas ao CO₂ elevado seguido da remoção do elevado CO₂ por 20 dias). Os pontos representam valores médios de três repetições ± desvio padrão.52

Figura 6 Quenching fotoquímico – qP (C), eficiência quântica atual do PSII - ΔF/Fm' (B), quenching não fotoquímico - NPQ (A), taxa relativa de transporte de elétrons – ETR (D) em resposta ao aumento da densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF), em plantas de arroz submetidas a tratamentos de: Referência (plantas crescidas sob CO₂ ambiente – 400 ppm); Indução com CO₂ (plantas expostas a CO₂ elevado por 20 dias); Recuperação do CO₂ (expostas ao elevado CO₂ seguido da recuperação por 20 dias); Salinidade + indução com CO₂ (sob salinidade expostas ao elevado CO₂ por 20 dias); Salinidade + remoção do CO₂ (sob salinidade expostas ao CO₂ elevado seguido da remoção do elevado CO₂ por 20 dias). As barras representam valores médios de três repetições ± desvio padrão.54

Figura 7 Quenching fotoquímico – qP (B), eficiência quântica atual do PSII - $\Delta F/F_m'$ (C), quenching não fotoquímico – NPQ (A), taxa relativa de transporte de elétrons – ETR (D) em resposta ao aumento do tempo de exposição a luz actínea, em plantas de arroz submetidas a tratamentos de: Referência (plantas crescidas sob CO₂ ambiente – 400 ppm); Indução com CO₂ (plantas expostas a CO₂ elevado por 20 dias); Recuperação do CO₂ (expostas ao elevado CO₂ seguido da recuperação por 20 dias); Salinidade + indução com CO₂ (sob salinidade expostas ao elevado CO₂ por 20 dias); Salinidade + remoção do CO₂ (sob salinidade expostas ao CO₂ elevado seguido da remoção do elevado CO₂ por 20 dias). As barras representam valores médios de três repetições $\pm$ desvio padrão. 54

Figura 8 Alterações fenotípicas em plantas de arroz submetidas a tratamentos de: Referência (plantas crescidas sob CO₂ ambiente – 400 ppm); Indução com CO₂ (plantas expostas a CO₂ elevado por 20 dias); Recuperação do CO₂ (expostas ao elevado CO₂ seguido da recuperação por 20 dias); Salinidade + indução com CO₂ (sob salinidade expostas ao elevado CO₂ por 20 dias); Salinidade + remoção do CO₂ (sob salinidade expostas ao CO₂ elevado seguido da remoção do elevado CO₂ por 20 dias). 55

Figura 9 Alteração do conteúdo de proteína solúvel (PS-D) e atividades das enzimas superóxido dismutase (SOD-A), ascorbato peroxidases (APX-B) e catalases (CAT-C) em folhas de plantas de arroz submetidas a tratamentos de: Referência (plantas crescidas sob CO₂ ambiente – 400 ppm); Indução com CO₂ (plantas expostas a CO₂ elevado por 20 dias); Recuperação do CO₂ (expostas ao elevado CO₂ seguido da recuperação por 20 dias); Salinidade + indução com CO₂ (sob salinidade expostas ao elevado CO₂ por 20 dias); Salinidade + remoção do CO₂ (sob salinidade expostas ao CO₂ elevado seguido da remoção do elevado CO₂ por 20 dias). As barras representam valores médios de três repetições $\pm$ desvio padrão. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si, pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. 57

Figura 10 Conteúdos de sódio (Na⁺), potássio (K⁺) e cloreto (Cl⁻) e razão K⁺/Na⁺ em plantas de arroz submetidas a tratamentos de: Referência (plantas crescidas sob CO₂ ambiente – 400 ppm); Indução com CO₂ (plantas expostas a CO₂ elevado por 20 dias); Recuperação do CO₂ (expostas ao elevado CO₂ seguido da recuperação por 20 dias); Salinidade + indução com CO₂ (sob salinidade expostas ao elevado CO₂ por 20 dias); Salinidade + remoção do CO₂ (sob salinidade expostas ao CO₂ elevado seguido da remoção do elevado CO₂ por 20 dias). As barras representam valores médios de três repetições $\pm$ desvio padrão. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si, pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. 58

Figura 11 Conteúdo de substâncias reativas ao ácido tiobarbitúrico (MDA-TBA) e amônio em folhas de plantas de arroz submetidas a tratamentos de: Referência (plantas crescidas sob CO₂ ambiente – 400 ppm); Indução com CO₂ (plantas expostas a CO₂ elevado por 20 dias); Recuperação do CO₂ (expostas ao elevado CO₂ seguido da recuperação por 20 dias); Salinidade + indução com CO₂ (sob salinidade expostas ao elevado CO₂ por 20 dias); Salinidade + remoção do CO₂ (sob salinidade expostas ao CO₂ elevado seguido da remoção do elevado CO₂ por 20 dias). As barras representam valores médios de três réplicas $\pm$ desvio padrão. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si, pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. 61

Figura 12 Análise dos componentes principais dos parâmetros agrônômicos e bioquímicos de plantas de arroz submetidas a tratamentos de: Referência (plantas crescidas sob CO₂ ambiente – 400 ppm); Indução com CO₂ (plantas expostas a CO₂ elevado por 20 dias);

Recuperação do CO₂ (expostas ao elevado CO₂ seguido da recuperação por 20 dias); Salinidade + indução com CO₂ (sob salinidade expostas ao elevado CO₂ por 20 dias); Salinidade + remoção do CO₂ (sob salinidade expostas ao CO₂ elevado seguido da remoção do elevado CO₂ por 20 dias). A descrição das diferentes abreviaturas usadas na figura são as seguintes: Taxa máxima de carboxilação pela enzima Rubisco (V_{cmax}); Taxa máxima de assimilação de CO₂ (A_{max}); Capacidade máxima de transporte de elétrons (J_{max}); Ponto de compensação luminosa (LCP); Concentração de carboidrato na folha (Carb_F), perfilho (Carb_P) e raiz (Carb_R); Peroxidação lipídica (Tbars); Teor de amônio na folha (F_NH₄), perfilho (P_NH₄) e raiz (R_NH₄); Concentração de sódio na folha (F_Na), perfilho (P_Na) e raiz (R_Na); Concentração de potássio na folha (F_K), perfilho (P_K) e raiz (R_K); Razão potássio/Sódio na folha (F_KNa), perfilho (P_KNa) e raiz (R_KNa); Concentração de cloreto na folha (F_Cl), perfilho (P_Cl) e raiz (R_Cl); Atividade das enzimas antioxidantes superóxido desmutase (SOD), catalase (CAT) e ascorbato peroxidase (APX); Teor de proteína solúvel (PS).....62

Figura 13 Análise de correlação de Pearson das características agrônômicas e bioquímicas de plantas de arroz submetidas a tratamentos de: Referência (plantas crescidas sob CO₂ ambiente – 400 ppm); Indução com CO₂ (plantas expostas a CO₂ elevado por 20 dias); Recuperação do CO₂ (expostas ao elevado CO₂ seguido da recuperação por 20 dias); Salinidade + indução com CO₂ (sob salinidade expostas ao elevado CO₂ por 20 dias); Salinidade + remoção do CO₂ (sob salinidade expostas ao CO₂ elevado seguido da remoção do elevado CO₂ por 20 dias). A descrição das diferentes abreviaturas usadas na figura são as seguintes: Taxa máxima de carboxilação pela enzima Rubisco (V_{cmax}); Taxa máxima de assimilação de CO₂ (A_{max}); Capacidade máxima de transporte de elétrons (J_{max}); Ponto de compensação luminosa (LCP); Concentração de carboidrato na folha (Carb_F), perfilho (Carb_P) e raiz (Carb_R); Peroxidação lipídica (Tbars); Teor de amônio na folha (F_NH₄), perfilho (P_NH₄) e raiz (R_NH₄); Concentração de sódio na folha (F_Na), perfilho (P_Na) e raiz (R_Na); Concentração de potássio na folha (F_K), perfilho (P_K) e raiz (R_K); Razão potássio/Sódio na folha (F_KNa), perfilho (P_KNa) e raiz (R_KNa); Concentração de cloreto na folha (F_Cl), perfilho (P_Cl) e raiz (R_Cl); Atividade das enzimas antioxidantes superóxido desmutase (SOD), catalase (CAT) e ascorbato peroxidase (APX); Teor de proteína solúvel (PS).....63

Figura 14 Curvas de fotossíntese líquida (A), condutância estomática (g_s) e concentração intercelular de CO₂ (C_i) em resposta a crescentes concentrações de CO₂ e densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF) em plantas de arroz submetidas a tratamentos de salinidade e CO₂ elevados. As barras representam valores médios de três repetições ± desvio padrão.92

Figura 15. Curva de eficiência intrínseca do uso de água (P_n/G_s) em resposta a crescentes concentrações de CO₂ e densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF) em plantas de arroz submetidas a tratamentos de salinidade e CO₂ elevado. As barras representam valores médios de três repetições ± desvio padrão.93

Figura 16 Quenching fotoquímico (qP), eficiência quântica atual do FSII (ΔF/F_m'), quenching não fotoquímico (NPQ) e taxa relativa de transporte de elétrons (ETR) em resposta ao aumento da densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF), em plantas de arroz submetidas a tratamentos de salinidade e CO₂ elevado. As barras representam valores médios de três repetições ± desvio padrão.94

Figura 17 Quenching fotoquímico (qP), eficiência quântica atual do FSII ($\Delta F/F_m'$), quenching não fotoquímico (NPQ) e taxa relativa de transporte de elétrons (ETR) em resposta ao aumento do tempo de exposição a luz actínica, em plantas de arroz sob tratamentos de salinidade e CO₂ elevado. As barras representam valores médios de três repetições $\pm$ desvio padrão..... 95

Figura 18 Alterações fenotípicas em plantas de arroz submetidas a tratamentos de salinidade e CO₂ elevado. 98

Figura 19 Alteração do conteúdo de proteína solúvel (PS) e atividades das enzimas superóxido dismutase (SOD), ascorbato peroxidases (APX) e catalases (CAT) em folhas de plantas de arroz submetidas a tratamentos de salinidade e CO₂ elevado. As barras representam valores médios de três repetições $\pm$ desvio padrão. Letras maiúsculas comparam os tratamentos de CO₂ dentro de cada nível de salinidade; letras minúsculas comparam os níveis de salinidade dentro de cada condição de CO₂, pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. 98

Figura 20 Conteúdo de substâncias reativas ao ácido tiobarbitúrico (MDA-TBA) e amônio em folhas de plantas de arroz submetidas a tratamentos de salinidade e CO₂ elevado. As barras representam valores médios de três réplicas $\pm$ desvio padrão. Letras maiúsculas comparam os tratamentos de CO₂ dentro de cada nível de salinidade; letras minúsculas comparam os níveis de salinidade dentro de cada condição de CO₂, pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade... 99

Figura 21 Conteúdos de sódio (Na⁺), potássio (K⁺) e cloreto (Cl⁻) e razão K⁺/Na⁺ em plantas de arroz submetidas a tratamentos de salinidade e CO₂ elevado. As barras representam valores médios de três repetições $\pm$ desvio padrão. Letras maiúsculas comparam os tratamentos de CO₂ dentro de cada nível de salinidade; letras minúsculas comparam os níveis de salinidade dentro de cada condição de CO₂, pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. 100

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 Peso seco de folhas, perfilhos e raízes e relação parte aérea/raiz de plantas de arroz submetidas a tratamentos de: Referência (plantas crescidas sob CO ₂ ambiente – 400 ppm); Indução com CO ₂ (plantas expostas a CO ₂ elevado por 20 dias); Recuperação do CO ₂ (expostas ao elevado CO ₂ seguido da recuperação por 20 dias); Salinidade + indução com CO ₂ (sob salinidade expostas ao elevado CO ₂ por 20 dias); Salinidade + remoção do CO ₂ (sob salinidade expostas ao CO ₂ elevado seguido da remoção do elevado CO ₂ por 20 dias).....	55
Tabela 2 Taxa máxima de carboxilação da rubisco (V _c max); Capacidade máxima de fotossíntese (A _{max}); Taxa transportadora de elétrons para regeneração da rubisco (J _{max}) e Ponto de compensação da luz (LCP) de plantas de arroz submetidas a tratamentos de: Referência (plantas crescidas sob CO ₂ ambiente – 400 ppm); Indução com CO ₂ (plantas expostas a CO ₂ elevado por 20 dias); Recuperação do CO ₂ (expostas ao elevado CO ₂ seguido da recuperação por 20 dias); Salinidade + indução com CO ₂ (sob salinidade expostas ao elevado CO ₂ por 20 dias); Salinidade + remoção do CO ₂ (sob salinidade expostas ao CO ₂ elevado seguido da remoção do elevado CO ₂ por 20 dias). Barras representam valores médios de três repetições.	59
Tabela 3 Conteúdo de carboidratos em folhas, perfilhos e raízes de plantas de arroz submetidas a tratamentos de: Referência (plantas crescidas sob CO ₂ ambiente – 400 ppm); Indução com CO ₂ (plantas expostas a CO ₂ elevado por 20 dias); Recuperação do CO ₂ (expostas ao elevado CO ₂ seguido da recuperação por 20 dias); Salinidade + indução com CO ₂ (sob salinidade expostas ao elevado CO ₂ por 20 dias); Salinidade + remoção do CO ₂ (sob salinidade expostas ao CO ₂ elevado seguido da remoção do elevado CO ₂ por 20 dias). As barras representam valores médios de três repetições ± desvio padrão.	59
Tabela 4 Parâmetros fotossintéticos de plantas de arroz submetidas a tratamentos de salinidade e CO ₂ elevado. Barras representam valores médios de três repetições ± desvio padrão.	96
Tabela 5 Peso seco de folhas, perfilhos e raízes e relação parte aérea/raiz de plantas de arroz submetidas a tratamentos de salinidade e CO ₂ elevado. Barras representam valores médios de três repetições ± desvio padrão.	97
Tabela 6 Conteúdo de carboidratos em folhas, perfilhos e raízes de plantas de arroz submetidas a tratamentos de salinidade e CO ₂ elevado. As barras representam valores médios de três repetições ± desvio padrão.	101

LISTA DE ABREVIATURAS E SIMBOLOS

C_i	Concentração intercelular de CO_2
Chl	Clorofila
DFFF	Densidade de fluxo de fótons fotossintéticos
E	Transpiração
ETR	Taxa relativa de transporte de elétrons
EUA	Eficiência no uso da água
EiUA	Eficiência intrínseca no uso da água
F_m	Fluorescência máxima em folhas aclimatadas ao escuro
F_0	Fluorescência inicial em folhas aclimatadas ao escuro
PSI	Fotossistema I
PSII	Fotossistema II
F_v/F_m	Eficiência quântica máxima do fotossistema II
g_s	Condutância estomática
J_{max}	Taxa máxima de transporte fotossintético de elétrons
LCP	Ponto de compensação de luz
NPQ	Quenching não fotoquímico
P_N	Assimilação líquida de CO_2
P_{max}	Taxa máxima de absorção de CO_2
P_N/g_s	Eficiência intrínseca de uso de água
qP	Quenching fotoquímico
$\Delta F/F_m'$	Eficiência quântica atual do PSII
RuBP	Ribulose-1,5-bifosfato
Rubisco	Ribulose-1,5-bifosfato carboxilase/oxigenase
TBARS	Substâncias reativas ao ácido tiobarbitúrico
V_{cmax}	Taxa máxima de carboxilação da Rubisco

Sumário

1. Introdução	14
2. Hipótese/Objetivos	17
2.1 Hipótese: A concentração elevada de CO ₂ (eCO ₂) na germinação/crescimento inicial atenua o estresse salino estimulando a fotossíntese e o crescimento em arroz, com potenciais efeitos permanentes no ciclo da planta.	17
2.2 Objetivo geral: Avaliar efeitos benéficos da eCO ₂ na fase inicial (germinação/crescimento) na proteção da fotossíntese, toxicidade iônica e danos oxidativos associados ao melhor crescimento e produção de grãos em plantas de arroz submetidas ao estresse salino.	17
2.3 Objetivos específicos:	17
3. Revisão Bibliográfica	18
3.1 Impactos da salinidade na agricultura	18
3.2 Impactos da elevação da concentração de CO ₂ no metabolismo vegetal	23
3.3 Aspectos gerais da cultura do arroz.....	27
4. Referências	28
EXPERIMENTO 1.....	40
Resumo.....	41
Introdução	42
Métodos.....	44
2.1 Material vegetal e abordagem experimental	44
2.2 Medidas de trocas gasosas e fluorescência da clorofila a.....	45
2.3 Extração de proteínas e ensaios enzimáticos.....	47
2.4 Danos à membrana (peroxidação lipídica), teor de amônio (NH ₄ ⁺) e açúcares solúveis totais.....	47
2.5 Medições dos teores de sódio, cloreto e potássio	48
3. Resultados	49
3.1. Elevado CO ₂ estimula a assimilação de carbono na ausência e presença de salinidade	49
3.2 Medição dos parâmetros de fluorescência da clorofila	52
3.3 Sintomas visuais da dinâmica de elevação de CO ₂ e condições salinas em plantas de arroz..	55
3.4 Mudanças no teor de proteínas solúveis e na atividade de enzimas oxidativas	56
3.5 Teor de Sódio, Potássio, Razão Sódio/Potássio e Cloreto.....	57
3.6 Mudanças nos parâmetros de eficiência fotossintética em respostas aos tratamentos	58
3.7 Quantificação do teor de carboidratos.....	59
3.8 Determinação da peroxidação lipídica e teor de amônio.....	60
3.9 Análise multivariada dos parâmetros estudados e fatores experimentais.....	61
4. Discussão.....	64
4.1 Elevado CO ₂ estimula a eficiência fotossintética atenuando parcialmente os efeitos da salinidade em arroz.....	64

4.2 Alto CO ₂ atenua a atividade de peroxidases na ausência e presença de salinidade em plantas de arroz.....	67
4.3 Mudanças na alocação iônica (sódio, potássio e cloreto) em resposta ao alto CO ₂ em arroz na ausência e presença de salinidade	68
4.4 Dinâmica da síntese/acumulação de carboidratos em resposta ao alto CO ₂ em plantas de arroz na ausência e presença de salinidade.....	69
4.5 Mudanças na peroxidação lipídica e teor de amônio em resposta ao alto CO ₂ e salinidade em plantas de arroz.....	69
4.6 Análise multivariada dos parâmetros estudados e fatores experimentais.....	70
Conclusões	71
Referências	71
EXPERIMENTO 2.....	81
Resumo.....	82
1. Introdução	83
2. Materiais e Métodos	85
2.1 Área de estudo	85
2.2 Material vegetal e tratamentos aplicados	85
2.3 Delineamento estatístico e análise dos dados.....	87
2.4 Medidas de crescimento, conteúdo de sódio, potássio e cloreto	87
2.5 Extração de proteínas e atividades enzimáticas.....	88
2.6 Mensuração das trocas gasosas	89
2.7 Fluorescência da clorofila a e parâmetros fotoquímicos	89
2.8 Danos à membrana (peroxidação lipídica) e teor de amônio (NH ₄ ⁺)	90
3. Resultados	91
3.1 Medidas de trocas gasosas.....	91
3.2 Medição dos parâmetros de fluorescência da clorofila	93
3.6 Parâmetros de eficiência fotossintética	95
3.3 Medidas de crescimento e sintomas visuais da dinâmica de elevação de CO ₂ e condições salinas em plantas de arroz.....	96
3.4 Extração de proteínas e atividades enzimáticas.....	98
3.8 Determinação da peroxidação lipídica e teor de amônio.....	99
3.5 Teor de Sódio, Potássio, Razão Sódio/Potássio e Cloreto.....	100
3.7 Quantificação do teor de carboidratos.....	101
4. Discussões	101
4.1 Fertilização prévia com CO ₂ elevado mitiga o estresse salino e induz memória fisiológica com melhorias nos parâmetros fotossintéticos e fotoquímicos	101
4.2 A fertilização prévia com CO ₂ elevou o acúmulo de matéria seca e reduziu a necessidade de ativação do sistema antioxidante até o final do ciclo de desenvolvimento	103

4.3 A exposição prévia ao CO ₂ elevado ativa mecanismos de memória que melhoram a regulação iônica e o acúmulo de carboidratos	105
Conclusões	105
Referências	106

1. Introdução

O aumento de estresses abióticos como a salinização do solo e água gera preocupações ao setor agrícola (Song *et al.*, 2024), sobretudo diante da estimativa de crescimento de até 56% na demanda por alimentos até 2050 (Van Dijk *et al.*, 2021). O arroz é uma cultura que representa a base alimentar de mais de 60% da população mundial (Sharma *et al.*, 2024), sendo o segundo cereal mais produzido no mundo, perde apenas para o milho (Embrapa, 2025). A salinidade do solo é um dos principais fatores que limitam a produtividade do arroz, causando distúrbios morfofisiológicos que restringem o crescimento e produção (Rodríguez Coca *et al.*, 2023). Buscando estratégias para mitigar esses efeitos, estudos mostram que a concentração elevada de CO₂ (eCO₂) na atmosfera estimula crescimento e mitiga danos da salinidade em plantas de arroz (Kazemi, *et al.*, 2018; Lv *et al.*, 2020), tomate (Brito *et al.*, 2020) e cevada (Perez-Lopes *et al.*, 2009), devido a estímulos da fotossíntese e redução de distúrbios iônicos (Hu *et al.*, 2024; Leakey *et al.*, 2009; Bhargava; Mitra, 2021; Yang *et al.*, 2023; Porteous *et al.*, 2009; Braga *et al.*, 2021a). Todavia, a aplicação de CO₂ artificial requer fumigações continuadas durante o ciclo da cultura (Jones *et al.*, 2014; Yang *et al.*, 2023; Lv *et al.*, 2020).

Em ambientes áridos e semiáridos a salinização do solo é um problema recorrente, processo que é intensificado por mudanças climáticas e práticas agrícolas inadequadas (Song *et al.*, 2024), como manejo incorreto da irrigação. Segundo a Embrapa (2025), a produção de arroz em áreas irrigadas variou de 9,3 a 10,6 milhões de toneladas entre 2018 e 2023, enquanto a área produzida ficou estável em torno de 1,3 milhão de hectares. A salinidade impõe às plantas estresses osmóticos e danos por toxicidade iônica e oxidativa (Zhou-Tsang *et al.*, 2021; Marcondes & Garcia, 2009; Lupo *et al.*, 2022), requerendo aclimações/adaptações fisiológicas e bioquímicas (Marcondes & Garcia, 2009), que visam mitigar os efeitos deletérios do sal e preservar as funções celulares (Munns *et al.*, 2020). Concomitantemente a esses desafios, o aumento das concentrações atmosféricas de dióxido de carbono (CO₂) passaram de 280 ppm no período pré-industrial (Qian *et al.*, 2021) para 418 ppm em 2022, com projeções superiores a 800 ppm até 2050 (NOAA, 2024), o que torna essencial compreender como as plantas reagirão ao CO₂ elevado em combinação com outros fatores ambientais, como a salinidade.

Diversos estudos têm evidenciado que a fertilização com CO₂ diminui danos oxidativos ao reduzir a produção de espécies reativas de oxigênio (EROs) em plantas (Takagi *et al.*, 2009b; Li *et al.*, 2020a; Pérez-López *et al.*, 2009). Em plantas de caju, Souza *et al.* (2019) observaram que a exposição a 760 ppm de CO₂ em ambiente salino resultou em menor produção de EROs

(como o peróxido de hidrogênio), redução do acúmulo de Na^+ e menor perda de K^+ quando comparado ao cultivo sob CO_2 ambiente. Em plantas de tomate sob estresse salino a eCO_2 estimulou a fotossíntese associado a reduções no conteúdo de ácido abscísico e etileno em raízes e folhas das plantas (Brito *et al.*, 2020). Nesse estudo também foi demonstrado que o tratamento com eCO_2 reverteu a redução de intermediários metabólitos do Ciclo de Krebs e aumentos no teor de aminoácidos da fotorrespiração (glicina/serina) das plantas sob salinidade.

Nas últimas décadas diversas metodologias e instrumentações tem sido empregado por pesquisadores visando a aplicação artificial de eCO_2 em plantas, incluindo o uso de Câmara de Crescimento Artificial (FITOTRON), Câmara de topo aberto (Open top chamber – OTC) e o Enriquecimento de CO_2 ao ar livre (Free Air CO_2 Enrichment – FACE). Para o caso dos estudos com arroz, relatos mostram o uso do sistema FACE em pesquisas avaliando os impactos da eCO_2 em diversas fases do ciclo dessa cultura (Hu *et al.*, 2024; Hu *et al.*, 2022). No geral os estudos com eCO_2 empregando diferentes métodos tem se mostrado eficaz em mitigar os efeitos nocivos da salinidade nas plantas de metabolismo C_3 (Souza *et al.*, 2019; Takagi *et al.*, 2009a; Brito *et al.*, 2020), incluindo arroz (Kazemi, *et al.*, 2018). O sistema mais empregado nos experimentos em campo é o FACE, que incrementa o teor de CO_2 atmosférico (Allen *et al.*, 2020a; Takai *et al.*, 2023; Hu *et al.*, 2024; Wang *et al.*, 2020a; Bindi; Fibbi; Miglietta, 2001).

Apesar do método FACE em campo elevam o nível de CO_2 no ambiente durante o ciclo de vida das plantas, não controla com precisão a concentração do gás (CO_2) aplicada nos diferentes estágios da cultura. Os efeitos benéficos da eCO_2 são relacionados a maior disponibilidade de substrato no sítio ativo da enzima Rubisco, o que resulta em aumento na produção de matéria seca e consequente rendimento agrícola. Esses benefícios devem ser potencialmente mais importantes para plantas C_3 , como o arroz, onde a maior relação CO_2/O_2 no mesófilo foliar pode estimular a eficiência de uso de água e a fixação de carbono, nos sítios de carboxilação nos cloroplastos (Sakai *et al.*, 2001). Esses impactos positivos para o crescimento vegetal em repostas a eCO_2 são importantes sob condições controle (ausência de estresses), e podem contribuir para atenuar distúrbios metabólicos causados por estresses que afetam as relações hídricas das plantas, como seca e salinidade, um tipo específico de tolerância cruzada.

O fenômeno da tolerância cruzada em plantas tem sido estudado nas últimas décadas. Esse processo (*Cross-tolerance*) consiste na aclimação/maior resistência da planta a determinados fatores adversos pela prévia exposição ao respectivo fator em baixa intensidade (não letal) e/ou de forma recorrente, bem como a um outro fator (diferente) relacionado a

estímulos metabólicos envolvidos no aumento da resistência vegetal (Rossatto *et al.*, 2023a). Por exemplo, alguns estudos mostram que o pré condicionamento (*priming*) de sementes de algumas espécies com agentes químicos diversos pode estimular a resistência de plantas ao déficit hídrico (Raza *et al.*, 2024; Al-Huqail *et al.*, 2023) bem como a salinidade (Paul *et al.*, 2023; Hadia *et al.*, 2023). Estudos com plantas de trigo mostrou que a aplicação de peróxido de hidrogênio na solução nutritiva uma única vez pode desencadear efeitos permanentes durante o ciclo da planta para resistência a sal (Liu *et al.*, 2020). Esses estudos mostram o potencial de agentes químicos para modular mecanismos de resistência a estresses abióticos que podem ser permanentes no ciclo da planta, embora aplicados uma única vez em diferentes tecidos/estágios de desenvolvimento vegetal. No caso dos efeitos benéficos do CO₂ a maioria dos estudos focam na aplicação simultânea/contínua dos dois fatores, como CO₂ elevado associado a presença de salinidade ou estresse hídrico.

Ainda não há relatos na literatura de como a eCO₂ nessas fases iniciais de crescimento vegetal modula mecanismos genéticos/bioquímicos/fisiológicos de células/tecidos/órgãos com permanência durante o ciclo das plantas, nem mesmo naquelas de ciclo curto como é o caso de muitas culturas agrícolas. A cultura do arroz apresenta sensibilidade a doses moderadas a sal (50–100 mM NaCl), que pode culminar em danos severos em longo prazo (Marcondes; Garcia, 2009). Assim, é crucial atentar para o potencial da eCO₂ em mitigar os efeitos da salinidade, sendo necessários estudos para melhor entender esses mecanismos de interação. Dessa forma, essa pesquisa busca compreender efeitos atenuantes e remanescentes da eCO₂ em plantas sob salinidade quando aplicada (eCO₂) em fases iniciais do desenvolvimento vegetal. Como perspectiva, o estudo propõe antecipar entendimentos sobre o comportamento das plantas frente a eCO₂ prevista no futuro próximo, visando apontar caminhos marcadores genéticos/celulares para o desenvolvimento de genótipos mais adaptados às condições climáticas previstas.

2. Hipótese/Objetivos

2.1 Hipótese: A concentração elevada de CO₂ (eCO₂) na germinação/crescimento inicial atenua o estresse salino estimulando a fotossíntese e o crescimento em arroz, com potenciais efeitos permanentes no ciclo da planta.

2.2 Objetivo geral: Avaliar efeitos benéficos da eCO₂ na fase inicial (germinação/crescimento) na proteção da fotossíntese, toxicidade iônica e danos oxidativos associados ao melhor crescimento e produção de grãos em plantas de arroz submetidas ao estresse salino.

2.3 Objetivos específicos:

- ✓ Elaborar curvas de fotossíntese líquida (A) em resposta ao aumento da concentração intercelular de CO₂ (curvas A/Ci) em plantas de arroz crescida sob salinidade associada a concentração de CO₂ ambiente (420 μmol mol⁻¹) e elevada (800 μmol mol⁻¹);
- ✓ Elaborar curvas de fotossíntese líquida ((A) em resposta ao incremento da densidade de fluxo de fótons fotossintético (curvas A/DFFF) em plantas de arroz crescida sob salinidade associada a concentração de CO₂ ambiente e elevada;
- ✓ A partir das curvas A/Ci e A/DFFF estimar as taxas máxima de assimilação de CO₂ (P_{Nmax}), máxima de carboxilação de Rubisco (V_{cmax}), máxima de transporte de elétrons (regeneração da Rubisco) (J_{max}) e ponto de compensação de luz (LCP) em plantas de arroz sob salinidade associada a concentração de CO₂ ambiente e elevada;
- ✓ Mensurar indicadores de atividade fotoquímica eficiência quântica atual (ΔF/Fm') e potencial (Fv/Fm) dos fotossistemas II (PSII); quenching fotoquímico (qP) e não fotoquímico (NPQ) e taxa aparente de transporte de elétrons (ETR) em plantas de arroz sob salinidade associada a concentração de CO₂ ambiente e elevada;
- ✓ Mensurar os conteúdos de sódio (Na⁺), potássio (K⁺) e cloreto (Cl⁻) em plantas de arroz sob salinidade associada a concentração de CO₂ ambiente e elevada;
- ✓ Determinar a atividade da fotorrespiração oxidase do glicolato (GO) e das enzimas oxidativas CAT, SOD e APX em plantas de arroz sob salinidade associada a concentração de CO₂ ambiente e elevada;

3. Revisão Bibliográfica

3.1 Impactos da salinidade na agricultura

Os sais são minerais necessários ao desenvolvimento das plantas, contudo, em excesso no solo podem causar toxicidade nas plantas resultando em estresse salino (Khan *et al.*, 2020). A salinidade do solo pode ser de origem primária ou secundária. A salinidade primária é resultado do processo de formação do solo, particularmente dependente do material de origem, enquanto a salinidade secundária é resultado principalmente da interferência por ações antrópicas. Uma das principais causas da salinização secundária do solo é a necessidade de práticas de irrigação nos cultivos agrícolas, que acentua-se ainda mais com a crise hídrica, levando a necessidade de uso de águas de qualidade inferior como os sistemas de reuso ou fontes subterrâneas, que eventualmente são detentoras de consideráveis teores de sal (Lupo *et al.*, 2022; Soares *et al.*, 2023; Yang *et al.*, 2020).

A salinização pode resultar da combinação entre baixa pluviosidade e intensa evaporação favorece o acúmulo de sais no solo, aumentando o risco de salinização. No semiárido brasileiro, o clima é marcado por chuvas escassas, mal distribuídas ao longo do ano e concentradas em poucos meses, com volumes médios inferiores à evapotranspiração potencial (Sudene, 2021). Segundo a referida instituição, quando comparado a outros ambientes semiáridos do mundo, o brasileiro apresenta maior índice pluviométrico, atingindo até cerca de 800 mm anuais. Ainda assim, caracteriza-se por elevada insolação (em torno de 2.800 horas/ano), temperaturas médias variando entre 23 °C e 27 °C, evaporação anual próxima de 2.000 mm e umidade relativa média de aproximadamente 50%. A irregularidade das chuvas, associada à sua alta variabilidade temporal e espacial, contribui para a ocorrência de secas periódicas e recorrentes, fenômeno natural registrado na região desde o início do século XVII (Sudene, 2021).

De acordo com o Mapa Global de Solos Afetados por Salinidade, publicado pela Organização das Nações Unidas para a Alimentação e Agricultura (FAO), aproximadamente 8,7% da superfície terrestre apresenta algum grau de salinização. Segundo a publicação, esse fenômeno ocorre tanto de forma natural, sobretudo em regiões áridas e semiáridas da África, Ásia e América Latina, quanto em decorrência de práticas antrópicas inadequadas, como manejo incorreto da irrigação, uso excessivo de fertilizantes, desmatamento, elevação do nível do mar e outros impactos relacionados à ação humana. Estima-se que entre 20% e 50% das áreas agrícolas irrigadas no mundo tenham perdido sua capacidade produtiva em razão da

salinização dos solos, comprometendo a segurança alimentar e afetando diretamente o sustento de mais de 1,5 bilhão de pessoas (FAO, 2021). No caso específico do arroz irrigado, entre os anos de 2018 e 2023, a produção variou entre 9,3 e 10,6 milhões de toneladas, enquanto a área colhida manteve-se relativamente estável, em torno de 1,3 milhão de hectares, evidenciando a relevância desse sistema produtivo para a manutenção da oferta do cereal (Embrapa, 2025), entretanto, áreas irrigadas, especialmente em regiões semiáridas são estão propensas a salinização.

A salinidade afeta diversas funções celulares resultando em modificações na fisiologia e bioquímica das plantas, ora como resultado de danos, ora como mecanismos de resposta para mitigar os efeitos danosos gerados, classificadas como estresse osmótico, toxicidade iônica ou dano oxidativo (Munns *et al.*, 2020; Zhou-Tsang *et al.*, 2021). O estresse osmótico é caracterizado pelo aumento do gasto energético da planta para o ajuste osmótico, realizado via acúmulo de solutos inorgânicos e/ou orgânicos. (Munns *et al.*, 2020). Os íons presentes nos sais inibem muitas reações metabólicas e alteram a estrutura e permeabilidade da membrana plasmática o que condiciona suas propriedades e funções (Munns *et al.*, 2020), como a inibição da atividade de enzimas antioxidantes envolvidas no metabolismo do oxigênio, que propicia o acúmulo de radicais livres na célula (Marcondes; Garcia, 2009). Estudos conduzidos por Wanderley *et al.*, (2020) evidenciaram 64,27% de danos à membrana celular em mudas de maracujá amarelo submetidas ao aumento da condutividade elétrica de 0,3 para 3,1 dS m⁻¹ da água de irrigação.

O cloreto de sódio (NaCl) é o sal mais comum em todo o mundo, sendo o sódio (Na⁺) um dos íons mais tóxicos as plantas (Lupo *et al.*, 2022). A irrigação com água salobra favorece o aumento de íons tóxicos como o sódio (Na⁺) e o cloreto (Cl⁻) no tecido vegetal (principalmente em folhas), o que resulta na diminuição do potencial osmótico, interrupção de processos morfológicos e fisiológicos, toxicidade iônica e desequilíbrio nutricional das plantas (Soares *et al.*, 2023; Nóbrega *et al.*, 2023). Como consequência, a salinidade compromete processos fisiológicos essenciais ao crescimento e produção vegetal, envolvendo a fotossíntese, respiração, relações hídricas e balanço nutricional.

O estresse salino leva ao desequilíbrio iônico nas células vegetais, e afeta negativamente as trocas gasosas, pois causa redução na difusão de CO₂ no cloroplasto através de restrições estomáticas/mesofilicas e alterações da função fotoquímica (Lima *et al.*, 2020). Em estudo com plantas de romã sob estresse salino, Figueiredo et al. (2023) observaram que a irrigação com água de alta salinidade (5 dS m⁻¹) reduziu a condutância estomática (g_s) e a fotossíntese líquida

(A) em 25,3% e 41,5%, respectivamente, em comparação ao tratamento com baixa salinidade ($0,5 \text{ dS m}^{-1}$). De acordo com esses autores, plantas sob estresse salino tendem a fechar os estômatos como um mecanismo de defesa, o que reduz a absorção de CO_2 (Figura 1) e consequentemente a fotossíntese líquida.

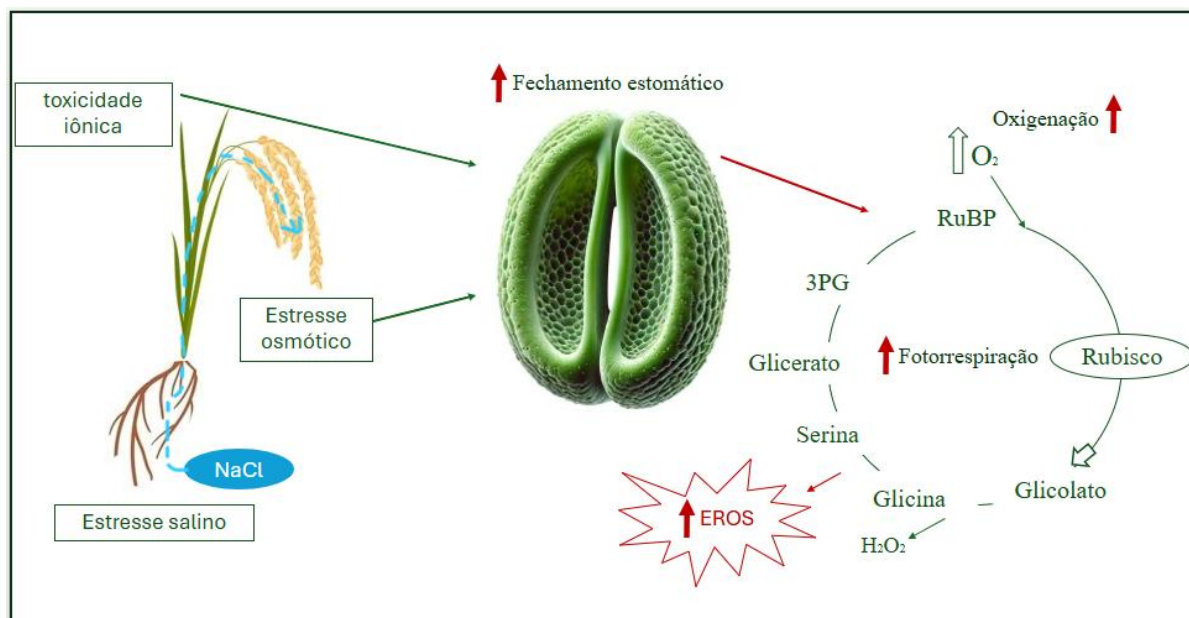


Figura 1 Esquema representativo de efeitos do estresse salino relativos à indução de fechamento estomático com restrição da assimilação de carbono, associado a potencial geração de espécies reativas do oxigênio (EROs) e danos oxidativos em plantas de arroz. Fonte: Autor (2025).

Ao trabalhar com a cultura do tomate, Maia Júnior *et al.*, (2022), observaram que o aumento do nível de salinidade de $0,5$ para $6,0 \text{ dS m}^{-1}$ ($\pm 60 \text{ mM}$), reduz a eficiência fotoquímica ao gerar danos nos centros de reação do PSII, uma vez que reduziu significativamente a eficiência quântica máxima (F_v/F_m) do PSII. Em plantas de maracujá, observou-se que a salinidade da água de irrigação ($3,1 \text{ dS m}^{-1}$) afeta negativamente a transpiração, a fotossíntese líquida e a eficiência de carboxilação (Wanderley *et al.*, 2022). A diminuição da eficiência fotoquímica resulta na menor produção de energia nas formas de trifosfato de adenosina (ATP) e de equivalente redutor na forma de NADPH, resultando em menor disponibilidade de energia química para a assimilação de carbono (Yang *et al.*, 2020). Contudo, Takagi *et al.*, (2009b) relatam que os impactos negativos gerados pelo estresse salino, podem ser mitigados através da fertilização com CO_2 no meio de crescimento.

A cultura do arroz (*Oryza sativa*) é globalmente impactada pelo estresse salino e pode ser considerada uma cultura sensível à salinidade. O excesso de sais afeta vários parâmetros fisiológicos, como o teor relativo de água, o teor de clorofila e a relação clorofila a/b, além de

parâmetros agronômicos como a redução de perfilhamento e queda na produtividade (al-tamimi *et al.*, 2021; Dramalis; Katsantonis; Koutroubas, 2021; Soares *et al.*, 2023). Wanderley *et al.*, (2022) afirmam que, em plantas de arroz, a salinidade causa desorganização das membranas tilacóides, redução no amido, acúmulo de lipídeos na forma de plastoglôbulos, espessamento nos vasos xilemáticos em raiz e diferenciação celular epidérmica e dos feixes vasculares em bainha e lâmina foliar. Os autores destacam ainda reduções nos valores de C_i , que estão diretamente ligados a fotossíntese, além de reduções da transpiração de $0,084 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ por incremento unitário na condutividade elétrica da água (Wanderley *et al.*, 2022).

O desequilíbrio iônico/osmótico nas células vegetais acarreta impactos negativos a fotossíntese, devido ao fechamento estomático e interferência no transporte fotossintético de elétrons parte da energia produzida pela fotossíntese direcionada do crescimento para a defesa ao estresse (Wu *et al.*, 2019). Este rápido fechamento estomático em resposta a redução do potencial hídrico do solo causado pela salinidade é seguido de uma fase lenta, relativa ao acúmulo de níveis de íons salinos citotóxicos, que causa danos fisiológicos celulares e restringe a assimilação de CO_2 e outros processos metabólicos chave ao crescimento (Yang *et al.*, 2020; Khan *et al.*, 2020). A eCO_2 ambiente pode também reduzir a condutância estomática, que ocorre por mecanismo distinto da salinidade em função do acúmulo de moléculas sinalizadoras como o ácido abscísico e atividade de canais iônicos específicos de Ca^{2+} e Cl^- , que estão ambos envolvidos na regulação da turgescência das células guarda (Bhargava; Mitra, 2021).

Por ser um componente básico da fotossíntese, o incremento de CO_2 atmosférico torna-se uma das principais variáveis ambientais que podem afetar a produtividade das plantas cultivadas, o aumento da sua concentração pode promover alterações metabólicas e fisiológicas das plantas (Dorneles, 2018; Braga *et al.*, 2021b). Maiores proporções de CO_2 na atmosfera tem o potencial de aumentar a atividade fotossintética e diminuir a fotorrespiração pela diminuição da atividade de oxigenase da rubisco (Braga *et al.*, 2021a). Esses efeitos benéficos devem ser potencialmente mais importantes para plantas C3, como o arroz, onde a maior relação CO_2/O_2 (Figura 2) no mesofilo foliar pode estimular a fixação de carbono nos sítios de carboxilação nos cloroplastos e resultar em maior eficiência de uso de água e a (Sakai *et al.*, 2001).

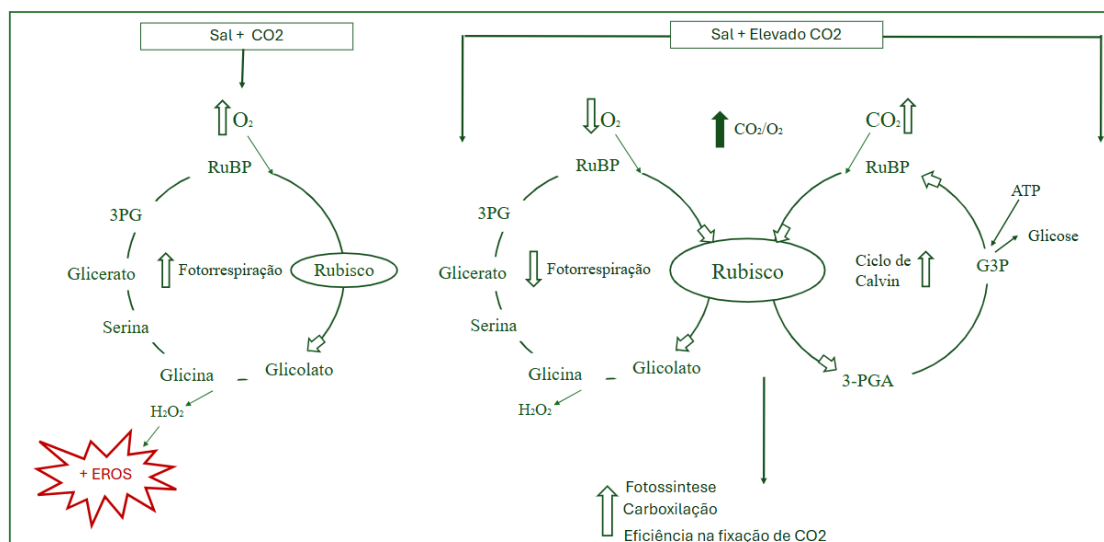


Figura 2 Representação esquemática da atuação do CO₂ elevado na redução da fotorrespiração frente ao estresse salino. Fonte: Autor (2025)

As plantas podem produzir mecanismos sinalizadores da presença de salinidade, como as espécies reativas de oxigênio (EROS), contudo, elevadas concentrações de EROS podem ser danosas aos tecidos (Van zelm; Zhang; Testerink, 2020). O excesso de EROS pode causar danos oxidativos às proteínas, lipídios e ácidos nucleicos, que culminam na morte celular (Souza *et al.*, 2019). No entanto, os efeitos nocivos gerados pelos sais podem ser mitigados pela fertilização com CO₂ em níveis elevados (Li *et al.*, 2020a). Em plantas de cevada submetidas ao estresse salino, Pérez-López *et al.*, (2009) observaram que a combinação da salinidade e CO₂ elevado acarretaram um menor registro de danos oxidativos, menor regulação positiva do sistema antioxidante, menor formação de EROS, melhor manutenção da homeostase redox associados a maior taxa de assimilação de carbono.

Em plantas de tomate, a elevação da concentração de CO₂ na atmosfera anulou os efeitos do sal sobre o crescimento da planta e rendimento da biomassa vegetal (Takagi *et al.*, 2009a). A taxa de fotossíntese líquida foi superior nos tratamentos de CO₂ elevado + salinidade, quando comparado aos tratamentos salinos + CO₂ ambiente. Este mesmo comportamento foi observado para a redução da atividade de enzimas antioxidantes como a catalase (Takagi *et al.*, 2009a). Em concordância Brito *et al.*, (2020), ao avaliar plantas de tomate sob estresse salino, observou que o CO₂ elevado aumentou a fotossíntese líquida em função da redução na concentração de intermediários do ciclo de Krebs, assim como restaurou os teores de glicina e serina elevados pela salinidade. Manea; Geedicke; Leishman, (2020), por sua vez, relatam que não houve interação entre o elevado CO₂ e a salinidade em plantas de mangue *Aegiceras corniculatum* e *Avicennia marina*.

3.2 Impactos da elevação da concentração de CO₂ no metabolismo vegetal

O dióxido de carbono (CO₂) é essencial à vida no planeta, por ser um dos principais componentes da fotossíntese (Dorneles, 2018; Braga *et al.*, 2021a). Contudo, ações antrópicas têm influenciado de forma significativa no aumento das emissões de gases de efeito estufa, como o CO₂, metano e óxido nitroso (Ribeiro; Mattos; Longaray, 2023; Braga *et al.*, 2021a). A concentração atmosférica de CO₂ se tornou uma problemática a ser estudada pela comunidade científica, devido ao seu constante aumento na concentração atmosférica desde antes da revolução industrial, partindo de uma concentração de cerca de 280 ppm (Braga *et al.*, 2021b; Qian *et al.*, 2021) para algo em torno de 418 ppm em 2022 (NOAA, 2024). De acordo com o (IPCC, 2020) os incrementos da concentração de CO₂ devem ser atribuídos principalmente ao uso de combustíveis fósseis e a mudança no uso da terra, ao passo que o aumento nos teores de metano e óxido nitroso devem ser atribuídos a agricultura.

Os processos de aclimação ao elevado CO₂ nas plantas ainda não são bem compreendidos, especialmente se associados a outros fatores ambientais adversos, como a salinidade (Souza *et al.*, 2019). Contudo, sabe-se que os efeitos biológicos decorrentes do aumento da concentração de CO₂ ambiente podem favorecer o desenvolvimento das plantas além de refletir no comportamento de alguns microrganismos de interesse agrícola (Dorneles, 2018; Dorneles *et al.*, 2019). O aumento na concentração atmosférica de CO₂ pode diminuir a fotorrespiração, a atividade fotossintética e a atividade de oxigenase da rubisco, além de reduzir a condutância estomática, aumentar a eficiência de uso da água e a relação C/N, e a diminuição da respiração no escuro (Braga *et al.*, 2021a; Reich *et al.*, 2018).

Ao trabalhar com plantas de trigo, Braga *et al.*, (2021b), constataram que a elevação do CO₂ da concentração ambiente (± 420 ppm) para 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ incrementou positivamente no rendimento de grãos, estatura da planta, área foliar, biomassa total, massa seca da parte aérea e radicular. Para os autores, estes ganhos são atribuídos a maior alocação dos fotoassimilados em órgãos de crescimento/reprodutivos, uma vez que plantas crescidas em atmosfera enriquecida com CO₂ aumentam a concentração interna de CO₂ e a eficiência do uso da água. Isso gera impactos na redução na condutância estomática, transpiratória, eficiência da carboxilação e índice de clorofila (Braga *et al.*, 2021b; Li *et al.*, 2020b; Xu *et al.*, 2020; Gago *et al.*, 2020; Nunes Pires *et al.*, 2024). Isso foi observado por Porteaus *et al.*, (2009), contudo, os autores ressaltam, que houve redução no teor de proteína bruta nos grãos de trigo, o que indica uma maior necessidade de aplicação de nitrogênio, em ambientes de elevada concentração de CO₂, para manter as propriedades químicas dos grãos.

Segundo Barroso Neto, (2019) a elevação do teor de CO₂ em plantas de arroz foi responsável por manter o teor de carotenoides, clorofila, atividade da catalase e conteúdo de ascorbato reduzido nos tratamentos bem irrigado e com restrição hídrica, ao passo que o conteúdo de ascorbato reduzido foi estimulado tanto pelo déficit hídrico quanto pelo alto CO₂. Ainda nesse estudo, foi observado que o alto CO₂ estimulou significativamente o crescimento das plantas de arroz, na ausência e presença de estresse de seca, com impactos positivos principalmente no crescimento de raízes sob condições de seca. As constatações supracitadas reforçam os efeitos do aumento da concentração de CO₂ no metabolismo vegetal, tendo em vista que a atividade enzimática tem maior expressão em plantas de arroz em ambientes sem a ocorrência de estresse hídrico (Fernandes *et al.*, 2020).

É fato que o aumento da concentração interna (C_i) de CO₂ no mesófilo foliar em uma atmosfera enriquecida eleva a taxa fotossintética e a eficiência da carboxilação da rubisco. No entanto, essa elevação não é proporcional ao aumento do C_i, pois o CO₂ está em processo de difusão pelo parênquima e não estão prontamente disponíveis para uso no ciclo de Calvin, especificamente no estroma do cloroplasto (Braga *et al.*, 2021b). Assim, segundo os autores, num primeiro momento, o aumento da concentração de CO₂ atmosférico aumenta a taxa fotossintética, que imediatamente fica limitada em função do maior consumo de RuBisCo e ATP, que aparentemente não são supridas na mesma velocidade.

O arroz cultivado em ambiente de elevado CO₂, comparado com a concentração atmosférica atual, apresenta maior índice de área foliar, maior biomassa, maior altura de planta, maior número de perfilhos e maior eficiência do aparato fotossintético e parte fotoquímica (Hu *et al.*, 2024). A resposta do CO₂ elevado as plantas de arroz, no entanto, podem ser variáveis conforme a fase fenológica e material genético avaliado, devido a aclimação fotossintética (Cai *et al.*, 2020; Wang *et al.*, 2020a). Ao avaliar os efeitos da elevação da concentração do CO₂ atmosférico no controle da mancha parda na cultura do arroz, Dorneles, (2018) constatou que o aumento de CO₂ de 400 ppm para 700 ppm, foi responsável pela redução na severidade da mancha parda e influenciou na concentração dos pigmentos fotossintéticos e reduções no dano celular. Contudo, Wang *et al.*, (2020b) ao associarem o alto CO₂ e o aumento de temperatura, indicam que as condições climáticas futuras serão vantajosas para a fotossíntese foliar, mas não afetará positivamente o crescimento e rendimento do arroz. Além disso, o CO₂ elevado pode acarretar prejuízos, como reduzir o teor de N nas folhas (Nowak; Ellsworth; Smith, 2004) e a qualidade de grãos, em plantas C3 (Ben Mariem *et al.*, 2021).

Ao avaliar a elevação do CO₂ de 360 ppm para 560 ppm, associada a crescentes doses de nitrogênio na cultura do arroz, Harmens; Marriott; Ashenden, (2005) observaram que a atmosfera enriquecida com CO₂ elevou a fotossíntese líquida e estimulou a velocidade máxima de carboxilação, igualando-a em condições de baixo e elevado nível de adubação nitrogenada. Ao passo que ao CO₂ elevado as plantas de arroz apresentaram maior taxa de assimilação líquida de CO₂, maior eficiência no uso da água e maior concentração intercelular de CO₂, são observados menores valores de condutância estomática, índice de clorofila, índice de balanço de nitrogênio e percentual de nitrogênio nas folhas (Nunes Pires *et al.*, 2024). Ainda segundo os autores, a elevação do CO₂ aumentou a atividade das enzimas glutamina sintetase e nitrato redutase em folhas e raízes sob alto CO₂, bem como maior teor açúcares solúveis totais, nitrato, amido e polissacarídeos hidrossolúveis nas folhas.

De acordo com Nunes Pires *et al.*, (2024), o ponto de saturação do CO₂ para plantas C3 é superior ao nível atmosférico atual, o que implica dizer que o enriquecimento atmosférico com CO₂ poderá impactar diretamente no aumento da taxa de fotossíntese e produtividade de plantas, como a cultura do arroz. Nunes Pires *et al.*, (2024) ao trabalharem com a cultura do arroz, verificaram aumento na taxa fotossintética de plantas de arroz cultivadas sob alta concentração de CO₂ em dois dos quatro estádios fenológicos avaliados. Os autores observaram ainda, redução na transpiração, na eficiência quântica do PSII e em cerca de 40% da condutância estomática, ao comparar com os tratamentos submetidos a concentração de CO₂ ambiente.

Reconhecendo-se que os ambientes interiores das câmaras de crescimento diferem do ambiente natural, os pesquisadores desenvolveram um método de fertilização do CO₂ elevado a nível de campo, o método Free-Air CO₂ enrichment (FACE), um tipo de enriquecimento com CO₂ ao ar livre (Allen *et al.*, 2020a). No entanto, os experimentos utilizando o sistema FACE produzem resposta a ambientes flutuantes de CO₂, que diferem dos níveis constantes observados em sistemas de câmaras de crescimento e estufas, por exemplo (Allen *et al.*, 2020b). Ao trabalhar com a metodologia FACE por 2 anos consecutivos, na avaliação dos impactos do CO₂ elevado no rendimento de grãos do arroz híbrido YLY900, Hu *et al.*, (2024), constataram que os tratamentos aplicados elevaram a produtividade em 15%, apesar de algumas intempéries ocorridas, como a precipitação excessiva em um dos anos de condução. Entretanto, apesar do elevado rendimento, além de maior qualidade de cozimento, foi observado redução no teor de N dos grãos de arroz.

Por sua vez, Wang *et al.*, (2024), relatam que a elevação do CO₂ unicamente não traz incrementos ao rendimento de plantas de arroz associadas a estresses como temperaturas elevadas. O ambiente com alto CO₂, por si só, já gera incrementos a temperatura do dossel, isso por conta da diminuição da condutância estomática observada (Leakey *et al.*, 2009). Experimentos com a cultura do arroz fertilizadas com CO₂ elevado ao ar livre (FACE) tem demonstrado aumento no rendimento de grãos, na densidade de panículas, na porcentagem de espiguetas maduras, qualidade do grão para cozimento, tamanho do grão, biomassa e matéria seca (Hasegawa *et al.*, 2013). Contudo, esses efeitos são retardados sob elevadas temperaturas, uma vez que o CO₂ elevado não consegue compensar integralmente os seus efeitos (Shen *et al.*, 2023; Cai *et al.*, 2016).

A mitigação de estresses em plantas com o uso de alta concentração de CO₂ depende da sua presença constante durante os períodos de estresse, necessitando que o CO₂ seja utilizado ao longo de todo o ciclo da cultura. No entanto, são escassas as pesquisas que investigam a durabilidade dos efeitos benéficos em plantas expostas a altos níveis de CO₂ apenas nas fases iniciais, como a germinação e o estabelecimento das plântulas, até mesmo para plantas de ciclo curto. Estresses abióticos, como seca, altas temperaturas e salinidade, podem induzir respostas nas plantas que persistem além do período de exposição. Esses preparativos, que funcionam como um mecanismo de memória gerado na fase inicial de desenvolvimento, podem perdurar e auxiliar na ativação de mecanismos de defesa ao final do ciclo da cultura. Quando isso ocorre na mesma geração, é denominado "*priming*" (Liu; Able; Able, 2022; Perrella; Bäurle; Van zanten, 2022; Bäurle; Trindade, 2020; Villagómez-aranda *et al.*, 2022; Panda *et al.*, 2023; Moon *et al.*, 2020). Em resumo, as plantas adquirem maior tolerância ao estresse abiótico intermitente utilizando informações obtidas durante exposições anteriores (Charng; Mitra; Yu, 2023).

Segundo a teoria do *priming* de defesa, a exposição a um estímulo externo coloca a planta em um estado de prontidão que persiste mesmo após a remoção do estímulo (Charng; Mitra; Yu, 2023; Pissolato *et al.*, 2024) observaram que flores de *Arabidopsis thaliana* mantêm altas taxas de crescimento acelerado na progênie de plantas expostas a altos níveis de CO₂. Ahmad *et al.*, (2024) afirmam que sementes transgeracionais expostas a altos níveis de CO₂ regulam positivamente os processos metabólicos de recuperação da seca, melhorando o rendimento de grãos de trigo sob condições de estresse hídrico. Rossatto *et al.*, (2023) relatam que a aplicação de sal na fase vegetativa pode mitigar os efeitos da seca durante a fase reprodutiva, através da indução de expressão de genes de tolerância cruzada que estão relacionados a hormônios, fotossíntese, sistema antioxidante e fatores de transcrição.

3.3 Aspectos gerais da cultura do arroz

O arroz (*Oryza sativa* L.) é uma das culturas cerealíferas mais importantes do mundo, bem como, fonte primária de alimentação para mais de um terço da população mundial (Matos Filho; Carvalho, 2020; Khalid *et al.*, 2022). De acordo com sua classificação botânica, o arroz pertence à família Gramineae, é uma monocotiledônea da ordem Glumifloreae, e possui ciclo de desenvolvimento completo que varia de 80 a 280 dias, a depender da variedade (Marcondes e Garcia, 2021). Para genótipos de terras altas Fernandes *et al.* (2020) observaram uma variação de 83 a 94 dias até o florescimento.

Segundo a USDA, (2024), nos últimos cinco anos, a produção mundial de arroz tem se mantido constante em torno de 785 milhões de toneladas. De acordo com dados da CONAB, (2024) a produção estimada de arroz no território brasileiro para a safra 2023/2024 é de cerca de 11,3 milhões de toneladas, conferindo-lhe o primeiro lugar em termos de produtividade no Mercado do Cone Sul, com uma média de 6.513 kg ha⁻¹ (Silva; Wander, 2023). Fernandes *et al.*, (2020), ao avaliarem o rendimento de distintos materiais de arroz de terras altas, constataram uma média geral de 4.909,98 kg ha⁻¹ de produtividade de grãos, com potencial de até 5.784,12 kg ha⁻¹ para alguns materiais.

Em 2023, a produção mundial de arroz em casca alcançou cerca de 800 milhões de toneladas, cultivadas em 168,4 milhões de hectares, com produtividade média de 4.752 kg ha⁻¹, representando aproximadamente 28% da produção global de cereais, ficando atrás apenas do milho e à frente do trigo (FAO, 2021). A Ásia concentrou 86,6% da produção, com destaque para China e Índia como principais produtores, enquanto as Américas responderam por 4,6%, sendo o Brasil e os Estados Unidos os maiores destaques, com produções de 10,3 e 9,9 milhões de toneladas, respectivamente. O Brasil, que representa 28% da produção americana e ocupa a 9ª posição mundial, também lidera o Mercosul, seguido por países como Peru, Colômbia e Uruguai, somando 23 milhões de toneladas no bloco. Na América Latina e Caribe, a produção foi de 26,8 milhões de toneladas, das quais 38,4% correspondem ao Brasil, consolidando sua relevância tanto regional quanto globalmente (Embrapa, 2025).

Entre os fatores mais limitantes a cultura do arroz, está a salinidade Mheni *et al.*, (2024), devido a efeitos negativos como o acúmulo e síntese de osmólitos, eliminação de espécies reativas de oxigênio e manutenção da homeostase de íons tóxicos (Liu *et al.*, 2023). A maior sensibilidade do arroz a salinidade ocorre no início do estágio vegetativo e do reprodutivo, contudo, as respostas das plantas são diretamente dependentes do genótipo utilizado (Stavridou

et al., 2017). Entre os mecanismos de resistência ativados estão mudanças morfofisiológicas, bioquímicas, anatômicas e moleculares, mais precisamente o ajuste da pressão osmótica, homeostase iônica, desintoxicação de espécies reativas de oxigênio e regulação hormonal (Arif *et al.*, 2020); (Zhao *et al.*, 2021). Ao avaliar o impacto da salinidade em dois genótipos de arroz, Ueda *et al.*, (2013) observaram que 8 dias de estresse salino diminuíram consideravelmente a condutância estomática, taxa de transpiração e a taxa de fixação fotossintética de CO₂ nos cultivares de arroz Juma67 e CFX18 em 33 e 42%, respectivamente.

A produtividade, exigência de manejo e demais características estão intimamente ligadas a cultivar. A cultivar de arroz irrigado São Francisco foi desenvolvida a partir do cruzamento da linhagem CMA 5544 pelo CNPaf/Embrapa e lançada em 1996 para os estados de Alagoas, Sergipe e Pernambuco, destacando-se pela alta produtividade e boa adaptação às condições do Médio e Baixo São Francisco (Embrapa, 1996). Ainda segundo a instituição de pesquisa, em ensaios realizados entre 1991 e 1995, apresentou produtividade média de 7.091 kg ha⁻¹, superando a cultivar Diamante e equiparando-se à testemunha comercial Metica 1. Possui ciclo médio de 130 dias, plantas modernas com folhas eretas, altura de 80 cm, alta capacidade de perfilhamento, resistência ao acamamento e baixa incidência de doenças. Seus grãos são longos e finos, com bom rendimento no beneficiamento, e apresentam excelente qualidade culinária, sendo soltos e macios após o cozimento, com baixo teor de amilose e gelatinização em baixa temperatura (Embrapa, 1996).

4. Referências

Embrapa. (1996). *São Francisco: cultivar de arroz irrigado de alta produtividade para o Médio e Baixo São Francisco*. Aracaju: Embrapa. Disponível em file:///C:/Users/Pichau/Desktop/T%C3%A2nia/FD1996.002.pdf. Acesso em 25 de julho de 2025.

Nações Unidas Brasil. (2021, novembro 4). 1,5 bilhão de pessoas vivem com solo salgado demais para ser fértil. Nações Unidas Brasil. Disponível em: <https://brasil.un.org/pt-br/152392-15-bilh%C3%A3o-de-pessoas-vivem-com-solo-salgado-demais-para-ser-f%C3%A9rtil>. Acessado em: 28 de julho de 2025.

Superintendência do Desenvolvimento do Nordeste – SUDENE. (2021). Relatório técnico: Semiárido. Recife: SUDENE. Disponível em: <https://www.gov.br/sudene/pt-br/centrais-de-conteudo/02semiariadorelatorionv.pdf>. Acessado em: 28 de julho de 2025.

Embrapa. (2025). Estatísticas de produção de arroz – Agência de Informação Embrapa. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. Disponível em:

<https://www.embrapa.br/agencia-de-informacao-tecnologica/cultivos/arroz/pre-producao/socioeconomia/estatistica-de-producao>. Acessado em: 28 de julho de 2025.

Al-Huqail, A. A., Saleem, M. H., Ali, B., Azeem, M., Mumtaz, S., Yasin, G., Marc, R. A., & Ali, S. (2023). Efficacy of priming wheat (*Triticum aestivum*) seeds with a benzothiazine derivative to improve drought stress tolerance. *Functional Plant Biology*, 50(11), 915–931. <https://doi.org/10.1071/FP22140>

Allen, L. H., Kimball, B. A., Bunce, J. A., Yoshimoto, M., Harazono, Y., Baker, J. T., Boote, K. J., & White, J. W. (2020a). Fluctuations of CO₂ in Free-Air CO₂ Enrichment (FACE) depress plant photosynthesis, growth, and yield. *Agricultural and Forest Meteorology*, 284, 107899. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2020.107899>

Al-Tamimi, N., Oakey, H., Tester, M., & Negrão, S. (s.d.). Assessing rice salinity tolerance: From phenomics to association mapping. In *[Sem informações editoriais]* (pp. 339–375). https://doi.org/10.1007/978-1-0716-1068-8_23

Arif, Y., Singh, P., Siddiqui, H., Bajguz, A., & Hayat, S. (2020). Salinity induced physiological and biochemical changes in plants: An omic approach towards salt stress tolerance. *Plant Physiology and Biochemistry*, 156, 64–77. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.08.042>

Arnon, D. I. (1949). Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiology*, 24(1), 1–15. <https://doi.org/10.1104/pp.24.1.1>

Bagard, M., Le Thiec, D., Delacote, E., Hasenfratz-Sauder, M.-P., Banvoy, J., Gérard, J., Dizengremel, P., & Jolivet, Y. (2008). Ozone-induced changes in photosynthesis and photorespiration of hybrid poplar in relation to the developmental stage of the leaves. *Physiologia Plantarum*, 134(4), 559–574. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2008.01160.x>

Baker, A. L., & Tolbert, N. E. (1966). [62] Glycolate oxidase (ferredoxin-containing form). In *[Sem informações editoriais]* (pp. 338–342). [https://doi.org/10.1016/0076-6879\(66\)09069-4](https://doi.org/10.1016/0076-6879(66)09069-4)

Bäurle, I., & Trindade, I. (2020). Chromatin regulation of somatic abiotic stress memory. *Journal of Experimental Botany*, 71(17), 5269–5279. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa098>

Ben Mariem, S., Soba, D., Zhou, B., Loladze, I., Morales, F., & Aranjuelo, I. (2021). Climate change, crop yields, and grain quality of C3 cereals: A meta-analysis of [CO₂], temperature, and drought effects. *Plants*, 10(6), 1052. <https://doi.org/10.3390/plants10061052>

Bhargava, S., & Mitra, S. (2021). Elevated atmospheric CO₂ and the future of crop plants. *Plant Breeding*, 140(1), 1–11. <https://doi.org/10.1111/pbr.12871>

Bindi, M., Fibbi, L., & Miglietta, F. (2001). Free Air CO₂ Enrichment (FACE) of grapevine (*Vitis vinifera* L.): II. Growth and quality of grape and wine in response to elevated CO₂ concentrations. *European Journal of Agronomy*, 14(2), 145–155. [https://doi.org/10.1016/S1161-0301\(00\)00093-9](https://doi.org/10.1016/S1161-0301(00)00093-9)

- Bradford, M. (1976). A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*, 72(1–2), 248–254. <https://doi.org/10.1006/abio.1976.9999>
- Braga, F. M., Ferreira, E. A., Freitas, M. S. S., Cabral, C. M., Santos, J. B. dos, Aspiazu, I., Fernandes, L. A., & Sampaio, R. A. (2021a). Crescimento de *Bidens pilosa* e feijoeiro submetidos a diferentes concentrações de CO₂ e arranjos competitivos. *Research, Society and Development*, 10(7), e33410716651. <https://doi.org/10.33448/rsd-v10i7.16651>
- Braga, F. M., *et al.* (2021b). Revisão: Crescimento de plantas C3 e C4 em resposta a diferentes concentrações de CO₂. *Research, Society and Development*, 10(7), e33810716701. <https://doi.org/10.33448/rsd-v10i7.16701>
- Brito, F. A. L., Pimenta, T. M., Henschel, J. M., Martins, S. C. V., Zsögön, A., & Ribeiro, D. M. (2020). Elevated CO₂ improves assimilation rate and growth of tomato plants under progressively higher soil salinity by decreasing abscisic acid and ethylene levels. *Environmental and Experimental Botany*, 176, 104050. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2020.104050>
- Cai, C., *et al.* (2016). Responses of wheat and rice to factorial combinations of ambient and elevated CO₂ and temperature in FACE experiments. *Global Change Biology*, 22(2), 856–874. <https://doi.org/10.1111/gcb.13065>
- Cai, C., *et al.* (2020). The acclimation of leaf photosynthesis of wheat and rice to seasonal temperature changes in T-FACE environments. *Global Change Biology*, 26(2), 539–556. <https://doi.org/10.1111/gcb.14830>
- Charng, Y.-Y., Mitra, S., & Yu, S.-J. (2023). Maintenance of abiotic stress memory in plants: Lessons learned from heat acclimation. *The Plant Cell*, 35(1), 187–200. <https://doi.org/10.1093/plcell/koac313>
- Companhia Nacional de Abastecimento. (2024). *Séries históricas, 2023*. <http://www.conab.gov.br/conteudos>
- Crous, K. Y., Walters, M. B., & Ellsworth, D. S. (2008). Concentração elevada de CO₂ afeta relações fotossíntese-nitrogênio foliar em *Pinus taeda* ao longo de nove anos em FACE. *Tree Physiology*, 28(4), 607–614. <https://doi.org/10.1093/treephys/28.4.607>
- Dorneles, K., Furtado, E. B., & Dallagnol, L. J. (2018). Controle da mancha parda, pigmentos fotossintéticos e o dano celular em plantas de arroz submetidas à elevação da concentração do CO₂ atmosférico. *Revista da Jornada de Pós-Graduação e Pesquisa - Congrega Urcamp*, 15, 960–974.
- Dorneles, K. R., Posso, D. A., Rebhahn, I., Deuner, S., Pazdiora, P. C., Ávila, L. A., & Dallagnol, L. J. (2019). Respostas morfofisiológicas e rendimento de grãos do trigo mediados pelo aumento da concentração de CO₂ atmosférico. *Revista Brasileira de Ciências Agrárias*, 14(1), 1–7. <https://doi.org/10.5039/agraria.v14i1a5600>

- Dramalis, C., Katsantonis, D., & Koutroubas, S. D. (2021). Rice growth, assimilate translocation, and grain quality in response to salinity under Mediterranean conditions. *AIMS Agriculture and Food*, 6(1), 255–272. <https://doi.org/10.3934/agrfood.2021017>
- Fernandes, M. C. N., Botelho, F. B. S., Souza, K. R. D., Pereira, G. C., Silva, C. S. C., & Castro, D. G. (2020). Atividade da enzima nitrato redutase em arroz de terras altas sob condições de estresse hídricos. *Nativa*, 8(4), 484–489. <https://doi.org/10.31413/nativa.v8i4.9707>
- Ferreira-Silva, S. L., Silveira, J. A. G., Voigt, E. L., Soares, L. S. P., & Viégas, R. A. (n.d.). Changes in physiological indicators associated with salt tolerance in two contrasting cashew rootstocks. *Brazilian Journal of Plant Physiology*. <https://www.scielo.br/j/bjpp/a/CSJhwd6HQNQvDx36Sgs8JBf/?format=pdf&lang=en>
- Figueiredo, F. R. A., Fátima, R. T. de, Nóbrega, J. S., Silva, T. I. da, Ferreira, J. T. A., Ribeiro, J. E. da S., Leal, M. P. da S., Soares, L. A. dos A., & Dias, T. J. (2023). Morphophysiology and gas exchange of pomegranate under salt stress and foliar application of nitrogen. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, 27(12), 958–965. <https://doi.org/10.1590/1807-1929/agriambi.v27n12p958-965>
- Gago, J., Daloso, D. M., Carriquí, M., Nadal, M., Morales, M., Araújo, W. L., Nunes-Nesi, A., & Flexas, J. (2020). Mesophyll conductance: The leaf corridors for photosynthesis. *Biochemical Society Transactions*, 48(2), 429–439. <https://doi.org/10.1042/BST20190312>
- Giannopolitis, C. N., & Ries, S. K. (1977). Superoxide dismutases. *Plant Physiology*, 59(2), 309–314. <https://doi.org/10.1104/pp.59.2.309>
- Griffith, O. W. (1980). Determination of glutathione and glutathione disulfide using glutathione reductase and 2-vinylpyridine. *Analytical Biochemistry*, 106(1), 207–212. [https://doi.org/10.1016/0003-2697\(80\)90139-6](https://doi.org/10.1016/0003-2697(80)90139-6)
- Hadia, E., Slama, A., Romdhane, L., Cheikh M'hamed, H., Fahej, M. A. S., & Radhouane, L. (2023). Seed priming of bread wheat varieties with growth regulators and nutrients improves salt stress tolerance particularly for the local genotype. *Journal of Plant Growth Regulation*, 42(1), 304–318. <https://doi.org/10.1007/s00344-021-10548-3>
- Harmens, H., Marriott, D. J., & Ashenden, T. W. (2005). Photosynthetic capacity and productivity of CO₂-enriched rice (*Oryza sativa* L.) under field conditions. *Journal of Crop Improvement*, 13(1–2), 55–72. https://doi.org/10.1300/J411v13n01_04
- Hasegawa, T., Sakai, H., Tokida, T., Nakamura, H., Zhu, C., Usui, Y., Yoshimoto, M., Fukuoka, M., Wakatsuki, H., Katayanagi, N., & Okada, M. (2013). Rice cultivar responses to elevated CO₂ at two free-air CO₂ enrichment (FACE) sites in Japan. *Functional Plant Biology*, 40(2), 148. <https://doi.org/10.1071/FP12357>
- Havir, E. A., & McHale, N. A. (1987). Biochemical and developmental characterization of multiple forms of catalase in tobacco leaves. *Plant Physiology*, 84(2), 450–455. <https://doi.org/10.1104/pp.84.2.450>

Hu, S., Chen, W., Tong, K., Wang, Y., Jing, L., Wang, Y., & Yang, L. (2022). Response of rice growth and leaf physiology to elevated CO₂ concentrations: A meta-analysis of 20-year FACE studies. *Science of the Total Environment*, 807, 151017. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.151017>

Hu, S., Li, T., Wang, Y., Gao, B., Jing, L., Zhu, J., Wang, Y., Huang, J., & Yang, L. (2024). Effects of free air CO₂ enrichment (FACE) on grain yield and quality of hybrid rice. *Field Crops Research*, 306, 109237. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2023.109237>

IPCC. (2020). *Painel Intergovernamental sobre Mudança do Clima – Síntese do AR6*. <https://www.ipcc.ch/report/ar6/syr/>

Jones, A. G., Scullion, J., Ostle, N., Levy, P. E., & Gwynn-Jones, D. (2014). Completing the FACE of elevated CO₂ research. *Environment International*, 73, 252–258. <https://doi.org/10.1016/j.envint.2014.07.021>

Neto, J. B. (n.d.). *Efeito do aumento da concentração de CO₂ ambiente na eficiência fotossintética e proteção oxidativa em plantas de arroz submetidas ao déficit hídrico* [Dissertação de mestrado, Universidade Federal Rural de Pernambuco]. <http://www.tede2.ufrpe.br:8080/tede2/handle/tede2/8448>

Kampfenkel, K., Van Montagu, M., & Inzé, D. (1995). Extraction and determination of ascorbate and dehydroascorbate from plant tissue. *Analytical Biochemistry*, 225(1), 165–167. <https://doi.org/10.1006/abio.1995.1127>

Kazemi, S., Eshghizadeh, H.R., Zahedi, M. Responses of Four Rice Varieties to Elevated CO₂ and Different Salinity Levels Rice Science, 2018, 25(3): 142 151. <http://dx.doi.org/10.1016/j.rsci.2018.04.002>

Khalid, F., Farooq, M., Murtaza, G., Uphoff, N., Mahmood, N., & Raza, M. A. S. (2022). Evaluating direct dry-seeding and seed-priming used with the system of rice intensification vs. conventional rice cultivation in Pakistan. *Journal of Crop Improvement*, 36(1), 128–155. <https://doi.org/10.1080/15427528.2021.1910094>

Khan, M. M., Akram, M. T., Qadri, R. W. K., & Al-Yahyai, R. (2020). Role of grapevine rootstocks in mitigating environmental stresses: A review. *Journal of Agricultural and Marine Sciences*, 25(2), 1–12. <https://doi.org/10.24200/jams.vol25iss2pp1-12>

Leakey, A. D. B., Ainsworth, E. A., Bernacchi, C. J., Rogers, A., Long, S. P., & Ort, D. R. (2009). Elevated CO₂ effects on plant carbon, nitrogen, and water relations: Six important lessons from FACE. *Journal of Experimental Botany*, 60(10), 2859–2876. <https://doi.org/10.1093/jxb/erp096>

Li, S., Li, Y., Gao, Y., He, X., Zhang, D., Liu, B., & Li, Q. (2020a). Effects of CO₂ enrichment on non-structural carbohydrate metabolism in leaves of cucumber seedlings under salt stress. *Scientia Horticulturae*, 265, 109275. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2020.109275>

- Li, X., Li, J., Wu, J., Li, Y., Zhang, M., & Yuan, X. (2020b). Physiological and molecular basis of promoting leaf growth in strawberry (*Fragaria ananassa* Duch.) by CO₂ enrichment. *Biotechnology & Biotechnological Equipment*, 34(1), 905–917. <https://doi.org/10.1080/13102818.2020.1811766>
- Lima, G. S. D., Pinheiro, F. W. A., Dias, A. S., Gheyi, H. R., Silva, S. S. D., Soares, L. A. A., Silva, A. A. R. D., Fernandes, P. D., & Dantas, J. S. (2020). Water status, cell damage and gas exchanges in West Indian cherry (*Malpighia emarginata*) under salt stress and nitrogen fertilization. *Australian Journal of Crop Science*, 14(2), 319–324. <https://doi.org/10.21475/ajcs.20.14.02.p2320>
- Liu, H., Able, A. J., & Able, J. A. (2022). Priming crops for the future: Rewiring stress memory. *Trends in Plant Science*, 27(7), 699–716. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2021.11.015>
- Liu, L., Huang, L., Lin, X., & Sun, C. (2020). Hydrogen peroxide alleviates salinity-induced damage through enhancing proline accumulation in wheat seedlings. *Plant Cell Reports*, 39(5), 567–575. <https://doi.org/10.1007/s00299-020-02513-3>
- Liu, Y., Hu, J., Wang, S., Li, X., Zhang, X., Yang, Y., & Li, Y. (2023). Improvement of salinity tolerance in water-saving and drought-resistance rice (WDR). *International Journal of Molecular Sciences*, 24(6), 5444. <https://doi.org/10.3390/ijms24065444>
- Lupo, Y., Schlisser, A., Dong, S., Rachmilevitch, S., Fait, A., & Lazarovitch, N. (2022). Root system response to salt stress in grapevines (*Vitis* spp.): A link between root structure and salt exclusion. *Plant Science*, 325, 111460. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2022.111460>
- Lv, C., Huang, Y., Sun, W., Yu, L., & Zhu, J. (2020). Response of rice yield and yield components to elevated [CO₂]: A synthesis of updated data from FACE experiments. *European Journal of Agronomy*, 112, 125961. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2019.125961>
- Maia Júnior, S. de O., Andrade, J. R. D., Nascimento, R. D., Lima, R. F. D., Nascimento, E. C. S., & Ferreira, V. M. (2022). Physiological parameters of tomato plants subjected to salinity and treated with brassinosteroid. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 57. <https://doi.org/10.1590/s1678-3921.pab2022.v57.01885>
- Major, J. E., Mosseler, A., & Malcolm, J. W. (2018). Variação genética entre pinheiros e abetos em eficiências de assimilação e regulação fotossintética sob CO₂ elevado. *Trees*, 32, 215–229. <https://doi.org/10.1007/s00468-017-1625-4>
- Major, J. E., Mosseler, A., & Malcolm, J. W. (2022). Eficiências de assimilação e respostas de troca gasosa de quatro espécies de *Salix* em CO₂ elevado sob estresse de umidade do solo e tratamentos de fertilização. *Forests*, 13(5), 776. <https://doi.org/10.3390/f13050776>
- Manea, A., Geedicke, I., & Leishman, M. R. (2020). Elevated carbon dioxide and reduced salinity enhance mangrove seedling establishment in an artificial saltmarsh community. *Oecologia*, 192(1), 273–280. <https://doi.org/10.1007/s00442-019-04563-1>

- Marcondes, J., & Garcia, A. B. (2009). Aspectos citomorfológicos do estresse salino em plântulas de arroz (*Oryza sativa* L.). *Arquivos do Instituto Biológico*, 76(2), 187–194. <https://doi.org/10.1590/1808-1657v76p1872009>
- Marshall, B., & Biscoe, P. V. (1980). A model for C3 leaves describing the dependence of net photosynthesis on irradiance. *Journal of Experimental Botany*, 31(1), 41–48. <https://doi.org/10.1093/jxb/31.1.41>
- Matos Filho, H. A., & Carvalho, R. D. C. M. (2020). Análise de carboidratos solúveis em plantas de arroz. *Cientific@ - Multidisciplinary Journal*, 7(1), 1–8. <https://doi.org/10.29247/2358-260X.2020v7i1.4118>
- Mheni, N. T., Kilasi, N., Quiloy, F. A., Heredia, M. C., Bilaro, A., Meliyo, J., Dixit, S., & Nchimbi Msolla, S. (2024). Breeding rice for salinity tolerance and salt-affected soils in Africa: A review. *Cogent Food & Agriculture*, 10(1), 2327666. <https://doi.org/10.1080/23311932.2024.2327666>
- Moon, T., Choi, H. Y., Jung, D. H., Chang, S. H., & Son, J. E. (2020). Prediction of CO₂ concentration via long short-term memory using environmental factors in greenhouses. *Horticultural Science and Technology*, 38(2), 201–209. <https://doi.org/10.7235/HORT.20200019>
- Munns, R., Gilliham, M., Kelly, N., Byrt, C. S., Campbell, M. T., Chen, Z.-H., ... & Tester, M. (2020). Energy costs of salt tolerance in crop plants. *New Phytologist*, 225(3), 1072–1090. <https://doi.org/10.1111/nph.15864>
- National Oceanic and Atmospheric Administration – NOAA. (2024). *Trends in atmospheric carbon dioxide*. <https://gml.noaa.gov/ccgg/trends/global.html> (Acesso em 20 abr. 2024)
- Nóbrega, J. S., Silva, T. I. da, Lopes, A. S., Costa, R. N. M., Ribeiro, J. E. da S., Silva, E. C. da, Bezerra, A. C., Silva, A. V. da, & Dias, T. J. (2023). Foliar nitrogen fertilization attenuating harmful effects of salt stress on purple basil. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, 27(6), 472–479. <https://doi.org/10.1590/1807-1929/agriambi.v27n6p472-479>
- Nowak, R. S., Ellsworth, D. S., & Smith, S. D. (2004). Functional responses of plants to elevated atmospheric CO₂ – Do photosynthetic and productivity data from FACE experiments support early predictions? *New Phytologist*, 162(2), 253–280. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01033.x>
- Nunes Pires, S., Silva, F. R., Oliveira, L. R., Silva, A. C., Costa, A. C., & Almeida, R. (2024). Impact of elevated CO₂ concentration on carbon and nitrogen metabolism of irrigated rice plants. *Journal of Plant Nutrition*, 1–17. <https://doi.org/10.1080/01904167.2024.2316004>
- Osmira, F. da S., & Wander, A. E. (2023). *Estatística de produção*. <https://www.embrapa.br/agencia-de-informacao-tecnologica/cultivos/arroz/pre-producao/socioeconomia/estatistica-de-producao> (Acesso em 27 abr. 2024)

- Panda, K., Chakraborty, K., Mazumder, A., Biswas, A. K., Pal, A., Mondal, S., ... & Kundu, R. (2023). The plant response to high CO₂ levels is heritable and orchestrated by DNA methylation. *New Phytologist*, 238(6), 2427–2439. <https://doi.org/10.1111/nph.18876>
- Paul, A., Mondal, S., Pal, A., Biswas, S., Chakraborty, K., Mazumder, A., Biswas, A. K., & Kundu, R. (2023). Seed priming with NaCl helps to improve tissue tolerance, potassium retention ability of plants, and protects the photosynthetic ability in two different legumes, chickpea and lentil, under salt stress. *Planta*, 257(6), 111. <https://doi.org/10.1007/s00425-023-04150-y>
- Pérez-López, U., Robredo, A., Lacuesta, M., Sgherri, C., Muñoz-Rueda, A., Navari-Izzo, F., & Mena-Petite, A. (2009). The oxidative stress caused by salinity in two barley cultivars is mitigated by elevated CO₂. *Physiologia Plantarum*, 135(1), 29–42. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2008.01174.x>
- Perrella, G., Bäurle, I., & van Zanten, M. (2022). Epigenetic regulation of thermomorphogenesis and heat stress tolerance. *New Phytologist*, 234(4), 1144–1160. <https://doi.org/10.1111/nph.17970>
- Pissolato, M. D., Martins, T. S., Fajardo, Y. C. G., Souza, G. M., Machado, E. C., & Ribeiro, R. V. (2024). Stress memory in crops: What we have learned so far. *Theoretical and Experimental Plant Physiology*. <https://doi.org/10.1007/s40626-024-00315-6>
- Porteaus, F., *et al.* (2009). Effect of Free Air Carbon Dioxide Enrichment (FACE) on the chemical composition and nutritive value of wheat grain and straw. *Animal Feed Science and Technology*, 149(3–4), 322–332. <https://doi.org/10.1016/j.anifeedsci.2008.07.003>
- Qian, L., Liu, X., Huang, Z., Wang, L., Zhang, Y., Gao, Y., Gui, F., & Chen, F. (2021). Elevated CO₂ enhances the host resistance against the western flower thrips, *Frankliniella occidentalis*, through increased callose deposition. *Journal of Pest Science*, 94(1), 55–68. <https://doi.org/10.1007/s10340-019-01123-7>
- Raza, M. A. S., *et al.* (2024). Seed priming with selenium improves growth and yield of quinoa plants suffering drought. *Scientific Reports*, 14(1), 886. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-51371-6>
- Reich, P. B., Hobbie, S. E., Lee, T. D., & Pastore, M. A. (2018). Response to Comment on “Unexpected reversal of C₃ versus C₄ grass response to elevated CO₂ during a 20-year field experiment.” *Science*, 361(6402). <https://doi.org/10.1126/science.aau1300>
- Ribeiro, D. L., Mattos, V. L. D., & Longaray, A. A. (2023). Previsão da emissão de CO₂ e gases do efeito estufa em lavouras de arroz no estado do Rio Grande do Sul. *Anais [...]*. <https://doi.org/10.5540/03.2023.010.01.0083>
- Ribeiro, R. V., Machado, E. C., Santos, M. G., & Oliveira, R. F. (2009). Photosynthesis and water relations of well-watered orange plants as affected by winter and summer conditions. *Photosynthetica*, 47(2), 215–222. <https://doi.org/10.1007/s11099-009-0035-2>

- Rodríguez Coca, L.I.; García González, M.T.; Gil Unday, Z.; Jiménez Hernández, J.; Rodríguez Jáuregui, M.M.; Fernández Cancio, Y. Effects of Sodium Salinity on Rice (*Oryza sativa* L.) Cultivation: A Review. *Sustainability* **2023**, *15*, 1804. <https://doi.org/10.3390/su15031804>
- Rossatto, T., Souza, G. M., do Amaral, M. N., Auler, P. A., Pérez-Alonso, M.-M., Pollmann, S., & Braga, E. J. B. (2023a). Cross-stress memory: Salt priming at vegetative growth stages improves tolerance to drought stress during grain-filling in rice plants. *Environmental and Experimental Botany*, *206*, 105187. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2022.105187>
- Rossatto, T., Souza, G. M., do Amaral, M. N., Auler, P. A., Pérez-Alonso, M.-M., Pollmann, S., & Braga, E. J. B. (2023b). Cross-stress memory: Salt priming at vegetative growth stages improves tolerance to drought stress during grain-filling in rice plants. *Environmental and Experimental Botany*, *206*, 105187. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2022.105187>
- Sakai, H., Yagi, K., Kobayashi, K., & Kawashima, S. (2001). Rice carbon balance under elevated CO₂. *New Phytologist*, *150*(2), 241–249. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2001.00105.x>
- Schreiber, U., Bilger, W., Hormann, H., & Neubauer, C. (1996). Chlorophyll fluorescence as a diagnostic tool: Basics and some aspects of practical relevance. In A. S. Raghavendra (Ed.), *Photosynthesis: A comprehensive treatise* (pp. 320–336).
- Shafique Ahmad, K., *et al.* (2024). Transgenerational seed exposure to elevated CO₂ involves stress memory regulation at metabolic levels to confer drought resistance in wheat. *ACS Omega*, *9*(18), 20042–20055. <https://doi.org/10.1021/acsomega.3c10379>
- Sharkey, T. D., Bernacchi, C. J., Farquhar, G. D., & Singsaas, E. L. (2007). Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C₃ leaves. *Plant, Cell & Environment*, *30*(9), 1035–1040. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01710.x>
- Sharma, S., Raviteja, D. H., Kumar, T., Bindraban, P. S., & Pandey, R. (2024). Nutrient remobilization and C:N:P stoichiometry in response to elevated CO₂ and low phosphorus availability in rice cultivars introgressed with and without Pup1. *Plant Physiology and Biochemistry*, *210*, 108657. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2024.108657>
- Shen, M., *et al.* (2023). Elevated CO₂ and temperature under future climate change increase severity of rice sheath blight. *Frontiers in Plant Science*, *14*, 1115614. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1115614>
- Soares, F. A., Chiangmai, P. N., Duangkaew, P., Pootaeng-on, Y., & Nurhidayati. (2023). Exogenous trehalose application in rice to mitigate saline stress at the tillering stage. *Pesquisa Agropecuária Tropical*, *53*. <https://doi.org/10.1590/1983-40632023v5375695>
- Song, C., Dong, S., Schlisser, A., Lupo, Y., Rachmilevitch, S., Lazarovitch, N., & Fait, A. (2024). Rootstock varietal ability in accumulation of chloride ions underpins improved physiology and metabolism of grapevine exposed to salinity. *Scientia Horticulturae*, *328*, 112964. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2024.112964>

- Souza, N. C. S., Silveira, J. A. G., Silva, E. N., Lima Neto, M. C., Lima, C. S., Aragão, R. M., & Ferreira-Silva, S. L. (2019). High CO₂ favors ionic homeostasis, photoprotection, and lower photorespiration in salt-stressed cashew plants. *Acta Physiologiae Plantarum*, 41(9), 158. <https://doi.org/10.1007/s11738-019-2947-1>
- Stavridou, E., Hastings, A., Webster, R. J., & Robson, P. R. H. (2017). The impact of soil salinity on the yield, composition and physiology of the bioenergy grass *Miscanthus × giganteus*. *GCB Bioenergy*, 9(1), 92–104. <https://doi.org/10.1111/gcbb.12351>
- Takagi, M., El-Shemy, H. A., Sasaki, S., Toyama, S., Kanai, S., Saneoka, H., & Fujita, K. (2009). Elevated CO₂ concentration alleviates salinity stress in tomato plant. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B – Plant and Soil Science*, 59(1), 87–96. <https://doi.org/10.1080/09064710801932425>
- Takai, T., *et al.* (2023). MORE PANICLES 3, a natural allele of OsTB1/FC1, impacts rice yield in paddy fields at elevated CO₂ levels. *The Plant Journal*, 114(4), 729–742. <https://doi.org/10.1111/tpj.16143>
- Ueda, A., Yahagi, H., Fujikawa, Y., Nagaoka, T., Esaka, M., Calcaño, M., González, M. M., Hernández Martich, J. D., & Saneoka, H. (2013). Comparative physiological analysis of salinity tolerance in rice. *Soil Science and Plant Nutrition*, 59(6), 896–903. <https://doi.org/10.1080/00380768.2013.842883>
- USDA – United States Department of Agriculture. (2024). *Production, supply and distribution*. <https://www.usda.gov/oce/commodity/wasde> (Accessed April 20, 2024)
- Van Dijk, M., Morley, T., Rau, M. L., & Saghai, Y. (2021). A meta-analysis of projected global food demand and population at risk of hunger for the period 2010–2050. *Nature Food*, 2(7), 494–501. <https://doi.org/10.1038/s43016-021-00322-9>
- Van Zelm, E., Zhang, Y., & Testerink, C. (2020). Salt tolerance mechanisms of plants. *Annual Review of Plant Biology*, 71(1), 403–433. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050718-100005>
- Viégas, R. A., Silveira, J. A. G. da, Lima Junior, A. R. de, Queiroz, J. E., & Fausto, M. J. M. (2001). Effects of NaCl-salinity on growth and inorganic solute accumulation in young cashew plants. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, 5(2), 216–222. <https://doi.org/10.1590/S1415-43662001000200007>
- Villagómez-Aranda, A. L., Feregrino-Pérez, A. A., García-Ortega, L. F., González-Chavira, M. M., Torres-Pacheco, I., & Guevara-González, R. G. (2022). Activating stress memory: Eustressors as potential tools for plant breeding. *Plant Cell Reports*, 41(7), 1481–1498. <https://doi.org/10.1007/s00299-022-02858-x>
- Wanderley, J. A. C., Azevedo, C. A. V. de, Brito, M. E. B., Ferreira, F. N., Cordão, M. A., & Lima, R. F. de. (2022). Gas exchange in yellow passion fruit under irrigation water salinity and nitrogen fertilization. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, 26(2), 135–141. <https://doi.org/10.1590/1807-1929/agriambi.v26n2p135-141>

- Wanderley, J. A. C., Brito, M. E. B., Azevedo, C. A. V. de, Silva, F. C., Ferreira, F. N., & Lima, R. F. de. (2020). Cell damage and biomass of yellow passion fruit under water salinity and nitrogen fertilization. *Revista Caatinga*, 33(3), 757–765. <https://doi.org/10.1590/1983-21252020v33n319rc>
- Wang, W., Cai, C., He, J., Gu, J., Zhu, G., Zhang, W., Zhu, J., & Liu, G. (2020). Yield, dry matter distribution and photosynthetic characteristics of rice under elevated CO₂ and increased temperature conditions. *Field Crops Research*, 248, 107605. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2019.107605>
- Wang, X., Cai, C., Song, L., Zhou, W., Yang, X., Gu, X., & Zhu, C. (2024). Responses of rice grain yield and quality to factorial combinations of ambient and elevated CO₂ and temperature in T-FACE environments. *Field Crops Research*, 309, 109328. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2024.109328>
- Wellburn, A. R. (1994). The spectral determination of chlorophylls a and b, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *Journal of Plant Physiology*, 144(3), 307–313. [https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(11\)81192-2](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(11)81192-2)
- Wu, X., Shu, S., Wang, Y., Yuan, R., & Guo, S. (2019). Exogenous putrescine alleviates photoinhibition caused by salt stress through cooperation with cyclic electron flow in cucumber. *Photosynthesis Research*, 141(3), 303–314. <https://doi.org/10.1007/s11120-019-00631-y>
- Xu, X., Wu, P., Song, H., Zhang, J., Zheng, S., Xing, G., Hou, L., & Li, M. (2020). Identification of candidate genes associated with photosynthesis in eggplant under elevated CO₂. *Biotechnology & Biotechnological Equipment*, 34(1), 1166–1175. <https://doi.org/10.1080/13102818.2020.1809519>
- Yang, X., Li, Y., Chen, H., Huang, J., Zhang, Y., Qi, M., Liu, Y., & Li, T. (2020). Photosynthetic response mechanism of soil salinity-induced cross-tolerance to subsequent drought stress in tomato plants. *Plants*, 9(3), 363. <https://doi.org/10.3390/plants9030363>
- Yang, X., Wang, D., Tao, Y., Shen, M., Ma, C., Cai, C., Song, L., Yin, B., & Zhu, C. (2023). Does elevated CO₂ enhance the arsenic uptake by rice? Yes or maybe: Evidences from FACE experiments. *Chemosphere*, 327, 138543. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2023.138543>
- Nakano, Y., & Asada, K. (1981). Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. *Plant and Cell Physiology*. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a076232>
- Zhao, S., Zhang, Q., Liu, M., Zhou, H., Ma, C., & Wang, P. (2021). Regulation of plant responses to salt stress. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(9), 4609. <https://doi.org/10.3390/ijms22094609>
- Zhou-Tsang, A., Wu, Y., Henderson, S. W., Walker, A. R., Borneman, A. R., Walker, R. R., & Gilliam, M. (2021). Grapevine salt tolerance. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 27(2), 149–168. <https://doi.org/10.1111/ajgw.12487>

Zimmermann, P., Heinlein, C., Orendi, G., & Zentgraf, U. (2006). Senescence-specific regulation of catalases in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. *Plant, Cell & Environment*, 29(6), 1049–1060. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2005.01459.x>

EXPERIMENTO 1

Fertilização com CO₂ elevado para atenuar danos fisiológicos e bioquímicos em plantas de arroz expostas à salinidade

Resumo

A fertilização com CO₂ elevado tem mostrado potencial em mitigar os efeitos deletérios do estresse salino em plantas de arroz. Contudo, requer exposições contínuas, o que levanta a hipótese de que uma exposição transitória nas fases iniciais, pode induzir o efeito priming em fases fenológicas posteriores. Com isso, este trabalho objetivou avaliar os efeitos benéficos da fertilização temporária com CO₂ elevado na proteção da atividade fotossintética, toxicidade iônica e danos oxidativos em plantas de arroz submetidas ao estresse salino, bem como, investigar esse efeito nas fases posteriores de desenvolvimento. O experimento conduzido na Universidade Federal Rural de Pernambuco, Nordeste brasileiro, foi composto por cinco tratamentos: Referência (plantas crescidas sob CO₂ ambiente – 400 ppm); Indução com CO₂ (plantas aclimatadas ao CO₂ elevado – 800 ppm); Recuperação do CO₂ (plantas expostas ao elevado CO₂ seguido da recuperação para 400 ppm); Salinidade + indução com CO₂ (plantas sob salinidade expostas ao elevado CO₂); Salinidade + remoção do CO₂ (plantas sob salinidade expostas ao CO₂ elevado seguido da remoção do elevado CO₂). Foram investigados parâmetros fisiológicos e bioquímicos. A fertilização com CO₂ elevado mitigou os efeitos deletérios da salinidade nas trocas gasosas, na eficiência fotoquímica e nos parâmetros bioquímicos avaliados. Assim como, reduziu a toxicidade iônica e os danos oxidativos. Embora o CO₂ elevado tenha atenuado os impactos do sal nas trocas gasosas e nos componentes fotoquímicos e bioquímicos, a exposição por apenas 20 dias consecutivos não foi suficiente para de forma consistente, ativar mecanismos de memória fisiológica em todos os parâmetros investigados. Entretanto, a exposição transitória ao CO₂ elevado ativou mecanismos de memória fisiológica que beneficiaram em ocasiões posteriores ao fornecimento, mesmo na presença de estresse salino, os teores de carboidratos, os parâmetros de eficiência fotossintética (V_cmax e A_{max}), a proteção enzimática e o teor de potássio, que se manteve estável mesmo com o aumento da concentração de sódio.

Palavras-chave: CO₂ elevado, Proteção oxidativa, Fotossíntese, salinidade, *Oryza sativa*

Abstract

Elevated CO₂ fertilization has shown potential in mitigating the deleterious effects of salt stress in rice plants. However, it requires continuous exposure, which raises the hypothesis that transient exposure during early stages may induce a priming effect in later phenological phases. Therefore, this study aimed to evaluate the beneficial effects of temporary elevated CO₂ fertilization on the protection of photosynthetic activity, ionic toxicity, and oxidative damage in rice plants subjected to salt stress, as well as to investigate this effect in later developmental stages. The experiment, conducted at the Federal Rural University of Pernambuco, Northeastern Brazil, consisted of five treatments: Reference (plants grown under ambient CO₂ – 400 ppm); CO₂ induction (plants acclimated to elevated CO₂ – 800 ppm); CO₂ recovery (plants exposed to elevated CO₂ followed by recovery at 400 ppm); Salinity + CO₂ induction (plants under salinity exposed to elevated CO₂); and Salinity + CO₂ removal (plants under salinity exposed to elevated CO₂ followed by removal of elevated CO₂). Physiological and biochemical parameters were investigated. Elevated CO₂ fertilization mitigated the deleterious effects of salinity on gas exchange, photochemical efficiency, and the biochemical parameters

evaluated. It also reduced ionic toxicity and oxidative damage. Although elevated CO₂ attenuated the impacts of salt stress on gas exchange and photochemical and biochemical components, exposure for only 20 consecutive days was not sufficient to consistently activate physiological memory mechanisms across all parameters investigated. Nevertheless, transient exposure to elevated CO₂ activated physiological memory mechanisms that benefited carbohydrate content, photosynthetic efficiency parameters (V_cmax and A_{max}), enzymatic protection, and potassium levels—which remained stable despite the increase in sodium concentration—even in later stages under salt stress.

Keywords: Elevated CO₂, Oxidative protection, Photosynthesis, Salinity, *Oryza sativa*

Introdução

A salinização do solo é um dos estresses mais severos na agricultura que se intensifica com as mudanças climáticas (Song *et al.*, 2024; Khan *et al.*, 2020). Diante deste desafio, as plantas realizam ajustes fisiológicos e bioquímicos (Munns *et al.*, 2020a), incluindo mecanismos de tolerância ao estresse osmótico e ao dano oxidativo, como a ativação de antioxidantes enzimáticos e não enzimáticos (Zhou-Tsang *et al.*, 2021; Marcondes; Garcia, 2009; Lupo *et al.*, 2022). Além disso há uma rápida dissipação de energia fotoquímica da fluorescência da clorofila que intui a proteção contra a fotoinibição (Yang *et al.*, 2020). Uma possível solução à toxicidade salina seria a fertilização com CO₂ a níveis elevados (Brito *et al.*, 2020; Lv *et al.*, 2020; Perez-Lopes *et al.*, 2009). Todavia, esse processo requer fumigações contínuas durante o ciclo completo da cultura (Jones *et al.*, 2014; Yang *et al.*, 2023; Lv *et al.*, 2020).

Embora a elevação do CO₂ atmosférico traga efeitos negativos devido ao efeito estufa por incrementos de temperatura ambiente, sua elevação tem mostrado resultados benéficos em mitigar efeitos nocivos da salinidade (Takagi *et al.*, 2009a; Brito *et al.*, 2020; Yang *et al.*, 2023; Braga *et al.*, 2021a). Em mudas de *Anacardium occidentale* L., o alto CO₂ estimula a alocação de biomassa melhorando o acúmulo de carboidratos e a razão K⁺/Na⁺ na planta, atenuando a toxicidade iônica da salinidade (Souza *et al.*, 2019). Em plantas C3, como o arroz (*Oryza sativa*), a maior relação CO₂/O₂ no mesófilo foliar estimula a fixação de carbono nos sítios de carboxilação dos cloroplastos reduzindo a atividade de oxigenase da Rubisco (Sakai *et al.*, 2001). Essa resposta diminui a fotorrespiração, potencializando a fotossíntese, atenuando danos oxidativos associados à produção de espécies reativas de oxigênio (EROS) e a peroxidação lipídica (Hu *et al.*, 2024; Bhargava; Mitra, 2021; Li *et al.*, 2020a; Pérez-López *et al.*, 2009).

Nos últimos decênios, diversas metodologias e instrumentações tem sido desenvolvida por pesquisadores visando a fertilização com CO₂ em plantas, incluindo o uso de Câmara de Crescimento Artificial (FITOTRON) e Câmara de topo aberto (Open top chamber – OTC). Em estudos de campo o sistema mais empregado tem sido o Free Air CO₂ Enrichment (FACE), que consiste em aplicar fumigações constantes por todo ciclo de desenvolvimento da planta (Allen *et al.*, 2020a; Takai *et al.*, 2023; Hu *et al.*, 2024; Wang *et al.*, 2020a). Todavia, o sistema apresenta limitações, pois não controla com precisão a concentração do gás (CO₂), além de ser uma técnica dispendiosa (Crous, Walters e Ellsworth, 2008; Major, Mosseler e Malcolm, 2018).

Uma alternativa promissora ao uso contínuo do CO₂ elevado seria a ativação de memória celular molecular/fisiológica nas plantas por meio do fenômeno de *Cross-tolerance*, que consiste na aclimação/maior resistência da planta a determinados fatores adversos pela prévia exposição ao respectivo fator em baixa intensidade (não letal) (Rossatto *et al.*, 2023a). Por exemplo, Liu *et al.*, (2020) concluíram que a aplicação de peróxido de hidrogênio junto a solução nutritiva uma única vez pode conferir resistência prolongada ao estresse salino em plantas de trigo. No caso dos efeitos benéficos do CO₂ a maioria dos estudos focam na aplicação simultânea dos dois fatores, como o CO₂ elevado associado a presença de salinidade (Kazemi *et al.*, 2018; Hu *et al.*, 2022) ou estresse hídrico (Kumar *et al.*, 2017; Kumar *et al.*, 2019; Zhang *et al.*, 2022), sem avaliar possíveis efeitos duradouros/permanentes da aclimação precoce ao CO₂.

Ainda não há relatos na literatura de como o CO₂ elevado, apenas em fases iniciais, poderia modular a permanência de mecanismos genético/bioquímico/fisiológico de células/tecidos/órgãos durante o ciclo das plantas, nem mesmo naquelas espécies de ciclo curto, assim como o arroz. Nesse estudo, objetivou-se avaliar os efeitos benéficos da fertilização temporária com CO₂ elevado nas fases de germinação/crescimento inicial na proteção da atividade fotossintética, toxicidade iônica e danos oxidativos em plantas de arroz submetidas ao estresse salino, bem como, investigar esse efeito nas fases posteriores de desenvolvimento. Partindo da hipótese que a fertilização transitória com CO₂ elevado durante a fase vegetativa inicial, induz a ativação de mecanismos de memória fisiológica capazes de atenuar o estresse salino em plantas de arroz em fases posteriores.

Métodos

2.1 Material vegetal e abordagem experimental

O experimento foi conduzido no Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal da Universidade Federal Rural de Pernambuco, na Unidade Acadêmica de Serra Talhada. As sementes de arroz (*Oryza sativa*), cultivar São Francisco, foram semeadas em vasos plásticos de 5 L em uma mistura de areia e vermiculita (v/v). Os vasos foram acondicionados em câmara de crescimento (Fitotron SGC 120) com condições controladas de temperatura (30°C dia/25°C noite), umidade relativa do ar (55% dia/65% noite) e densidade fluxo de fótons fotossintético (DFFF) de 300 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, com fotoperíodo de 12 h. Durante a germinação a umidade do substrato foi mantida próxima da saturação (verificada pela percolação) por irrigações diárias com água destilada e a partir de 10 dias após o semeio (DAS) as plântulas foram irrigadas com solução nutritiva de Hoagland e Arnon (1950) com metade da força ($\frac{1}{2}$), e mantidas em concentração de CO₂ ambiente (400 ppm) por 50 dias. Aos 60 DAS foram realizadas medidas de trocas gasosas e de atividade fotoquímica e colhidas três plantas para mensurar a massa seca, sendo essas medidas usadas como referência. Em seguida, as plantas foram divididas em dois grupos, ambos expostos ao CO₂ elevado (800 ppm) por 20 dias consecutivos e irrigado a cada três dias com solução nutritiva, sendo um grupo irrigado: com solução nutritiva (sem NaCl) e outro acrescida de NaCl (80 mM). Após esse período, foram realizadas as devidas mensurações necessárias e a concentração de CO₂ foi reduzida para o CO₂ ambiente (400 ppm) por mais 20 dias, para a fase de recuperação dos efeitos do elevado CO₂.

Essa abordagem possibilitou os tratamentos: Referência (plantas crescidas sob CO₂ ambiente – 400 ppm); Indução com CO₂ (plantas expostas a CO₂ elevado por 20 dias); Recuperação do CO₂ (expostas ao elevado CO₂ seguido da recuperação por 20 dias); Salinidade + indução com CO₂ (sob salinidade expostas ao elevado CO₂ por 20 dias); Salinidade + remoção do CO₂ (sob salinidade expostas ao CO₂ elevado seguido da remoção do elevado CO₂ por 20 dias). Com isso, avaliou-se os possíveis efeitos benéficos do CO₂ na fase indução, bem como a manutenção desses efeitos após a fase de recuperação do elevado CO₂, nas plantas crescendo na ausência e presença de salinidade.

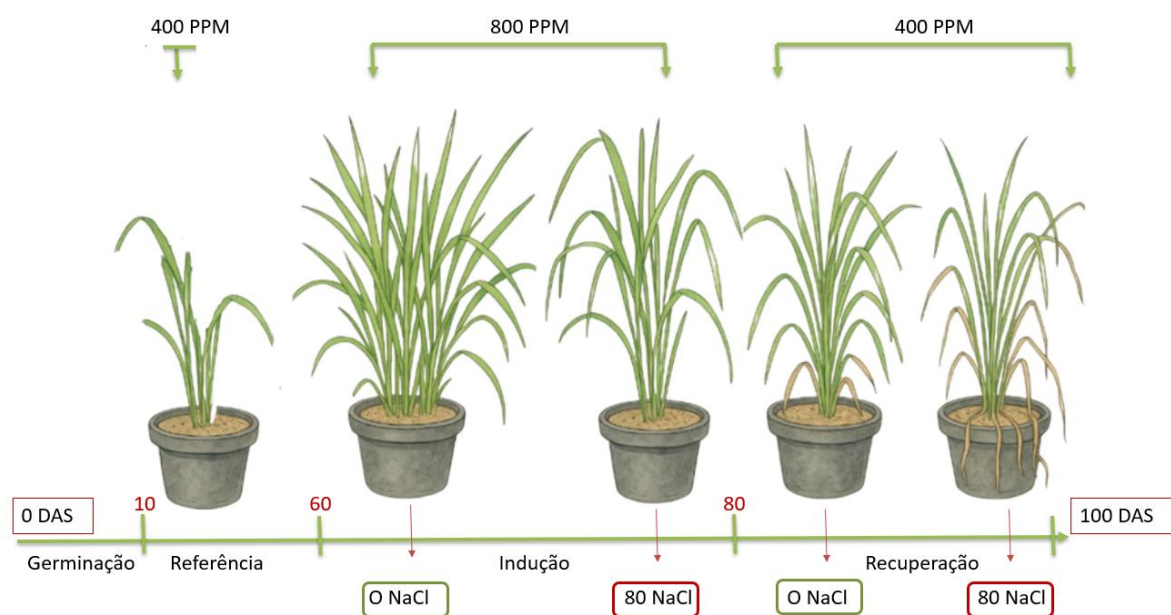


Figura 3 Desenho experimental mostrando a condução das plantas desde o semeio até a aplicação dos tratamentos de referência e de salinidade, associada às fases de indução e de recuperação do elevado CO_2 . Durante a germinação (10 d) a umidade do substrato foi mantida com água destilada, seguida da aplicação de solução nutritiva diluída (1/2) por 50 dias sob CO_2 ambiente (400 ppm). Seta azul indicando o momento da amostragem para o tratamento de referência.

Pela abordagem experimental empregada no estudo foram realizadas três amostragens, em três momentos: (i) aos 60 dias após o semeio (anterior a indução de CO_2); (ii) após 20 dias de tratamento com indução (80 DAS) e (iii) após 20 dias de recuperação do CO_2 elevado (100 DAS). Em cada amostragem, foram colhidas três plantas de cada tratamento. Para a avaliação dos parâmetros bioquímicos após a mensuração das variáveis fisiológicas foram coletadas amostras foliares, na presença de nitrogênio líquido e armazenadas a -80°C . A parte restante dos tecidos vegetais colhidos foram separados em folha, perfilho e raiz, acondicionadas em papel Kraft e secas em estufa (55°C) até atingir massa constante, para quantificação das medidas de crescimento e análises bioquímicas posteriores.

2.2 Medidas de trocas gasosas e fluorescência da clorofila a

Os parâmetros de trocas gasosas foram medidos utilizando um analisador portátil de gases infravermelhos (IRGA), modelo GFS 3000, Walz-Alemanha, em folhas fisiologicamente maduras (totalmente expandidas) do terço médio das plantas, das 9 às 11h da manhã. Foram mensuradas curvas de Fotossíntese líquida (P_N , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$), transpiração (E , $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), condutância estomática (g_s , $\text{mm H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$) e concentrações intercelulares de CO_2 (C_i ,

$\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ ar}$) em resposta ao aumento da concentração de CO_2 na câmara foliar do IRGA (P_N/CO_2) e em resposta à densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (P_N/DFFF), mensuradas e ajustadas com base nos modelos propostos por Lieth e Reynolds (1987) e Sharkey *et al.* (2007), respectivamente. Para as curvas de resposta ao CO_2 , a DFFF e a temperatura na câmara do IRGA foram mantidas em $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ e 28°C , respectivamente, em intervalos de concentração de CO_2 decrescentes de 1800 a $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (1800, 1400, 1000, 800, 600, 400, 300, 200, 100 e 50).

Para as curvas em resposta ao incremento de luz (DFFF), a pressão parcial de CO_2 e a temperatura na câmara do IRGA foram mantidas em $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ e 28°C , respectivamente. A DFFF foi alterada de 2000 para $0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (2000, 1600, 1000, 800, 600, 400, 300, 200, 100, 50 e 0). Em cada intensidade de luz, as leituras foram registradas após o alcance das condições de estado estacionário, quando o CV total foi menor que 5% e a estabilidade foi alcançada (~3,5 minutos para cada etapa). A eficiência do uso da água (WUE) foi calculada como a relação P_N/gs .

A partir das Curvas P_N/C_i e P_N/DFFF foram estimados os seguintes parâmetros de eficiência fotossintética: $P_{N\text{max}}$ (Fotossíntese máxima observada), V_{cmax} (taxa máxima de carboxilação permitida pela ribulose 1·5-bifosfato carboxilase/ oxigenase (Rubisco)), J_{max} (taxa de transporte fotossintético de elétrons) e LCP (ponto de compensação de luz), conforme metodologias propostas por Marshall e Biscoe (1980) e Sharkey *et al.*, (2007). Os parâmetros de assimilação de CO_2 foram estimados com o auxílio do pacote *photosynthesis*, que implementa o modelo bioquímico de assimilação de carbono proposto por Farquhar *et al.* (1980), com base em autores como Marshall e Biscoe (1980) e Sharkey *et al.* (2007). Os ajustes foram realizados por meio do software RStudio, utilizando a função *nls.lm* do pacote *minpack.lm*.

A fluorescência da clorofila *a* foi medida usando o método de pulso de saturação (Klughammer e Schreiber 1994), com auxílio de um fluorímetro modulado portátil modelo MINI-PAM II (Heinz Walz, Alemanha). As folhas foram adaptadas ao escuro por 50 min para mensurar a fluorescência mínima (F_o) e a fluorescência máxima (F_m). As curvas de indicadores de atividade fotoquímica foram obtidas com o MINI-PAM-II com incrementos da DFFF variando de 0 a $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (0, 25, 45, 65, 90, 125, 190, 285, 420, 625, 820, 1150 e $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e curvas de indução fotossintética em resposta ao tempo de exposição a luz actínica (Com configuração padrão de 20s). Os seguintes parâmetros foram avaliados: o

rendimento quântico máximo de PSII [$F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$]; o rendimento quântico efetivo do PSII [$Y_{II} = (F_m' - F_s)/F_m'$], o quenching não fotoquímico [$NPQ = (F_m - F_m')/F_m'$] e a taxa aparente de transporte de elétrons através do PSII [$ETR_{II} = (Y_{II} \times PPFD \times 0,5 \times 0,84)$]. Para estimar o ETR_{II} , 0,5 foi usado assumindo a fração de energia de excitação distribuída ao PSII, e 0,84 como a fração de luz incidente absorvida pelas folhas. Os parâmetros F_m' e F_s são a fluorescência máxima e a fluorescência em estado estacionário nas amostras adaptadas à luz (Maxwell e Johnson, 2000).

2.3 Extração de proteínas e ensaios enzimáticos

Amostras de folhas frescas (200 mg) foram homogeneizadas em almofariz e pistilo na presença de N_2 líquido e extraídas em tampão fosfato de potássio 100 mM (pH 7,0) com EDTA 1 mM. Para a enzima ascorbato peroxidase (APX; EC 1.11.1.11) foi adicionado 1 mM de ascorbato ao tampão de extração para evitar a desnaturação parcial dessa enzima. O extrato bruto foi centrifugado a 14.000 g por 30 min a 4 °C e a fração solúvel (sobrenadante) foi recuperada. Nessa fração proteica, o teor de proteína solúvel foi mensurado conforme método descrito por Bradford (1976), utilizando uma curva padrão de albumina sérica bovina (BSA).

A atividade da catalase (CAT; EC 1.11.1.6) foi expressa pela adição de 50 μ L do extrato proteico a 2,95 mL do meio de reação (tampão fosfato de potássio pH 7,0 e 50 mM e 20 mM H_2O_2), calculada com o coeficiente de extinção molar de H_2O_2 (36 M cm^{-1}) e expressa em $\mu\text{mol de } H_2O_2 \text{ mg}^{-1} \text{ MS min}^{-1}$ (Havner e McHale 1987). A atividade da superóxido dismutase (SOD; EC 1.15.1.1) foi determinada pela inibição da produção de formazana azul por fotorredução de NBT. A atividade foi expressa em U.A. $\text{mg}^{-1} \text{ MS min}^{-1}$ (Giannopolitis e Ries 1977). A atividade da ascorbato peroxidase (APX; EC 1.11.1.11) foi medida em extrato similar (acréscimo de ácido ascórbico (1 mM) ao tampão de extração), pela oxidação do ascorbato, evidenciada por uma diminuição na absorbância a 290 nm. A atividade foi expressa em $\mu\text{mol mg}^{-1} \text{ MS min}^{-1}$ (Nakano e Asada 1981).

2.4 Danos à membrana (peroxidação lipídica), teor de amônio (NH_4^+) e açúcares solúveis totais

A peroxidação lipídica (indicador de danos de membranas) foi mensurada pelo acúmulo de substâncias reativas ao ácido tiobarbitúrico (TBARS). O teor de TBARS foi determinado de acordo com Heath e Packer (1968). Amostras de folhas (0,1 g) foram pulverizadas em nitrogênio líquido (N_2 líquido) e homogeneizadas com 1 ml de ácido tricloroacético (TCA) a

6% (p/v). As amostras foram centrifugadas a 12.000 x g por 15 min a 4 °C. Alíquotas do sobrenadante foram misturadas com 2 ml de TCA a 20% (p/v) com ácido tiobarbitúrico (TBA) a 0,5%. A mistura foi aquecida por 30 min a 95 °C em tubos e, em seguida, resfriada rapidamente em banho de gelo. A absorbância foi lida em 532 e 660 nm. O complexo MDA-TBA foi calculado usando o coeficiente de extinção molar de 155 mM⁻¹ e os resultados foram expressos como nmol MDA-TBA g⁻¹ MS.

O teor de amônio (NH₄⁺) foi medido conforme descrito por Souza *et al.*, (2019). Amostras de matéria seca (0,2 g) de folhas, pecíolos e raízes foram moídas em um almofariz com pistilo e uma extração aquosa foi realizada por incubação em tubos de ensaio com tampa de rosca contendo 25 ml de água destilada e fervida a 100 °C por 1 h em banho maria. O extrato foi filtrado e alíquotas (0,4 ml) foram adicionadas a um meio de reação contendo 2,5 ml da solução A [Solução A: Fenol (1%) + Nitroprussiato de sódio (0,005%) + 250 ml de água ultrapura] e 2,5 ml da solução B [Solução B: NaOH (0,5 %) + hipoclorito de sódio comercial (2,52% v/v) + 250 ml de água ultrapura]. Após estabilização da cor as leituras foram realizadas em um espectrofotômetro a 625 nm. Os teores de NH₄⁺ foram estimados a partir de uma curva padrão de hipoclorito de sódio com concentrações de NH₄⁺ variando de 0 a 50 µmol L⁻¹, e os resultados foram expressos como µmol NH₄⁺ g⁻¹ MS.

O teor de açúcares solúveis foi mensurado conforme o método do fenol-sulfúrico (Dubois *et al.*, 1956). Para a extração aquosa amostras de matéria seca (0,2 g) de folhas, pecíolos e raízes moídas em almofariz com pistilo foram incubadas em tubos de ensaio hermeticamente fechados com 25 ml de água destilada e fervida a 100 °C por 1 h. O extrato foi filtrado e alíquotas de 500 mL foram adicionadas a tubos de ensaio, seguido da adição de 500 mL de fenol 5% e 2,5 mL de ácido sulfúrico concentrado. Após agitação em vórtex foram realizadas leituras em espectrofotômetro a 490 nm. O conteúdo de açúcares foi estimado a partir de curva padrão utilizado D-glicose e os resultados foram expressos como µmol g⁻¹ MF.

2.5 Medições dos teores de sódio, cloreto e potássio

Para a extração dos íons, as amostras de folhas, perfilhos e raízes foram secas em estufa com ventilação forçada a 55 °C até atingirem massa constante. A matéria seca (MS) foi moída em um almofariz com pistilo e a extração aquosa foi realizada incubando amostras moídas (0,2 g) em tubos de ensaio com 25 mL de água destilada e fervidas a 100 °C por 1 h. As leituras de Na⁺ e K⁺ foram realizadas em um fotômetro de chama e os teores foram estimados a partir de

uma curva padrão de KCl (para K^+) e NaCl (para Na^+), variando de 0 a 1000 $\mu\text{mol L}^{-1}$. A razão K^+/Na^+ foi estimada a partir dos teores de K^+ e Na^+ para diferentes partes da planta (raiz, perfilhos e folhas) (Viegas *et al.*, 2001). O teor de cloreto (Cl^-) foi medido pela titulação de 20 mL de extrato aquoso com uma solução de nitrato de prata ($AgNO_3$) (28 mmol L^{-1}), utilizando cromato de potássio a 5% (K_2CrO_4) como indicador do fim da reação. O teor de Cl^- foi calculado e os resultados expressos em $\mu\text{mol g}^{-1}$ de matéria seca (MS) (Ferreira-Silva *et al.*, 2008).

2.6 Delineamento estatístico e análise dos dados

O experimento foi realizado em delineamento inteiramente casualizado (DIC), cada unidade experimental foi constituída por um vaso contendo duas plantas de arroz, consideradas réplicas. Os dados foram submetidos ao teste F a 5% de probabilidade, por meio de análise de variância, e as médias foram comparadas pelo teste de Tukey a nível de 5% significância. As análises estatísticas foram realizadas utilizando o software Rstudio e as figuras apresentadas neste estudo foram plotadas através do SigmaPlot 14.0. Para investigar a resposta de cada variável dependente aos diferentes arranjos experimentais aplicados e o nível de associação, análises de correlação de Pearson e a análise de componentes principais (ACP), foram posteriormente realizadas também com o Rstudio.

3. Resultados

3.1. Elevado CO_2 estimula a assimilação de carbono na ausência e presença de salinidade

Os resultados mostram que a fotossíntese líquida (P_N) foi maior em resposta ao incremento da luz (Curvas $P_N/DFFF$) nas plantas não salinizadas quando submetidas a fase de indução com elevado CO_2 por 20 dias, se comparado às plantas referências (Figura 4A). Os dados mostram que o alto CO_2 (indução) favoreceu a P_N na ausência e presença de salinidade, porém esse estímulo da assimilação de carbono foi parcialmente revertido quando o nível de CO_2 retorna a 400 ppm por 20 dias, em ambas as condições (ausência e presença de sal).

As plantas apresentaram incrementos da condutância estomática (g_s) em resposta ao aumento da luminosidade na seguinte sequência: plantas referência > plantas não salinizadas após recuperação > não salinizadas na fase de indução > salinizadas após a recuperação > salinizadas durante a fase de indução (Figura 4B). A concentração intercelular de CO_2 (C_i) foi

maior nas plantas referência, seguido das plantas salinizadas após ao final da fase de indução, e das plantas expostas aos demais tratamentos, que apresentaram decréscimos similares de C_i em resposta ao incremento da intensidade luminosa (Figura 4C). Esses dados sugerem que a salinidade e o elevado CO_2 são fatores que podem levar a fechamento estomático, embora por mecanismos distintos, com impactos diretos na eficiência de assimilação de CO_2 .

Nas plantas referência e naquelas não salinizadas sob indução com CO_2 os incrementos de P_N foram similares e significativamente maiores em resposta ao aumento da concentração de CO_2 (Curvas P_N/C_i), seguido pelas plantas salinizadas após indução e não salinizadas após recuperação (Figura 4D). As plantas que apresentaram menores incrementos da P_N em resposta a pressão de CO_2 foram aquelas sob salinidade após a recuperação da fase de indução com alto CO_2 , se comparadas aos demais tratamentos. A condutância estomática de todas as plantas foi reduzida em respostas ao incremento da pressão de CO_2 , sendo que as plantas não salinizadas após a recuperação da indução ao alto CO_2 apresentaram maiores valores de g_s comparadas aos demais tratamentos (Figura 4E). O aumento da concentração intercelular de CO_2 (C_i) foi proporcional ao incremento de CO_2 , sendo maior e similar nas plantas referência e não salinizadas sob indução com CO_2 , seguidas das plantas não salinizadas após indução > salinizadas sob indução e salinizadas após a recuperação da fase de indução (Figura 4F).

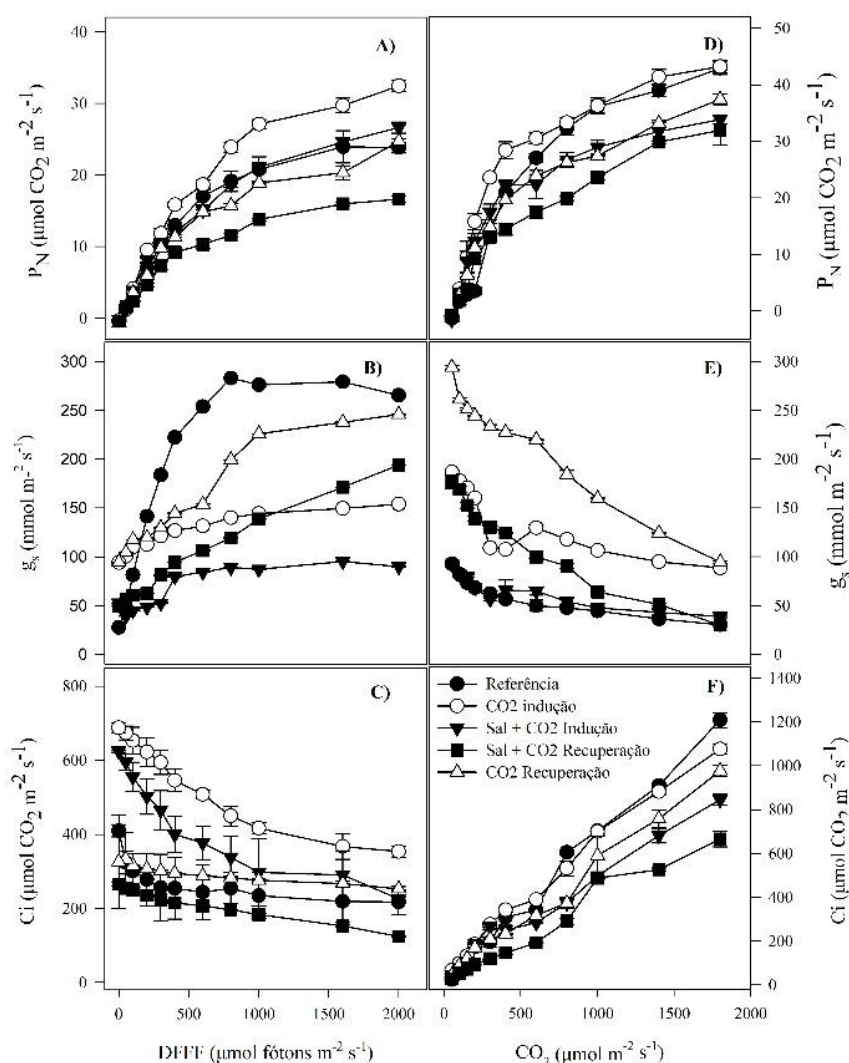


Figura 4 Curvas de fotossíntese líquida - P_N (A-D), condutância estomática - g_s (B-E) e concentração intercelular de CO_2 - C_i (C-F) em resposta a aumentos da concentração de CO_2 e densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF) em plantas de arroz submetidas a tratamentos de: Referência (plantas crescidas sob CO_2 ambiente – 400 ppm); Indução com CO_2 (plantas expostas a CO_2 elevado por 20 dias); Recuperação do CO_2 (expostas ao elevado CO_2 seguido da recuperação por 20 dias); Salinidade + indução com CO_2 (sob salinidade expostas ao elevado CO_2 por 20 dias); Salinidade + remoção do CO_2 (sob salinidade expostas ao CO_2 elevado seguido da remoção do elevado CO_2 por 20 dias). Os pontos representam valores médios de três repetições $\pm$ desvio padrão.

A dinâmica da eficiência de intrínseca de uso de água carboxilação (estimada pela relação P_N/g_s) foi também avaliada nas plantas sob os diferentes tratamentos por a partir dos dados das Curvas $P_N/DFFF$ e P_N/C_i (Figura 4). As curvas em resposta ao aumento da de luz ($P_N/DFFF$) revelaram que as plantas sob salinidade apresentaram os maiores incrementos da eficiência de uso de água ao final da fase de indução com CO_2 , seguido das plantas não salinizadas sob indução com CO_2 , que por sua vez apresentaram valores de relação P_N/g_s superiores aos demais tratamentos (Figura 4A). Pelas curvas P_N/C_i as plantas referência

apresentaram maiores incrementos da razão P_N/gs , seguido das plantas salinizadas ao final da indução e também após a fase de recuperação ao elevado CO_2 (Figura 4B). Na sequência, as plantas não salinizadas ao final da fase de indução e após a fase de recuperação ao CO_2 apresentaram os menores incrementos da razão P_N/gs em resposta ao aumento de CO_2 , se comparadas aos demais tratamentos.

Em conjunto, esses resultados de trocas gasosas revelam que o elevado CO_2 pode reverter, pelo menos em parte, a restrição da assimilação de CO_2 imposta pelo estresse salino nas plantas de arroz aqui avaliadas. Esses efeitos benéficos do alto CO_2 para a P_N e eficiência de uso de água (P_N/gs) podem ser verificados a partir dos dados ao final da fase de indução (Figuras 5A e 5A). Os resultados sugerem ainda, que efeitos benéficos do CO_2 após a recuperação permanecem de forma mais evidentes nas plantas sob salinidade, com base na melhor condutância estomática e eficiência de uso de água, observado também nas curvas P_N/C_i (Figura 5 B).

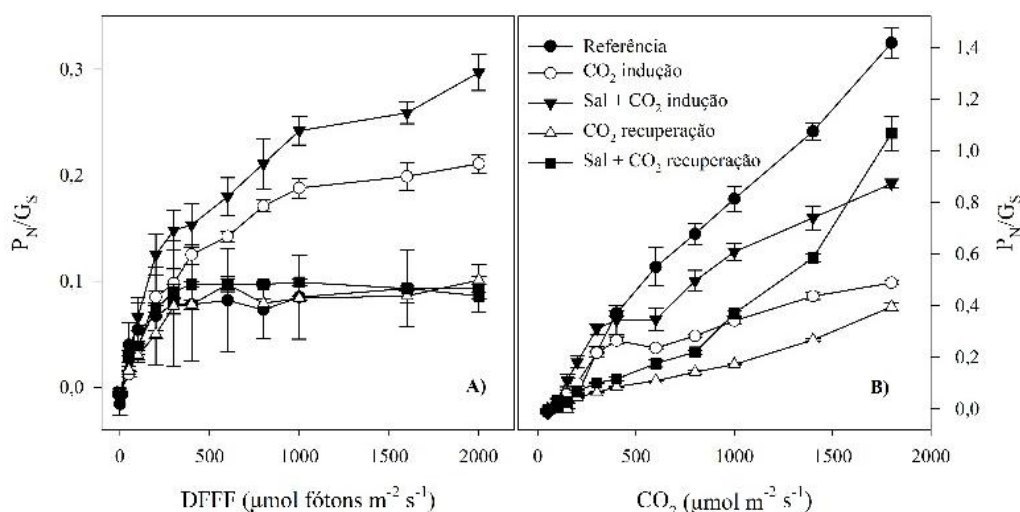


Figura 5 Curva de eficiência intrínseca do uso de água (Relação P_N/gs) em resposta a incrementos da densidade de fluxo de fótons fotossintéticos - DFFF (A) e da concentração de CO_2 (B) em plantas de arroz submetidas a tratamentos de: Referência (plantas crescidas sob CO_2 ambiente – 400 ppm); Indução com CO_2 (plantas expostas a CO_2 elevado por 20 dias); Recuperação do CO_2 (expostas ao elevado CO_2 seguido da recuperação por 20 dias); Salinidade + indução com CO_2 (sob salinidade expostas ao elevado CO_2 por 20 dias); Salinidade + remoção do CO_2 (sob salinidade expostas ao CO_2 elevado seguido da remoção do elevado CO_2 por 20 dias). Os pontos representam valores médios de três repetições $\pm$ desvio padrão.

3.2 Medição dos parâmetros de fluorescência da clorofila

A avaliação de mudanças dos parâmetros quenching fotoquímica (qP) e não fotoquímico (NPQ), associados a eficiência quântica atual dos fotossistemas II ($\Delta F/F_m'$) e da taxa de transporte de elétrons (ETR), em resposta ao incremento de luz e ao tempo de indução

fotossintética, foi empregada para estudar a função fotoquímica em respostas aos diferentes tratamentos. Os dados mostram que a dissipação do excesso de energia na forma de calor (NPQ) foi maior nas plantas salinizadas após a recuperação do alto CO_2 , enquanto foi menor nas plantas referência (Figura 6A). Esse resultado sugere que sob elevado CO_2 as plantas salinizadas apresentaram menor capacidade de dissipação de energia na forma de calor, mantendo aparente melhor eficiência fotoquímica.

As plantas referência seguidas das plantas não salinizadas após a fase recuperação do CO_2 apresentaram uma melhor eficiência fotoquímica (pelo qP e $\Delta F/F_m'$) em resposta ao incremento de intensidade de luz, se comparado aos demais tratamentos (Figuras 6B e 6C). Essa resposta foi associada a valores significativamente maiores da taxa de transporte de elétrons (ETR) nesses dois grupos e plantas, se comparadas aos demais tratamentos (Figura 6D). A função fotoquímica nas plantas submetidas aos diferentes tratamentos apresentou tendência similar quando avaliada por meio da curva de indução fotossintética (Figura 7). As plantas salinizadas após a recuperação do alto CO_2 apresentaram maior dissipação de energia na forma de calor (NPQ) e as plantas referência a menor dissipação (Figura 7A). Isso resultou em uma melhor eficiência fotoquímica das plantas referência (indicada por qP , ETR e $\Delta F/F_m'$) e menor eficiência nas plantas salinizadas após a recuperação do alto CO_2 (Figuras 7B, C e D).

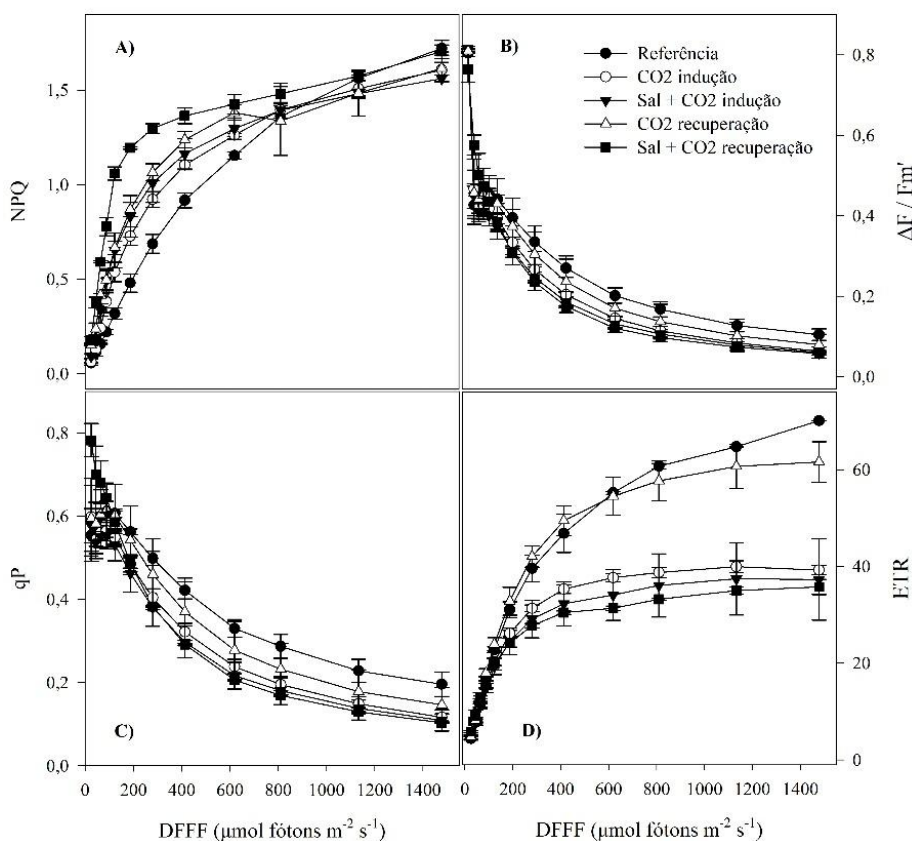


Figura 6 Quenching fotoquímico – qP (C), eficiência quântica atual do PSII - $\Delta F/F_m'$ (B), quenching não fotoquímico - NPQ (A), taxa relativa de transporte de elétrons – ETR (D) em resposta ao aumento da densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF), em plantas de arroz submetidas a tratamentos de: Referência (plantas crescidas sob CO_2 ambiente – 400 ppm); Indução com CO_2 (plantas expostas a CO_2 elevado por 20 dias); Recuperação do CO_2 (expostas ao elevado CO_2 seguido da recuperação por 20 dias); Salinidade + indução com CO_2 (sob salinidade expostas ao elevado CO_2 por 20 dias); Salinidade + remoção do CO_2 (sob salinidade expostas ao CO_2 elevado seguido da remoção do elevado CO_2 por 20 dias). As barras representam valores médios de três repetições $\pm$ desvio padrão.

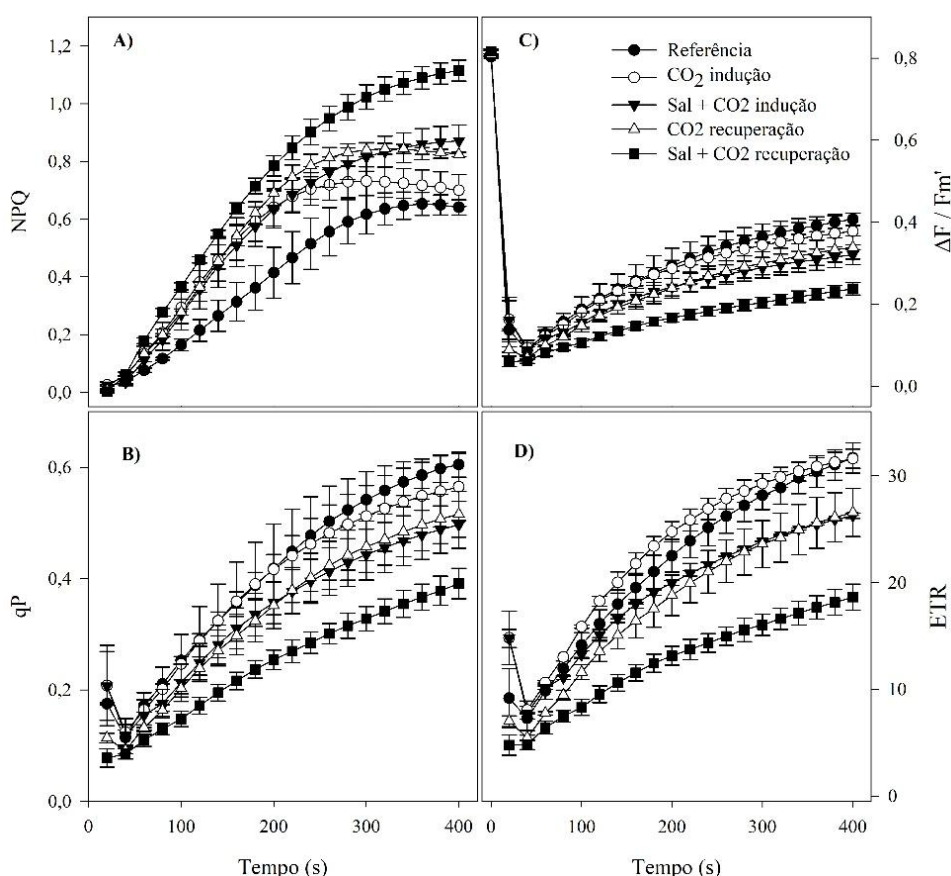


Figura 7 Quenching fotoquímico – qP (B), eficiência quântica atual do PSII - $\Delta F/F_m'$ (C), quenching não fotoquímico – NPQ (A), taxa relativa de transporte de elétrons – ETR (D) em resposta ao aumento do tempo de exposição a luz actínea, em plantas de arroz submetidas a tratamentos de: Referência (plantas crescidas sob CO_2 ambiente – 400 ppm); Indução com CO_2 (plantas expostas a CO_2 elevado por 20 dias); Recuperação do CO_2 (expostas ao elevado CO_2 seguido da recuperação por 20 dias); Salinidade + indução com CO_2 (sob salinidade expostas ao elevado CO_2 por 20 dias); Salinidade + remoção do CO_2 (sob salinidade expostas ao CO_2 elevado seguido da remoção do elevado CO_2 por 20 dias). As barras representam valores médios de três repetições $\pm$ desvio padrão.

3.3 Sintomas visuais da dinâmica de elevação de CO₂ e condições salinas em plantas de arroz

O padrão de crescimento das plantas avaliado por aspectos visuais (altura e quantidade de emissão de perfilho) foi claramente influenciado pelos tratamentos de CO₂ e salinidade (Figura 6). As plantas não salinizadas submetidas a fase de indução com elevado CO₂ por 20 dias apresentaram maior crescimento se comparadas com as plantas referência, uma resposta que foi mantida após a fase de recuperação ao CO₂. Por outro lado, as plantas sob salinidade submetidas a fase de indução não apresentaram acréscimos aparentes de crescimento, padrão mantido após a fase de recuperação do alto CO₂, se comparados com a referência. Esses resultados sugerem que as plantas não salinizadas e submetidas a fase de indução com alto CO₂ apresentaram uma aparente manutenção do efeito benéfico do CO₂.

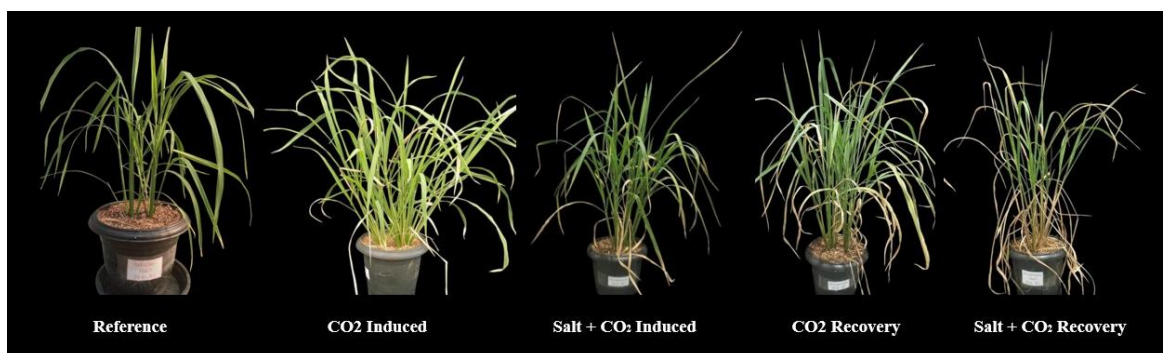


Figura 8 Alterações fenotípicas em plantas de arroz submetidas a tratamentos de: Referência (plantas crescidas sob CO₂ ambiente – 400 ppm); Indução com CO₂ (plantas expostas a CO₂ elevado por 20 dias); Recuperação do CO₂ (expostas ao elevado CO₂ seguido da recuperação por 20 dias); Salinidade + indução com CO₂ (sob salinidade expostas ao elevado CO₂ por 20 dias); Salinidade + remoção do CO₂ (sob salinidade expostas ao CO₂ elevado seguido da remoção do elevado CO₂ por 20 dias).

Os dados de massa seca das plantas (folha, pecíolos e raízes) mostram que o elevado CO₂ pode estimular o crescimento e atenuar a restrição de crescimento imposta pela salinidade (Tabela 1). A relação parte aérea/raiz das plantas referência e após a fase de indução com alto CO₂ (salinizadas e não salinizadas) foi cerca de 2,0 vezes, porém foi em média 3 vezes nas plantas após a fase de recuperação do elevado CO₂ (Tabela 1).

Tabela 1 Peso seco de folhas, perfilhos e raízes e relação parte aérea/raiz de plantas de arroz submetidas a tratamentos de: Referência (plantas crescidas sob CO₂ ambiente – 400 ppm); Indução com CO₂ (plantas expostas a CO₂ elevado por 20 dias); Recuperação do CO₂ (expostas ao elevado CO₂ seguido da recuperação por 20 dias); Salinidade + indução com CO₂ (sob salinidade expostas ao elevado CO₂ por 20 dias); Salinidade + remoção do CO₂ (sob salinidade expostas ao CO₂ elevado seguido da remoção do elevado CO₂ por 20 dias).

Tratamentos	Folha	Perfilhos	Raiz	Parte
	g. 2 plants ⁻¹			aérea/Raiz
Referência	8,87 b	17,87 b	12,18 a	2,21 ab
CO ₂ indução	22,37(152%) ab	43,44(143%) ab	32,75(168%) a	2,03 b
Sal+CO ₂ indução	18,02(103%) ab	32,95(84%) ab	26,28(115%) a	2,00 b
CO ₂ recuperação	27,92(214%) a	61,30 (249%) a	28,37 (132%) a	3,20(44%) a
Sal+CO ₂ recuperação	19,51(119%) ab	47,66 (167%) ab	21,08 (73%) a	3,19(44%) a

Os valores representam médias de três repetições.

3.4 Mudanças no teor de proteínas solúveis e na atividade de enzimas oxidativas

A atividade da enzima dismutase do superóxido (SOD) não foi alterada nas plantas submetidas aos diferentes tratamentos, comparado as plantas referência (Figura 9A). Por outro lado, a atividade da peroxidase do ascorbato (APX) foi severamente reduzida (cerca de 93%) nas plantas não salinizadas ao final da fase de indução com elevado CO₂, uma resposta que foi mantida após o período de recuperação (20 dias a CO₂ ambiente) do efeito do alto CO₂, se comparado as plantas referência (Figura 9B). A atividade da APX também foi significativamente menor nas plantas salinizadas tanto ao final quanto após a recuperação do alto CO₂, relativo à referência, porém essa redução foi menor (cerca de 78%) se comparada as plantas não salinizadas.

Nas plantas não salinizadas a atividade de catalase apresentou uma tendência de redução ao final da indução com CO₂, e essa redução foi intensificada (cerca de 50%) ao final da fase de recuperação do alto CO₂, se comparado as plantas referência (Figura 9C). O teor de proteínas solúvel foi significativamente reduzido apenas nas plantas após a fase de recuperação do efeito do alto CO, na ausência e presença de salinidade (Figura 9D).

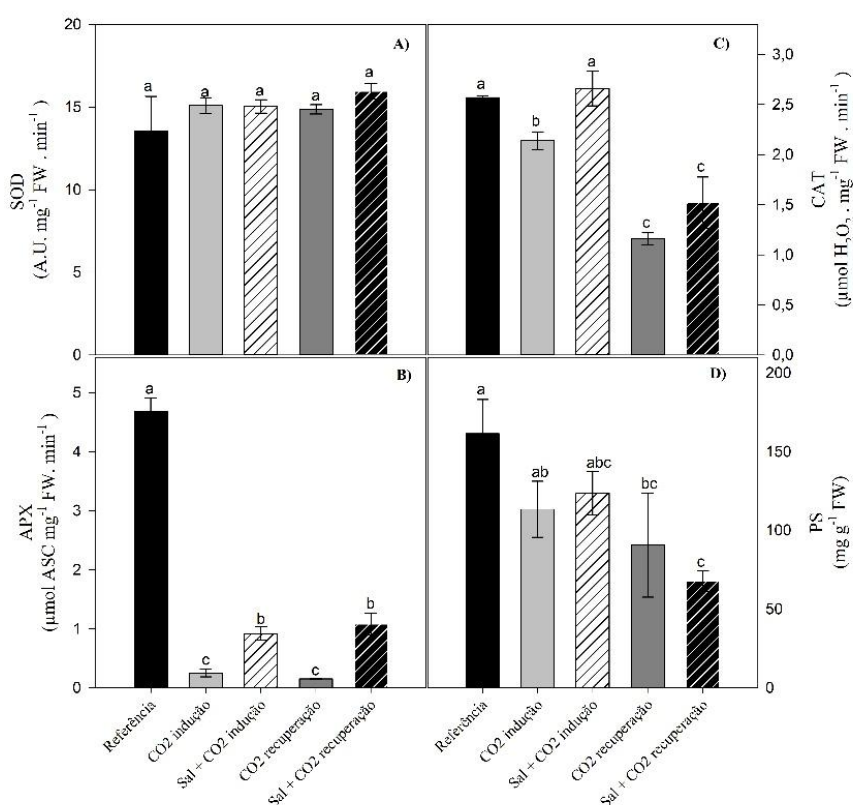


Figura 9 Alteração do conteúdo de proteína solúvel (PS-D) e atividades das enzimas superóxido dismutase (SOD-A), ascorbato peroxidases (APX-B) e catalases (CAT-C) em folhas de plantas de arroz submetidas a tratamentos de: Referência (plantas crescidas sob CO₂ ambiente – 400 ppm); Indução com CO₂ (plantas expostas a CO₂ elevado por 20 dias); Recuperação do CO₂ (expostas ao elevado CO₂ seguido da recuperação por 20 dias); Salinidade + indução com CO₂ (sob salinidade expostas ao elevado CO₂ por 20 dias); Salinidade + remoção do CO₂ (sob salinidade expostas ao CO₂ elevado seguido da remoção do elevado CO₂ por 20 dias). As barras representam valores médios de três repetições $\pm$ desvio padrão. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si, pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

3.5 Teor de Sódio, Potássio, Razão Sódio/Potássio e Cloreto

As plantas salinizadas apresentaram maior acúmulo de Na⁺ em perfilhos (cerca de 200%) seguido por raízes (cerca de 100%), enquanto que em folhas o acúmulo de Na⁺ foi de cerca de 25%, comparadas a referência (Figura 10A). Nessas plantas (salinizadas) a acumulação de Na⁺ foi similar nas diferentes partes ao final da indução e após a recuperação do CO₂. O acúmulo de Cl⁻ foi maior em raízes, seguido por perfilho e folhas, com incrementos médios de 89%, 125% e 125%, respectivamente, somente nas plantas salinizadas, se comparado a referência (Figura 10B).

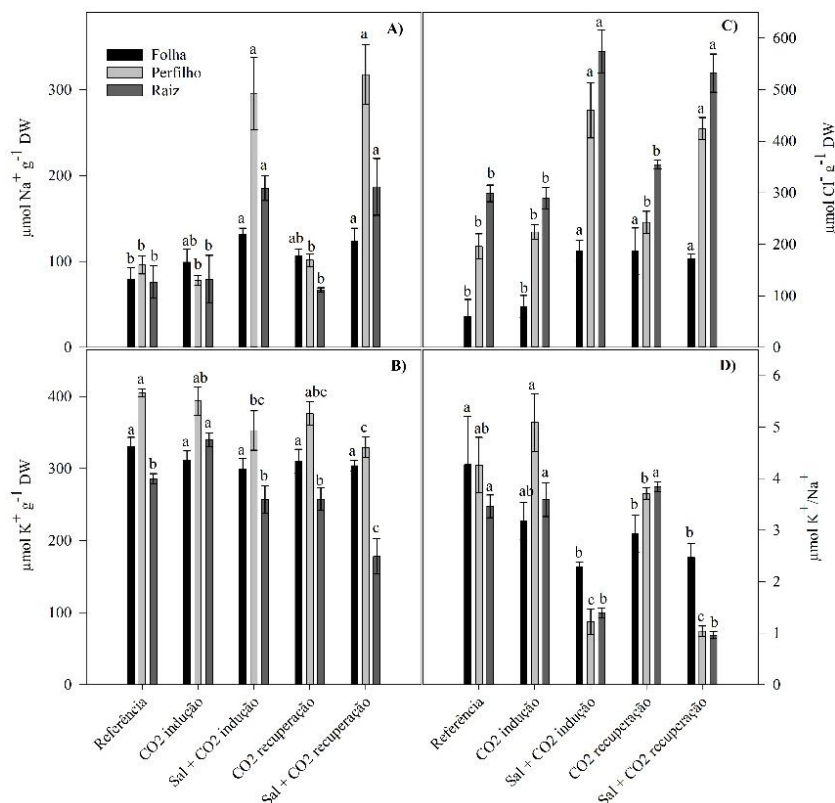


Figura 10 Conteúdos de sódio (Na^+), potássio (K^+) e cloreto (Cl^-) e razão K^+/Na^+ em plantas de arroz submetidas a tratamentos de: Referência (plantas crescidas sob CO_2 ambiente – 400 ppm); Indução com CO_2 (plantas expostas a CO_2 elevado por 20 dias); Recuperação do CO_2 (expostas ao elevado CO_2 seguido da recuperação por 20 dias); Salinidade + indução com CO_2 (sob salinidade expostas ao elevado CO_2 por 20 dias); Salinidade + remoção do CO_2 (sob salinidade expostas ao CO_2 elevado seguido da remoção do elevado CO_2 por 20 dias). As barras representam valores médios de três repetições $\pm$ desvio padrão. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si, pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

O acúmulo de K^+ nas folhas variou de 304 a 330 $\mu\text{mol g}^{-1}$ MS e não diferiu em função dos tratamentos aplicados ($p > 0,05$). Contudo, nos perfilhos e raízes, foi significativamente maior para os tratamentos referência e indução sem incremento salino. A salinidade reduziu significativamente a acumulação de potássio em ambos os compartimentos da planta, especialmente na raiz durante a fase de recuperação. Um comportamento semelhante da concentração de potássio foi observado para a razão K^+/Na^+ .

3.6 Mudanças nos parâmetros de eficiência fotossintética em respostas aos tratamentos

O aumento da fertilização com CO_2 elevado intensificou a capacidade fotossintética da planta, como evidenciado pelo aumento na taxa máxima de absorção de CO_2 (A_{max}). Contudo, a aplicação de NaCl reduziu significativamente ($p < 0,01$) esse efeito, especialmente após interrupção do fornecimento de CO_2 . Durante a fertilização, houve um incremento de 27 e 35% na A_{max} das plantas com e sem estresse salino, respectivamente. Na fase de recuperação,

apesar da expressiva queda nos valores de A_{max} , as plantas sem estresse salino ainda mantiveram níveis superiores aos do controle. Isso sugere que os efeitos positivos da elevação de CO_2 foram parcialmente preservados na memória fisiológica da planta. De modo similar, o ponto de compensação de luz (LCP) foi intensificado pelo aumento do CO_2 e significativamente reduzido ($p < 0,05$) pelo cessamento de seu fornecimento, especialmente sob estresse salino.

Tabela 2 Taxa máxima de carboxilação da rubisco (V_{cmax}); Capacidade máxima de fotossíntese (A_{max}); Taxa transportadora de elétrons para regeneração da rubisco (J_{max}) e Ponto de compensação da luz (LCP) de plantas de arroz submetidas a tratamentos de: Referência (plantas crescidas sob CO_2 ambiente – 400 ppm); Indução com CO_2 (plantas expostas a CO_2 elevado por 20 dias); Recuperação do CO_2 (expostas ao elevado CO_2 seguido da recuperação por 20 dias); Salinidade + indução com CO_2 (sob salinidade expostas ao elevado CO_2 por 20 dias); Salinidade + remoção do CO_2 (sob salinidade expostas ao CO_2 elevado seguido da remoção do elevado CO_2 por 20 dias).

Variáveis	Referência	CO_2 indução	Sal+ CO_2 indução	CO_2 recuperação	Sal+ CO_2 recuperação
V_{cmax} ($\mu mol\ CO_2\ m^{-2}\ s^{-1}$)	57,25 c	106,29 a	73,92 b	83,77 b	83,34 b
A_{max} ($\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$)	27,53 d	42,61 a	37,24 b	32,49 c	21,60 e
J_{max} ($\mu mol\ elétrons\ m^{-2}\ s^{-1}$)	285,91 a	280,62 a	276,29 a	296,31 a	202,24 b
LCP ($\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$)	13,56 ab	24,85 a	10,98 ab	9,81 ab	6,48 b

Médias seguidas de mesma letra nas linhas não diferem entre si, pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

A taxa máxima de carboxilação da Rubisco (V_{cmax}) aumentou significativamente ($p < 0,01$) em função do CO_2 elevado. Contudo, os efeitos compensatórios do CO_2 elevado para o estresse salino na V_{cmax} , surgiram de forma mais evidente, por ocasião da fase de recuperação. Isso sugere uma possível memória de ajuste fisiológico para minimizar os efeitos negativos do estresse salino, proporcionado por uma maior produção enzimática ou do aumento da atividade da Rubisco.

3.7 Quantificação do teor de carboidratos

O conteúdo de carboidratos acumulado nas folhas foi maior e variou de 263 a 421 $\mu mol\ g^{-1}\ DW$. A fertilização com CO_2 elevado, gerou um incremento médio de 47 e 60%, para as folhas de plantas com e sem a presença de sal, respectivamente, quando comparada a fase de indução e a referência. Os efeitos compensatórios permaneceram ao longo da fase de recuperação, nesta, a referência e a recuperação salina não diferiram estatisticamente entre si.

Tabela 3 Conteúdo de carboidratos em folhas, perfilhos e raízes de plantas de arroz submetidas a tratamentos de: Referência (plantas crescidas sob CO_2 ambiente – 400 ppm); Indução com

CO₂ (plantas expostas a CO₂ elevado por 20 dias); Recuperação do CO₂ (expostas ao elevado CO₂ seguido da recuperação por 20 dias); Salinidade + indução com CO₂ (sob salinidade expostas ao elevado CO₂ por 20 dias); Salinidade + remoção do CO₂ (sob salinidade expostas ao CO₂ elevado seguido da remoção do elevado CO₂ por 20 dias).

Tratamentos	Folha ($\mu\text{mol g}^{-1}$ DW)	Perfilho ($\mu\text{mol g}^{-1}$ DW)	Raiz ($\mu\text{mol g}^{-1}$ DW)
Referência	263,91 $\pm$ 21,09 c	129,01 $\pm$ 8,01 c	149,40 $\pm$ 5,13 cd
CO ₂ indução	421,54 $\pm$ 18,91 a	234,89 $\pm$ 6,69 a	203,13 $\pm$ 8,91 a
Sal+CO ₂ indução	389,78 $\pm$ 23,83 a	133,33 $\pm$ 1,80 c	167,83 $\pm$ 9,14 bc
CO ₂ recuperação	316,06 $\pm$ 9,51 b	162,74 $\pm$ 6,89 b	186,26 $\pm$ 6,89 ab
Sal+CO ₂ recuperação	235,28 $\pm$ 16,60 c	119,99 $\pm$ 1,18 c	147,83 $\pm$ 1,80 d

Médias seguidas de mesma letra nas colunas não diferem entre si, pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

O conteúdo de carboidratos nos perfilhos e raízes das plantas sem estresse salino, também aumentou com a indução de CO₂. Embora tenha ocorrido uma redução com a aplicação de sal, os teores de carboidratos não reduziram significativamente em relação à referência, o que evidencia os efeitos positivos e mitigatórios do CO₂ elevado, mesmo em fases posteriores a sua aplicação.

3.8 Determinação da peroxidação lipídica e teor de amônio

A peroxidação lipídica, expressada pela quantificação de substâncias reativas ao ácido tiobarbitúrico (Figura 8) aumentou significativamente ($p < 0,01$) com a fertilização de CO₂ atmosférico, especialmente na presença de salinidade. Os resultados variaram de 36,37 a 62,02 nmol g⁻¹ MF, o que representa um incremento médio de 70% quando comparado a indução na presença de salinidade, com a referência. No entanto, durante a fase de recuperação, as plantas sob estresse salino não apresentaram diferenças significativas em relação aos tratamentos de indução e recuperação sem salinidade. Isso indica que os efeitos mitigadores do CO₂ elevado sobre a integridade da membrana celular tornam-se mais evidentes em estágios posteriores à fertilização.

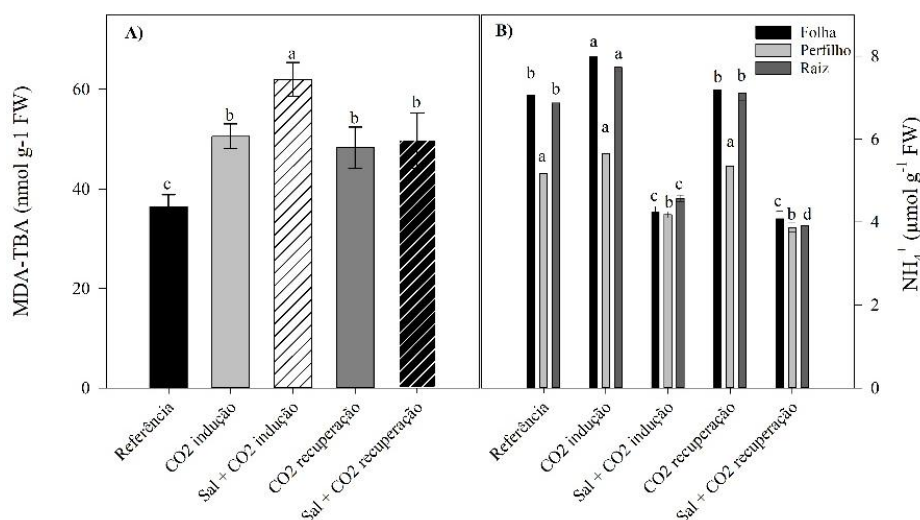


Figura 11 Conteúdo de substâncias reativas ao ácido tiobarbitúrico (MDA-TBA) e amônio em folhas de plantas de arroz submetidas a tratamentos de: Referência (plantas crescidas sob CO₂ ambiente – 400 ppm); Indução com CO₂ (plantas expostas a CO₂ elevado por 20 dias); Recuperação do CO₂ (expostas ao elevado CO₂ seguido da recuperação por 20 dias); Salinidade + indução com CO₂ (sob salinidade expostas ao elevado CO₂ por 20 dias); Salinidade + remoção do CO₂ (sob salinidade expostas ao CO₂ elevado seguido da remoção do elevado CO₂ por 20 dias). As barras representam valores médios de três réplicas $\pm$ desvio padrão. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si, pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

De modo geral, a fertilização com CO₂ elevado aumentou a concentração de amônio em todos os compartimentos da planta e foi reduzida pela aplicação de sal. A maior alocação foi observada para folhas e raízes.

3.9 Análise multivariada dos parâmetros estudados e fatores experimentais

Para verificar as tendências das variáveis estudadas foi realizada análise dos componentes principais (PCA) dos tratamentos e das variáveis estudadas (Figura 12). Nesta análise considerou-se apenas os dois primeiros componentes principais (PC1 e PC2) para explicação da variância entre os dados. Os dois primeiros componentes explicaram juntos 84,7% da variância total dos dados. O primeiro componente principal (PC1) foi responsável por 60,9% da variação total dos dados e o (PC2) explicou 23,8%. A PCA demonstrou uma clara separação entre os tratamentos aplicados, baseado nas variáveis bioquímicas, fisiológicas e iônicas avaliadas. As variáveis relacionadas ao desempenho fotossintético e carboidratos (Amax, Vcmax, Carb_F, Carb_R), estão positivamente correlacionadas entre si e apresentam associação com os tratamentos de fertilização com CO₂ elevado, com moderada contribuição sobre a explicação dos dados. As variáveis Na, Cl e Tbars, encontram-se agrupadas e possuem alta contribuição, além disso estão associadas com os tratamentos contendo estresse salino.

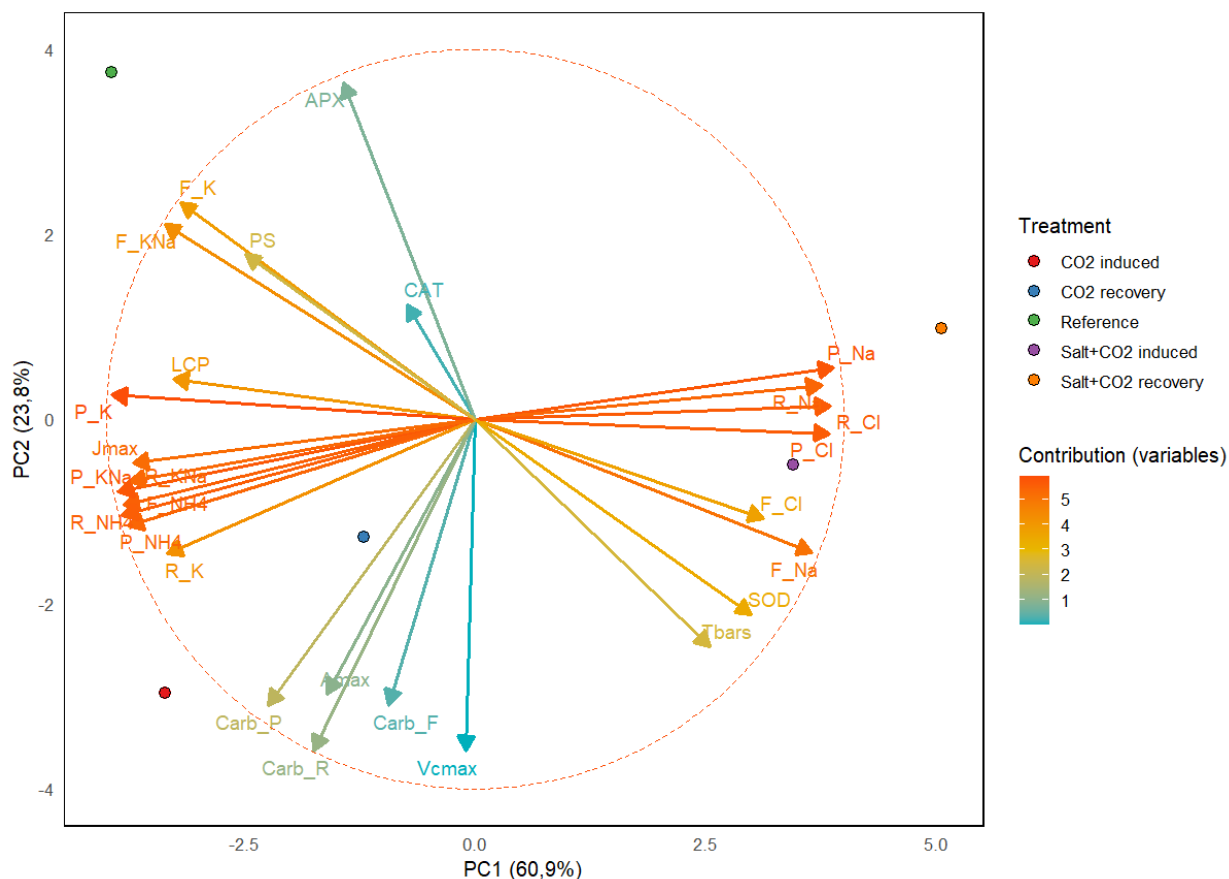


Figura 12 Análise dos componentes principais dos parâmetros agrônômicos e bioquímicos de plantas de arroz submetidas a tratamentos de: Referência (plantas crescidas sob CO₂ ambiente – 400 ppm); Indução com CO₂ (plantas expostas a CO₂ elevado por 20 dias); Recuperação do CO₂ (expostas ao elevado CO₂ seguido da recuperação por 20 dias); Salinidade + indução com CO₂ (sob salinidade expostas ao elevado CO₂ por 20 dias); Salinidade + remoção do CO₂ (sob salinidade expostas ao CO₂ elevado seguido da remoção do elevado CO₂ por 20 dias). A descrição das diferentes abreviaturas usadas na figura são as seguintes: Taxa máxima de carboxilação pela enzima Rubisco (Vcmax); Taxa máxima de assimilação de CO₂ (A_{max}); Capacidade máxima de transporte de elétrons (Jmax); Ponto de compensação luminosa (LCP); Concentração de carboidrato na folha (Carb_F), perfilho (Carb_P) e raiz (Carb_R); Peroxidação lipídica (Tbars); Teor de amônio na folha (F_NH₄), perfilho (P_NH₄) e raiz (R_NH₄); Concentração de sódio na folha (F_Na), perfilho (P_Na) e raiz (R_Na); Concentração de potássio na folha (F_K), perfilho (P_K) e raiz (R_K); Razão potássio/Sódio na folha (F_KNa), perfilho (P_KNa) e raiz (R_KNa); Concentração de cloreto na folha (F_Cl), perfilho (P_Cl) e raiz (R_Cl); Atividade das enzimas antioxidantes superóxido desmutase (SOD), catalase (CAT) e ascorbato peroxidase (APX); Teor de proteína solúvel (PS).

Na figura 13 consta a matriz de correlação de Pearson onde os valores variam de -1 a 1, de modo que, quanto mais próximo de 1 maior é a correlação positiva entre as variáveis e quanto mais próximo de -1 maior é a correlação negativa entre as variáveis, os valores próximos a 0 demonstram que não existe correlação entre as variáveis. Assim, o teor de PS teve correlação significativa negativa (-0,58) com Tbars. A concentração de cloreto na raiz tem correlação

significativa com o teor de amônio nos perfílios (-0,94), relação Na^+/K^+ nas folhas (-0,81) e perfilho (-0,98), teor de cloreto nas folhas (0,74) e perfilho (0,74) e com a concentração de sódio na folha (0,91) e perfilho (0,97). A concentração de Cloreto nos perfílios teve forte correlação significativa com o teor de sódio na folha (0,93) e no perfilho (0,98), com a razão Na^+/K^+ no perfilho (-0,84) e no perfilho (-0,96), bem como com o teor de Potássio no perfilho (-0,91). O aumento no teor de sódio no perfilho reduz a razão Na^+/K^+ na raiz (-0,99), que por sua vez, é aumentada em função do aumento de potássio no perfilho (0,92).

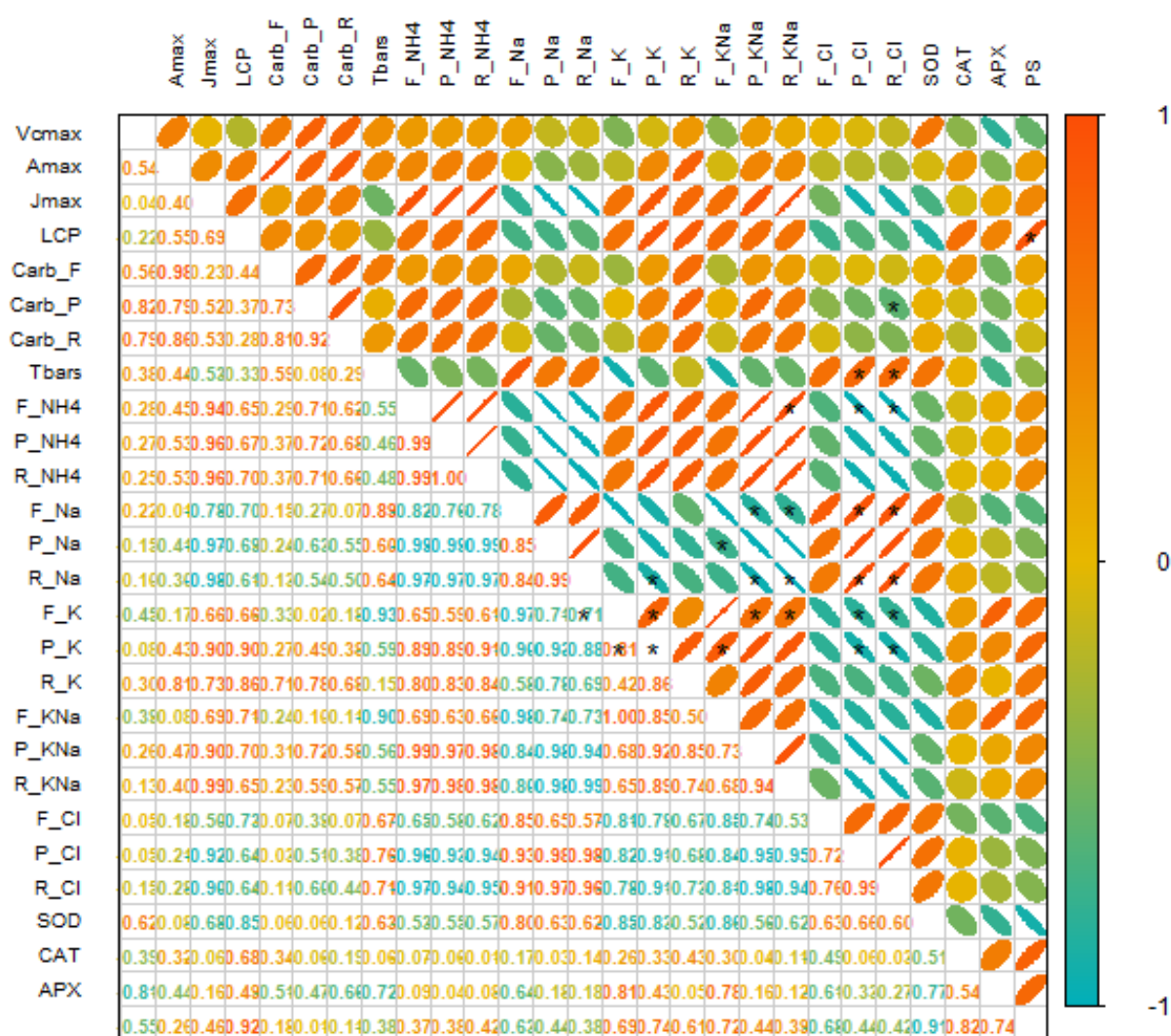


Figura 13 Análise de correlação de Pearson das características agrônômicas e bioquímicas de plantas de arroz submetidas a tratamentos de: Referência (plantas crescidas sob CO_2 ambiente – 400 ppm); Indução com CO_2 (plantas expostas a CO_2 elevado por 20 dias); Recuperação do CO_2 (expostas ao elevado CO_2 seguido da recuperação por 20 dias); Salinidade + indução com CO_2 (sob salinidade expostas ao elevado CO_2 por 20 dias); Salinidade + remoção do CO_2 (sob salinidade expostas ao CO_2 elevado seguido da remoção do elevado CO_2 por 20 dias). A descrição das diferentes abreviaturas usadas na figura são as seguintes: Taxa máxima de carboxilação pela enzima Rubisco (Vmax); Taxa máxima de assimilação de CO_2 (Amax); Capacidade máxima de transporte de elétrons (Jmax); Ponto de compensação luminosa (LCP);

Concentração de carboidrato na folha (Carb_F), perfilho (Carb_P) e raiz (Carb_R); Peroxidação lipídica (Tbars); Teor de amônio na folha (F_NH4), perfilho (P_NH4) e raiz (R_NH4); Concentração de sódio na folha (F_Na), perfilho (P_Na) e raiz (R_Na); Concentração de potássio na folha (F_K), perfilho (P_K) e raiz (R_K); Razão potássio/Sódio na folha (F_KNa), perfilho (P_KNa) e raiz (R_KNa); Concentração de cloreto na folha (F_Cl), perfilho (P_Cl) e raiz (R_Cl); Atividade das enzimas antioxidantes superóxido desmutase (SOD), catalase (CAT) e ascorbato peroxidase (APX); Teor de proteína solúvel (PS).

4. Discussão

4.1 Elevado CO₂ estimula a eficiência fotossintética atenuando parcialmente os efeitos da salinidade em arroz

A fertilização com CO₂ elevado aumentou a fotossíntese mesmo sob salinidade, pois o alto CO₂ compensou a limitação estomática e favoreceu a carboxilação, uma resposta que tem sido atribuída à maior disponibilidade de substrato no sítio ativo da enzima Rubisco (Nunes Pires *et al.*, 2024). Outros estudos demonstram que a elevação do CO₂ promove aumento 15–41% na produtividade de plantas C3 e de 5-10% em plantas C4 (Shanker *et al.*, 2023; Vanaja *et al.*, 2024). Em contrapartida, ao reduzir o CO₂, na fase de recuperação, a fotossíntese diminuiu, especialmente nas plantas submetidas a salinidade, o que indica perda do efeito compensatório após cessar a fertilização. No tratamento sem salinidade, a fotossíntese se manteve próxima à referência e ligeiramente superior sob alta intensidade luminosa, sugerindo que apenas 20 dias de exposição ao CO₂ elevado não foi suficiente para preservação de memória fisiológica estável no que diz respeito a fotossíntese.

Já nas curvas de resposta ao CO₂, plantas referência e CO₂ elevado sem salinidade apresentaram respostas semelhantes ao fornecer 800 ppm de CO₂ na câmara de leitura do IRGA, evidenciando que, sem estresse, a fotossíntese pode operar próximo ao limite máximo, mesmo com um fornecimento instantâneo. Em seus estudos Nunes Pires *et al.* (2024), observaram que o ponto de saturação do CO₂ para plantas C3 como o arroz, é superior ao nível de CO₂ atmosférico, isso mostra que a fertilização com CO₂ reduz a fotorrespiração em função da diminuição da atividade de oxigenase da rubisco (Braga *et al.*, 2021a).

A g_s foi reduzida tanto pelo CO₂ elevado quanto pela salinidade, isso pois o CO₂ elevado permitiu maior assimilação com menor abertura estomática. O que ocorre devido a moléculas sinalizadoras como o ácido abscísico e atividade de canais iônicos específicos de Ca²⁺ e Cl⁻, que estão envolvidos na regulação da turgescência das células guarda presentes nos estômatos (Bhargava; Mitra, 2021). Em contrapartida, a regulação estomática devido a salinidade ocorre em função da necessidade de proteção do aparato fotossintético contra acúmulo de íons

citotóxicos (Yang *et al.*, 2020; Khan *et al.*, 2020). Como o fechamento estomático é uma resposta comum ao estresse salino, que diminui a assimilação de CO₂ nas folhas, níveis elevados de CO₂ podem mitigar esses efeitos negativos, principalmente em metabolismo C3 (Bassiouni *et al.*, 2024).

Nas curvas Ci/DFFF, o maior Ci nas plantas com CO₂ elevado é reflexo da adaptação ao ambiente rico em CO₂. Nas curvas Ci/CO₂, as plantas de referência tiveram maior Ci, pois, ao receberem CO₂ elevado de forma instantânea, apresentaram rápida difusão estomática. Isso ocorre em função do aumento da atividade da enzima Rubisco, que geralmente não está totalmente saturada nos níveis atmosféricos atuais de CO₂ (Chen *et al.*, 2025). Todavia, as plantas adaptadas ao CO₂ elevado, em função das restrições estomáticas (Lima *et al.*, 2020), limitaram essa entrada, mesmo com alta oferta externa instantânea.

Nas crescentes concentrações de luz, a maior EIUA foi das plantas submetidas a salinidade e CO₂ elevado, pela combinação de alta Pn e baixa g_s. As plantas quando submetidas a níveis elevados de CO₂ diminuem a condutância estomática e com isso a perda de água por transpiração (Bassiouni *et al.*, 2024; Gago *et al.*, 2020). Plantas sem salinidade e com CO₂ também apresentaram alta Pn, mas com g_s menos restrita, resultando em EIUA levemente menor. Na resposta ao CO₂, as plantas sob efeito da salinidade, mesmo com Pn reduzida, mantiveram EIUA elevada devido à g_s extremamente baixa.

O NPQ foi maior nas plantas submetidas a salinidade após cessar a fertilização com CO₂, isso indica forte dissipação térmica da energia não utilizada. Já qP, Y(II) e ETR foram superiores na referência e nas plantas sem salinidade após cessar o fornecimento de CO₂ elevado, sugerindo maior eficiência na utilização da energia luminosa e efeito memória funcional ao estímulo prévio, em plantas não expostas a salinidade. O que concorda com os resultados obtidos por Hu *et al.*, (2024), em que plantas de arroz cultivado em ambiente de elevado CO₂, apresentou maior eficiência do aparato fotossintético e da parte fotoquímica. No entanto, plantas sob salinidade tiveram os menores valores, reflexo de danos ou inibição do PSII. Estes resultados condizem com as constatações feitas por Maia Júnior *et al.*, (2022), que notaram, na cultura do tomate, que o aumento dos níveis de salinidade de 0,5 para 6,0 dS m⁻¹, reduziu a eficiência fotoquímica e gerou danos nos centros de reação do PSII.

Nas curvas de indução fotoquímica, os valores médios de Y(II), qP e ETR foram mais altos nas plantas referência e naquelas sem efeito da salinidade e sob CO₂ elevado, indicando centros de reação mais ativos. As plantas submetidas a salinidade após o fim do CO₂ tiveram

os menores valores, refletindo estresse intenso e perda da memória fisiológica. O NPQ foi maior nestas plantas, evidenciando uma resposta protetora a um ambiente em que a fotossíntese foi severamente limitada. Esse comportamento ocorre em função da interferência no transporte de elétrons, onde a energia é alocada para defesa contra o estresse (Wu *et al.*, 2019). Sob situações de estresse, como a salinidade, as plantas sofrem alterações no estado funcional das membranas dos tilacoides do cloroplasto, o que altera os sinais de fluorescência (Nunes Pires *et al.*, (2024). Mesmo que o alto teor de CO₂ possa proteger o PSII devido à redução da produção de ROS (Erice *et al.* 2007), seus efeitos, em apenas 20 dias de exposição, não foram suficientes para ativar memória fisiológica consistente, capaz de mitigar os danos gerados pelo sal.

Os resultados demonstram que o CO₂ elevado promoveu melhorias significativas nos parâmetros fotossintéticos, especialmente em V_cmax e A_{max}, que foi superior ao controle mesmo nas plantas sob estresse salino. Esse aumento decorre da maior disponibilidade de substrato para a Rubisco e da redução da fotorrespiração. Nossos resultados corroboram os achados relatados anteriormente por Zhang *et al.*, (2022a) e Zhang *et al.*, (2022b). Mesmo após o retorno ao CO₂ ambiente, V_cmax permaneceu elevado, especialmente na presença de sal, o que indica um possível efeito de memória fisiológica. Os valores de A_{max} caíram após a retirada do CO₂, especialmente nas plantas salinizadas. A reversão de A_{max} e J_{max} em função da salinidade, demonstra que a memória fisiológica, evidenciada em V_cmax tem limites quando o estresse persiste sem o suporte do ambiente enriquecido.

Após cessar a fertilização com CO₂ elevado, o estresse salino reduziu a taxa máxima de transporte de elétrons que impulsiona a regeneração de RuBP (J_{max}), o que corrobora com os achados de (Hu *et al.*, 2022), que descreve uma redução de 7,4% na J_{max} em função da exposição ao CO₂ elevado, isso devido ao fenômeno de aclimação fotossintética. Contudo, vale ressaltar que cultivares de arroz respondem de forma diferente a concentrações elevadas de CO₂ (Hasegawa *et al.*, 2013). O comprometimento do transporte de elétrons provavelmente ocorreu devido a danos oxidativos ao fotossistema II e enzimas como a ferredoxina-NADP⁺ redutase, afetando a regeneração de NADPH (Lilay *et al.*, 2024; Zhang *et al.*, 2023).

O ponto de compensação de luz (LCP) foi mais alto sob CO₂ elevado, o que pode refletir maior metabolismo respiratório ou alterações estruturais nas folhas. No entanto, tanto a salinidade quanto a ocasião de redução do CO₂ atmosférico, reduziram significativamente o LCP. Segundo Yuan *et al.*, (2021) a redução nos parâmetros de eficiência fotossintética, pode ocorrer em ambientes de elevado CO₂, em função do fenômeno de aclimação fotossintética, que pode ser ainda, exacerbado em função de ambientes de estresse.

O aumento observado nos parâmetros de eficiência fotossintética resultou em acúmulo de matéria seca na parte aérea e raízes, mesmo sob estresse salino, concordando com os efeitos mitigatórios já evidenciados anteriormente (Hu *et al.*, 2022; Wang *et al.*, 2020). Estes estudos anteriores revelam efeitos benéficos mediante exposição contínua durante todo o ciclo de desenvolvimento, neste estudo observamos que durante a fertilização com CO₂ elevado a redução no teor de matéria seca foi menor do que após cessar o fornecimento. Isso também indica que apenas 20 dias de fertilização não foi suficiente para manter os efeitos positivos de forma remanescente por todo o ciclo da planta.

4.2 Alto CO₂ atenua a atividade de peroxidases na ausência e presença de salinidade em plantas de arroz

A proteína solúvel total, que indica a capacidade de síntese proteica, foi maior na referência. Durante a indução com CO₂ elevado, o teor se manteve moderado, o que pode estar relacionado à estimulação fotossintética típica do CO₂ elevado, que aumenta a disponibilidade de carbono e pode sustentar a síntese de proteínas. No entanto, a queda expressiva na fase de recuperação sugere um declínio no metabolismo ou repressão da expressão gênica associada à biossíntese proteica, assim, o efeito positivo do CO₂ não foi mantido após cessar o seu fornecimento. Na fase de recuperação, a salinidade reduziu a PS, que pode estar relacionado à inibição da síntese de proteína, bem como a desnaturação de enzimas (Silva *et al.*, 2024).

Ainda que as EROS sejam moléculas de sinalização, devem ser controladas a fim mitigar efeitos deletérios. A enzima antioxidante SOD converte o radical superóxido (O₂⁻) em peróxido de hidrogênio (H₂O₂). A CAT neutraliza o H₂O₂ e APX, de forma semelhante, utiliza ascorbato como cofator para eliminar o efeito tóxico do H₂O₂. Os resultados encontrados neste estudo a respeito da atividade das enzimas CAT, SOD e APX, corroboram com os valores encontrados por Vighi *et al.*, (2017). A SOD apresentou atividade constante, indicando uma defesa antioxidante estável. Já a CAT, mostrou maior atividade na referência e indução, sugerindo que o estresse salino aumentou a geração de EROS o que requereu ativação da via, assim como observado por Kumar *et al.*, (2017). Como em plantas não expostas a salinidade, durante a fertilização com CO₂, a atividade de CAT foi inferior a referência, há evidências de que a exposição ao CO₂ elevado, ainda que por curto período reduziu a necessidade de ativação do sistema antioxidante, como evidenciado por Takagi *et al.*, 2009a.

A queda evidente da atividade da CAT na recuperação, indica que os efeitos compensatórios do CO₂ elevado foram mais perceptíveis após cessar o fornecimento, o que

implica dizer, que os efeitos de memória fisiológica manifestam-se de forma notável em algumas enzimas do sistema antioxidante. Também é o caso de APX, que teve atividade nitidamente menor após receber fertilização com CO₂, mesmo em plantas sob salinidade, efeito que foi mantido para a fase de recuperação. O que evidencia atividade antioxidante não somente pontual, mas com expressão duradoura de memória fisiológica. Comparando a atividade das duas enzimas APX e CAT em plantas de uva, Silva *et al.*, (2024) também observaram que a CAT tem atividade substancialmente maior no sequestro de H₂O₂. Isso pode ser atribuído ao fato de que a APX atua em diversos compartimentos, para o arroz por exemplo, são conhecidos um total de 8 genes (Teixeira *et al.*, 2004), o que especifica sua atuação, já a CAT atua de forma mais rápida e inespecífica, especialmente nos peroxissomos.

4.3 Mudanças na alocação iônica (sódio, potássio e cloreto) em resposta ao alto CO₂ em arroz na ausência e presença de salinidade

Em uma ampla gama de mudanças ambientais, as plantas são capazes de otimizar a distribuição de recursos (Yuan *et al.*, 2021), neste estudo, o estresse salino aumentou o acúmulo de Na⁺ e Cl⁻ no perfilho e raiz, concordando com os achados de Bassiounni *et al.*, (2024) e Ueda *et al.*, (2013). A maior absorção de Na⁺ pelas células epidérmicas compete com a absorção de K⁺ e causa deficiência do mesmo (Rasel *et al.*, 2020). Contudo, o CO₂ elevado manteve o teor de K⁺ estável nas folhas, mesmo sob estresse salino, indicando efeitos compensatórios além da priorização desse cátion em tecidos fotossintéticos. No perfilho e raiz, os maiores níveis ocorreram na referência e indução, com queda acentuada na fase de recuperação com estresse salino, indicando perda da homeostase em condições prolongadas de salinidade após a retirada do CO₂ elevado. Isso ocorre pois o CO₂ elevado estimula o crescimento das raízes e, portanto, melhora a eficiência de absorção de água e nutrientes o que aumenta o fluxo de seiva e favorece o transporte desses íons via xilema (Jin *et al.*, 2019).

Apesar dos estudos apontarem que a salinidade reduz a absorção de potássio (Yuan *et al.*, 2021; Jin *et al.*, 2019; Saleh *et al.*, 2025), o CO₂ elevado pode estimular a exsudação das raízes e facilitar a captação desse nutriente (Jin *et al.*, 2019; Bassiounni *et al.*, 2024). Contudo, a redução no teor de potássio nas raízes de plantas sob estresse salino após cessar o fornecimento de CO₂, indica que o CO₂ elevado promoveu maior mobilização de sais, mas não preservou o equilíbrio iônico após a retirada do estresse, evidenciando ausência de memória fisiológica positiva para regulação de K⁺. A relação K⁺/Na⁺, indicador confiável da tolerância à salinidade (Bassiounni *et al.*, 2024) se manteve estável com relação a referência, em função

da fertilização com CO₂ elevado, mesmo após cessar o fornecimento. Contudo, sob salinidade, foi verificado aumento do teor de N⁺ e redução da relação K⁺/Na⁺, corroborando com os resultados de Saleh *et al.*, (2025).

4.4 Dinâmica da síntese/acumulação de carboidratos em resposta ao alto CO₂ em plantas de arroz na ausência e presença de salinidade

O acúmulo de carboidratos foi mais evidente nas folhas e durante a fase de exposição ao CO₂ elevado, mesmo quando sob estresse salino. Estes resultados corroboram com Liu *et al.*, (2020) que observou que o CO₂ elevado aumentou o teor de carboidratos em folhas de milho, mesmo quando associado a um fator estressante como a temperatura. Isso ocorre, pois a fertilização com CO₂ elevado aumenta a assimilação de carbono na fotossíntese, que por sua vez, é armazenado na forma de carboidratos, principalmente o amido (Nunes Pires *et al.*, 2024; Vanaja *et al.*, 2024). Após a retirada do CO₂, os teores foram reduzidos, contudo, ainda permaneceram superiores a referência, para o caso das plantas sem salinidade, o que indica manutenção parcial de memória fisiológica, induzida pela exposição prévia ao CO₂ elevado.

Nos perfilhos, o acúmulo foi maior sob CO₂ elevado sem a presença de salinidade, sugerindo maior alocação para tecidos em crescimento. Mesmo sob salinidade, o CO₂ elevado favoreceu a produção e distribuição de carboidratos, mitigando os efeitos deletérios do sal e elevando os teores aos níveis de referência. Durante a recuperação, as plantas sem estresse salino mantiveram teores elevados, possivelmente devido à manutenção de uma memória fisiológica associada à persistência do estímulo prévio. Nas raízes, observou-se um comportamento similar. Essa alocação equilibrada entre compartimentos da planta é considerada benéfica, pois evita o acúmulo excessivo de carboidratos, que pode reduzir a eficiência fotossintética e o conteúdo da enzima Rubisco por meio do ciclo da sacarose e da repressão de genes fotossintéticos em plantas expostas a elevadas concentrações de CO₂ (Córdoba *et al.*, 2017; Fan *et al.*, 2020).

4.5 Mudanças na peroxidação lipídica e teor de amônio em resposta ao alto CO₂ e salinidade em plantas de arroz

O teor de TBARS, indicador de peroxidação lipídica e estresse oxidativo, foi mais baixo na condição de referência e atingiu seu pico nas plantas sob CO₂ elevado e salinidade. Os demais tratamentos não diferiram significativamente entre si, o que evidencia os efeitos deletérios causados pela salinidade. Estes resultados concordam com Wanderley *et al.*, (2020)

que verificaram 64,27% de danos à membrana celular em mudas de maracujá amarelo submetidas ao aumento de 0,3 para 3,1 dS m⁻¹ na salinidade da água de irrigação. Os resultados aqui encontrados também corroboram com os estudos de Temizgul *et al.* 2016 ; Munns *et al.* 2006 e Vighi *et al.*, (2017), ambos com plantas de arroz, em que a salinidade presente intensificou a peroxidação lipídica. Para Rasel *et al.*, (2020), a peroxidação lipídica está correlacionada a atividade da catalase, o que também é observado neste estudo, especialmente quanto aos efeitos compensatórios do CO₂ elevado sob os danos de membrana. Os efeitos mitigatórios do CO₂ em plantas sob estresse salino foram observados apenas após cessar o fornecimento da fertilização com CO₂, o que indica uma possível ativação de memória fisiológica.

Quanto ao teor de amônio, a concentração foi aumentada em todos os compartimentos sob CO₂ elevado, com maior acúmulo em folhas e raízes. Isso ocorre, pois, a fertilização com CO₂ elevado estimula o crescimento da planta, o que aumenta a absorção e assimilação de N, como evidenciado por Wang *et al.*, (2021). Contudo, a aplicação de NaCl reduziu os níveis, o que pode estar associado à inibição da atividade das enzimas envolvidas na assimilação de amônio (glutamina sintetase; GS, glutamato sintase; GOGAT e glutamato desidrogenase; GDH) (Raju e Prasad, 2021; Parihar *et al.*, 2021). Nossos resultados estão em harmonia com outros trabalhos, onde a salinidade inibiu o teor de amônio em tecidos de Luffa (Parihar *et al.*, 2021) berinjela e tomate (Raju e Prasad, 2023). A alocação preferencial para folhas e raízes pode indicar priorização de tecidos com alta demanda metabólica, ou ainda, pelo aumento da atividade da enzima glutamina sintetase nestes órgãos, como evidenciado por Nunes Pires *et al.*, (2024). Esses dados reforçam que o CO₂ elevado, embora estimule o metabolismo do nitrogênio, não evita os efeitos inibitórios da salinidade, e que o estresse salino intensifica o dano oxidativo mesmo sob condições favoráveis de assimilação de carbono.

4.6 Análise multivariada dos parâmetros estudados e fatores experimentais

O agrupamento evidenciado entre as variáveis (Amax, Vcmax, Carb_F, Carb_R) indica que existe uma forte associação entre os parâmetros de eficiência fotossintética e a acumulação de carboidratos na folha e raiz das plantas, ambos beneficiados pela fertilização com CO₂ elevado. O que implica dizer que o enriquecimento com CO₂ elevado favorece a assimilação de carbono e eficiência fotossintética, corroborando com os achados relatados por Nunes Pires *et al.*, (2024) e Vanaja *et al.*, (2024). O agrupamento das variáveis Na⁺, Cl⁻ e Tbars, sugere que há aumento da peroxidação lipídica sob condições salinas, como evidenciado por Wanderley *et al.*, (2020). A PCA mostra ainda um forte antagonismo da concentração de Na⁺ e Cl⁻ com o teor

de K^+ e NH_4^+ , isso ocorre, pois, a presença de Na^+ pode inibir a absorção de K^+ e NH_4^+ , principalmente de K^+ , tendo em vista o raio iônico similar.

A matriz de correlação de Pearson mostra que o aumento da concentração de Cloreto na raiz reduz fortemente o teor de amônio e a relação K^+/Na^+ nos perfilhos, ao passo que aumenta o teor de Na^+ e Cl^- nos demais compartimentos da planta, assim como evidenciado por Rasel *et al.*, (2020). A acumulação de carboidratos aumenta em conformidade ao aumento dos parâmetros de eficiência fotossintética, em contrapartida a taxa máxima de carboxilação da enzima Rubisco é fortemente reduzida pelo aumento da atividade de APX. Tendo em vista que o CO_2 elevado reduziu a atividade da enzima, é possível dizer que houve favorecimento da carboxilação da rubisco, mesmo sob condições salinas. O aumento da PS reduz significativamente e de forma moderada a peroxidação lipídica, portanto, o aumento do teor de proteína solúvel em plantas estressadas pela salinidade durante a fase de indução, indicam que o CO_2 elevado ativou mecanismos de defesa da planta contra a peroxidação lipídica.

Conclusões

- A fertilização com CO_2 elevado mitiga efeitos deletérios da salinidade nas trocas gasosas e eficiência fotoquímica, contribuindo para menor toxicidade iônica e danos oxidativos.
- A exposição transitória ao CO_2 elevado ativa mecanismos de memória fisiológica que beneficiaram em ocasiões posteriores ao fornecimento, mesmo na presença de estresse salino, os teores de carboidratos, a taxa máxima de carboxilação da rubisco e a proteção enzimática.
- O teor de K^+ se manteve estável mesmo com aumentos da concentração de Na^+ .
- Os efeitos observados indicam que houve ativação de memória fisiológica em função da fertilização prévia com CO_2 elevado, revelando o potencial do CO_2 como agente de *priming* fisiológico.
- Essas constatações são importantes para compreender o papel da fertilização com CO_2 elevado na ativação de memória fisiológica em plantas, frente a estresses abióticos.

Referências

Allen, L. H., Kimball, B. A., Bunce, J. A., Yoshimoto, M., Harazono, Y., Baker, J. T., Boote, K. J., & White, J. W. (2020a). Fluctuations of CO_2 in Free-Air CO_2 Enrichment (FACE)

depress plant photosynthesis, growth, and yield. *Agricultural and Forest Meteorology*, 284, 107899. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2020.107899>

Bassiouni, M., Smith, N. G., Reu, J., Peñuelas, J., & Keenan, T. F. (2024, December). Acclimation of photosynthetic capacity to CO₂ explains long-term declines in leaf nitrogen. In *AGU Fall Meeting Abstracts* (Vol. 2024, pp. B23L-04).

Bhargava, S., & Mitra, S. (2021). Elevated atmospheric CO₂ and the future of crop plants. *Plant Breeding*, 140(1), 1–11. <https://doi.org/10.1111/pbr.12871>

Bradford, M. (1976). A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*, 72(1–2), 248–254. <https://doi.org/10.1006/abio.1976.9999>

Braga, F. M., *et al.* (2021a). Revisão: Crescimento de plantas C₃ e C₄ em resposta a diferentes concentrações de CO₂. *Research, Society and Development*, 10(7), e33810716701. <https://doi.org/10.33448/rsd-v10i7.16701>

Braga, F. M., Ferreira, E. A., Freitas, M. S. S., Cabral, C. M., Santos, J. B., Aspiazú, I., Fernandes, L. A., & Sampaio, R. A. (2021b). Crescimento de *Bidens pilosa* e feijoeiro submetidos a diferentes concentrações de CO₂ e arranjos competitivos. *Research, Society and Development*, 10(7), e33410716651. <https://doi.org/10.33448/rsd-v10i7.16651>

Brito, F. A. L., Pimenta, T. M., Henschel, J. M., Martins, S. C. V., Zsögön, A., & Ribeiro, D. M. (2020). Elevated CO₂ improves assimilation rate and growth of tomato plants under progressively higher soil salinity by decreasing abscisic acid and ethylene levels. *Environmental and Experimental Botany*, 176, 104050. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2020.104050>

Chen, F., Zhang, K., Yan, S., *et al.* (2025). Resposta da fotossíntese à luz e à concentração de CO₂ em trigo de primavera sob estresse hídrico progressivo. *BMC Plant Biology*, 25, 324. <https://doi.org/10.1186/s12870-025-06355-7>

Córdoba, J., Pérez, P., Morcuende, R., Molina-Cano, J. L., & Martínez-Carrasco, R. (2017). Acclimation to elevated CO₂ is improved by low Rubisco and carbohydrate content, and enhanced Rubisco transcripts in the G132 barley mutant. *Environmental and Experimental Botany*, 137, 36–48. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2017.02.005>

Crous, K. Y., Walters, M. B., & Ellsworth, D. S. (2008). Elevated CO₂ affects photosynthesis–nitrogen relationships in *Pinus taeda* over nine years in FACE. *Tree Physiology*, 28(4), 607–614. <https://doi.org/10.1093/treephys/28.4.607>

Dubois, M., Gilles, K. A., Hamilton, J. K., Rebers, P. A., & Smith, F. (1956). Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical Chemistry*, 28(3), 350–356. <https://pubs.acs.org/doi/pdf/10.1021/ac60111a017>

Erice, G., Aranjuelo, I., Irigoyen, J. J., & Sánchez-Díaz, M. (2007). Efeito do CO₂ elevado, da temperatura e do suprimento limitado de água no estado antioxidante durante o recrescimento da alfafa nodulada. *Physiologia Plantarum*, 130(1), 33–45. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2007.00889.x>

Fan, X., Cao, X., Zhou, H., Hao, L., Dong, W., He, C., ... & Zheng, Y. (2020). Carbon dioxide fertilization effect on plant growth under soil water stress associates with changes in stomatal traits, leaf photosynthesis, and foliar nitrogen of bell pepper (*Capsicum annuum* L.). *Environmental and Experimental Botany*, 179, 104203. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2020.104203>

Farquhar, G. D., von Caemmerer, S. V., & Berry, J. A. (1980). A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta*, 149(1), 78–90. <https://doi.org/10.1007/BF00386231>

Ferreira-Silva, S. L., Silveira, J. A., Voigt, E. L., Soares, L. S., & Viégas, R. A. (2008). Alterações em indicadores fisiológicos associados à tolerância à salinidade em dois porta-enxertos contrastantes de cajueiro. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, 20, 51–59.

Gago, J., Daloso, D. M., Carriquí, M., Nadal, M., Morales, M., Araújo, W. L., Nunes-Nesi, A., & Flexas, J. (2020). Mesophyll conductance: The leaf corridors for photosynthesis. *Biochemical Society Transactions*, 48(2), 429–439. <https://doi.org/10.1042/BST20190312>

Giannopolitis, C. N., & Ries, S. K. (1977). Superoxide dismutases. *Plant Physiology*, 59(2), 309–314. <https://doi.org/10.1104/pp.59.2.309>

Hasegawa, T., Sakai, H., Tokida, T., Nakamura, H., Zhu, C., Usui, Y., ... & Kobayashi, K. (2013). Rice cultivar responses to elevated CO₂ at two free-air CO₂ enrichment (FACE) sites in Japan. *Functional Plant Biology*, 40(2), 148. <https://doi.org/10.1071/FP12357>

Havir, E. A., & McHale, N. A. (1987). Biochemical and developmental characterization of multiple forms of catalase in tobacco leaves. *Plant Physiology*, 84(2), 450–455. <https://doi.org/10.1104/pp.84.2.450>

Heath, R. L., & Packer, L. (1968). Photoperoxidation in isolated chloroplasts. I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 125(1), 189–198.

Hoagland, D. R., & Arnon, D. I. (1950). The water culture method for growing plants without soils (Circular No. 347). *California Agricultural Experiment Station*.

Hu, S., Chen, W., Tong, K., Wang, Y., Jing, L., Wang, Y., & Yang, L. (2022). Response of rice growth and leaf physiology to elevated CO₂ concentrations: A meta-analysis of 20-year FACE studies. *Science of The Total Environment*, 807, 151017. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.151017>

- Hu, S., Li, T., Wang, Y., Gao, B., Jing, L., Zhu, J., Wang, Y., Huang, J., & Yang, L. (2024). Effects of free air CO₂ enrichment (FACE) on grain yield and quality of hybrid rice. *Field Crops Research*, 306, 109237. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2023.109237>
- Jin, J., Armstrong, R., & Tang, C. (2019). Impact of elevated CO₂ on grain nutrient concentration varies with crops and soils – A long-term FACE study. *Science of the Total Environment*, 651, 2641–2647. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.10.170>
- Jones, A. G., Scullion, J., Ostle, N., Levy, P. E., & Gwynn-Jones, D. (2014). Completing the FACE of elevated CO₂ research. *Environment International*, 73, 252–258. <https://doi.org/10.1016/j.envint.2014.07.021>
- Kazemi, S., Eshghizadeh, H. R., & Zahedi, M. (2018). Respostas de quatro variedades de arroz ao CO₂ elevado e a diferentes níveis de salinidade. *Rice Science*, 25(3), 142–151. <https://doi.org/10.1016/j.rsci.2018.04.002>
- Khan, M. M., Akram, M. T., Qadri, R. W. K., & Al-Yahyai, R. (2020). Role of grapevine rootstocks in mitigating environmental stresses: A review. *Journal of Agricultural and Marine Sciences*, 25(2), 1–12. <https://doi.org/10.24200/jams.vol25iss2pp1-12>
- Khan, M. M., Akram, M. T., Qadri, R. W. K., & Al-Yahyai, R. (2020). Role of grapevine rootstocks in mitigating environmental stresses: A review. *Journal of Agricultural and Marine Sciences*, 25(2), 1–12. <https://doi.org/10.24200/jams.vol25iss2pp1-12>
- Klughammer, C., & Schreiber, U. (1994). Saturation pulse method for assessment of energy conversion in PS I. *Planta*, 192, 261–268. <http://www.walz.com/>
- Kumar, A., Nayak, A. K., Das, B. S., Panigrahi, N., Dasgupta, P., Mohanty, S., ... & Pathak, H. (2019). Efeitos do estresse por déficit hídrico nas respostas agronômicas e fisiológicas do arroz e na emissão de gases de efeito estufa do solo de arroz sob níveis elevados de CO₂ atmosférico. *Ciência do Meio Ambiente Total*, 650, 2032–2050. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.09.332>
- Kumar, A., Nayak, A. K., Sah, R. P., Sanghamitra, P., & Das, B. S. (2017). Efeitos da concentração elevada de CO₂ na produtividade hídrica e nas atividades de enzimas antioxidantes do arroz (*Oryza sativa* L.) sob estresse por déficit hídrico. *Pesquisa em Culturas de Campo*, 212, 61–72. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2017.06.020>
- Li, S., Li, Y., Gao, Y., He, X., Zhang, D., Liu, B., & Li, Q. (2020a). Effects of CO₂ enrichment on non-structural carbohydrate metabolism in leaves of cucumber seedlings under salt stress. *Scientia Horticulturae*, 265, 109275. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2020.109275>
- Li, X., et al. (2020b). Physiological and molecular basis of promoting leaf growth in strawberry (*Fragaria ananassa* Duch.) by CO₂ enrichment. *Biotechnology & Biotechnological Equipment*, 34(1), 905–917. <https://doi.org/10.1080/13102818.2020.1811766>

- Lieth, J. H., & Reynolds, J. F. (1987). A non-rectangular hyperbola as a model of photosynthetic response to light: Geometrical interpretation and application. *Photosynthetica*, 21(3), 363–365. <http://pascal-francis.inist.fr/vibad/index.php?action=getRecordDetail&idt=7700535>
- Lilay, G. H., Thiébaud, N., du Mee, D., Assunção, A. G., Schjoerring, J. K., Husted, S., & Persson, D. P. (2024). Ligando as principais funções fisiológicas de micronutrientes essenciais aos seus sintomas de deficiência em plantas. *New Phytologist*, 242(3), 881–902. <https://doi.org/10.1111/nph.19645>
- Lima, G. S., Pinheiro, F. W. A., Dias, A. S., Gheyi, H. R., Silva, S. S., Soares, L. A. A., Silva, A. A. R., Fernandes, P. D., & Dantas, J. S. (2020). Water status, cell damage and gas exchanges in West Indian cherry (*Malpighia emarginata*) under salt stress and nitrogen fertilization. *Australian Journal of Crop Science*, 14(2), 319–324. <https://doi.org/10.21475/ajcs.20.14.02.p2320>
- Liu, L., Huang, L., Lin, X., & Sun, C. (2020). Hydrogen peroxide alleviates salinity-induced damage through enhancing proline accumulation in wheat seedlings. *Plant Cell Reports*, 39(5), 567–575. <https://doi.org/10.1007/s00299-020-02513-3>
- Lupo, Y., Schlisser, A., Dong, S., Rachmilevitch, S., Fait, A., & Lazarovitch, N. (2022). Root system response to salt stress in grapevines (*Vitis* spp.): A link between root structure and salt exclusion. *Plant Science*, 325, 111460. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2022.111460>
- Lv, C., Huang, Y., Sun, W., Yu, L., & Zhu, J. (2020). Response of rice yield and yield components to elevated [CO₂]: A synthesis of updated data from FACE experiments. *European Journal of Agronomy*, 112, 125961. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2019.125961>
- Maia Júnior, S. de O., Andrade, J. R. de, Nascimento, R. do, Lima, R. F. de, Nascimento, E. C. S., & Ferreira, V. M. (2022). Physiological parameters of tomato plants subjected to salinity and treated with brassinosteroid. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 57. <https://doi.org/10.1590/s1678-3921.pab2022.v57.01885>
- Major, J. E., Mosseler, A., & Malcolm, J. W. (2018). Genetic variation among pines and firs in assimilation efficiencies and photosynthetic regulation under elevated CO₂. *Trees*, 32, 215–229. <https://doi.org/10.1007/s00468-017-1625-4>
- Marcondes, J., & Garcia, A. B. (2009). Aspectos citomorfológicos do estresse salino em plântulas de arroz (*Oryza sativa* L.). *Arquivos do Instituto Biológico*, 76(2), 187–194. <https://doi.org/10.1590/1808-1657v76p1872009>
- Marshall, B., & Biscoe, P. V. (1980). A model for C₃ leaves describing the dependence of net photosynthesis on irradiance. *Journal of Experimental Botany*, 31(1), 41–48. <https://doi.org/10.1093/jxb/31.1.41>
- Maxwell, K., & Johnson, G. N. (2000). Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51(345), 659–668. <https://doi.org/10.1093/jexbot/51.345.659>

- Munns, R., *et al.* (2020). Energy costs of salt tolerance in crop plants. *New Phytologist*, 225(3), 1072–1090. <https://doi.org/10.1111/nph.15864>
- Munns, R., James, R. A., & Läuchli, A. (2006). Approaches to increasing the salt tolerance of wheat and other cereals. *Journal of Experimental Botany*, 57(5), 1025–1043. <https://doi.org/10.1093/jxb/erj100>
- Nakano, Y., & Asada, K. (1981). Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. *Plant and Cell Physiology*. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a076232>
- Nunes Pires, S., *et al.* (2024). Impact of elevated CO₂ concentration on carbon and nitrogen metabolism of irrigated rice plants. *Journal of Plant Nutrition*, 1–17. <https://doi.org/10.1080/01904167.2024.2316004>
- Parihar, P., Singh, R., Singh, A., & Prasad, S. M. (2021). Papel da oxilipina em mudas de lufa expostas a estresses de NaCl e UV-B: Uma visão do mecanismo. *Plant Physiology and Biochemistry*, 167, 691–704. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.08.032>
- Pérez-López, U., Robredo, A., Lacuesta, M., Sgherri, C., Muñoz-Rueda, A., Navari-Izzo, F., & Mena-Petite, A. (2009). The oxidative stress caused by salinity in two barley cultivars is mitigated by elevated CO₂. *Physiologia Plantarum*, 135(1), 29–42. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2008.01174.x>
- Ragu, A. D., & Prasad, S. M. (2021). Implicações do sulfeto de hidrogênio na redução da toxicidade induzida por NaCl em mudas de berinjela e tomate. *Plant Physiology and Biochemistry*, 164, 173–184. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.05.001>
- Raju, A. D., & Prasad, S. M. (2023). O sulfeto de hidrogênio regula a tolerância ao NaCl em mudas de berinjela e tomate pela homeostase Na⁺/K⁺ e metabolismo do nitrogênio. *Plant Stress*, 7, 100129. <https://doi.org/10.1016/j.stress.2022.100129>
- Rasel, M., Tahjib-Ul-Arif, M., Hossain, M. A., Sayed, M. A., & Hassan, L. (2020). Discernimento de variedades locais de arroz (*Oryza sativa* L.) quanto às respostas morfofisiológicas, à atividade de enzimas antioxidantes e aos marcadores moleculares ao estresse salino induzido na fase de muda. *Journal of Plant Growth Regulation*, 39, 41–59. <https://doi.org/10.1007/s00344-019-09962-5>
- Rasel, M., Tahjib-Ul-Arif, M., Hossain, M. A., Sayed, M. A., & Hassan, L. (2020). Discernimento de variedades locais de arroz (*Oryza sativa* L.) quanto às respostas morfofisiológicas, à atividade de enzimas antioxidantes e aos marcadores moleculares ao estresse salino induzido na fase de muda. *Journal of Plant Growth Regulation*, 39, 41–59. <https://doi.org/10.1007/s00344-019-09962-5>
- Rossatto, T., Souza, G. M., Do Amaral, M. N., Auler, P. A., Pérez-Alonso, M.-M., Pollmann, S., & Braga, E. J. B. (2023). Cross-stress memory: Salt priming at vegetative growth stages

improves tolerance to drought stress during grainfilling in rice plants. *Environmental and Experimental Botany*, 206, 105187. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2022.105187>

Sakai, H., Yagi, K., Kobayashi, K., & Kawashima, S. (2001). Rice carbon balance under elevated CO₂. *New Phytologist*, 150(2), 241–249. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2001.00105.x>

Saleh, H. A., Tourky, S. M., Ibraheem, F., Abo-Hamed, S. A., Shukry, W. M., Elgamal, W. H., & Elghareeb, E. M. (2025). Aumento da tolerância à salinidade em arroz cultivado por meio da introgressão de genes de arroz africano e aplicação de extrato de folha de moringa. *BMC Plant Biology*, 25(1), 163. <https://doi.org/10.1186/s12870-025-06102-y>

Shanker, A. K., Gunnapaneni, D., Bhanu, D., Vanaja, M., Lakshmi, N. J., Yadav, S. K., ... & Singh, V. K. (2022). Elevated CO₂ and water stress in combination in plants: brothers in arms or partners in crime? *Biology*, 11(9), 1330. <https://doi.org/10.3390/biology11091330>

Sharkey, T. D., Bernacchi, C. J., Farquhar, G. D., & Singsaas, E. L. (2007). Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C₃ leaves. *Plant, Cell & Environment*, 30(9), 1035–1040. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01710.x>

Silva, E. F., Santos, H. R. B., Ometto, J. P. H. B., Jardim, A. M. D. R. F., da Silva, T. G. F., Hermínio, P. J., ... & Ferreira-Silva, S. L. (2024). Porta-enxerto excluïdor de sal melhora as respostas fisiocobioquímicas de plantas de videira enxertadas submetidas ao estresse salino. *Biologia Vegetal Atual*, 37, 100316. <https://doi.org/10.1016/j.cpb.2023.100316>

Song, C., Dong, S., Schlisser, A., Lupo, Y., Rachmilevitch, S., Lazarovitch, N., & Fait, A. (2024). Rootstock varietal ability in accumulation of chloride ions underpins improved physiology and metabolism of grapevine exposed to salinity. *Scientia Horticulturae*, 328, 112964. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2024.112964>

Souza, N. C. S., Silveira, J. A. G., Silva, E. N., Lima Neto, M. C., Lima, C. S., Aragão, R. M., & Ferreira-Silva, S. L. (2019). High CO₂ favors ionic homeostasis, photoprotection, and lower photorespiration in salt-stressed cashew plants. *Acta Physiologiae Plantarum*, 41(9), 158. <https://doi.org/10.1007/s11738-019-2947-1>

Takagi, M., El-Shemy, H. A., Sasaki, S., Toyama, S., Kanai, S., Saneoka, H., & Fujita, K. (2009a). Elevated CO₂ concentration alleviates salinity stress in tomato plant. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B — Plant Soil Science*, 59(1), 87–96. <https://doi.org/10.1080/09064710801932425>

Takai, T., *et al.* (2023). MORE PANICLES 3, a natural allele of OsTB1/FC1, impacts rice yield in paddy fields at elevated CO₂ levels. *The Plant Journal*, 114(4), 729–742. <https://doi.org/10.1111/tpj.16143>

Teixeira, F. K., Menezes-Benavente, L., Margis, R., & Margis-Pinheiro, M. (2004). Análise da história evolutiva molecular da família de genes da ascorbato peroxidase: Inferências a partir

do genoma do arroz. *Journal of Molecular Evolution*, 59, 761–770. <https://doi.org/10.1007/s00239-004-2666-z>

Temizgul, R., Kaplan, M., Kara, R., & Yilmaz, S. (2016). Efeitos das concentrações de sal na atividade de enzimas antioxidantes do sorgo granífero. *Tendências Atuais em Ciências Naturais*, 5(9), 171–178.

Ueda, A., Yahagi, H., Fujikawa, Y., Nagaoka, T., Esaka, M., Calcaño, M., González, M. M., Hernández Martich, J. D., & Saneoka, H. (2013). Comparative physiological analysis of salinity tolerance in rice. *Soil Science and Plant Nutrition*, 59(6), 896–903. <https://doi.org/10.1080/00380768.2013.842883>

Vanaja, M., Sarkar, B., Sathish, P., Jyothi Lakshmi, N., Yadav, S. K., Mohan, C., ... & Singh, V. K. (2024). O CO₂ elevado ameniza os efeitos do estresse por altas temperaturas nas características físico-bioquímicas, de crescimento e de rendimento de híbridos de milho. *Relatórios Científicos*, 14(1), 2928. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-53343-2>

Viégas, R. A., da Silveira, J. A., Lima Junior, A. R. D., Queiroz, J. E., & Fausto, M. J. (2001). Efeitos da salinidade NaCl no crescimento e acúmulo de solutos inorgânicos em plantas jovens de cajueiro. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, 5, 216–222.

Vighi, I. L., Benitez, L. C., Amaral, M. N., Moraes, G. P., Auler, P. A., Rodrigues, G. S., ... & Braga, E. J. B. (2017). Caracterização funcional de enzimas antioxidantes em plantas de arroz expostas ao estresse salino. *Biologia Plantarum*, 61(3), 540–550. <https://doi.org/10.1007/s10535-017-0727-6>

Wanderley, J. A. C., Brito, M. E. B., Azevedo, C. A. V., Silva, F. C., Ferreira, F. N., & Lima, R. F. (2020). Cell damage and biomass of yellow passion fruit under water salinity and nitrogen fertilization. *Revista Caatinga*, 33(3), 757–765. <https://doi.org/10.1590/1983-21252020v33n319rc>

Wang, C., Deng, Y., Liu, Z., & Liao, W. (2021). Sulfeto de hidrogênio em plantas: Interação com outras moléculas sinalizadoras em resposta a estresses abióticos. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(21), 12068. <https://doi.org/10.3390/ijms222112068>

Wang, W., Cai, C., He, J., Gu, J., Zhu, G., Zhang, W., Zhu, J., & Liu, G. (2020a). Yield, dry matter distribution and photosynthetic characteristics of rice under elevated CO₂ and increased temperature conditions. *Field Crops Research*, 248, 107605. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2019.107605>

Wang, W., Cai, C., He, J., Gu, J., Zhu, G., Zhang, W., Zhu, J., & Liu, G. (2020b). Yield, dry matter distribution and photosynthetic characteristics of rice under elevated CO₂ and increased temperature conditions. *Field Crops Research*, 248, 107605. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2019.107605>

Wu, X., Shu, S., Wang, Y., Yuan, R., & Guo, S. (2019). Exogenous putrescine alleviates photoinhibition caused by salt stress through cooperation with cyclic electron flow in cucumber. *Photosynthesis Research*, 141(3), 303–314. <https://doi.org/10.1007/s11120-019-00631-y>

Yang, X., Li, Y., Chen, H., Huang, J., Zhang, Y., Qi, M., Liu, Y., & Li, T. (2020). Mecanismo de resposta fotossintética da tolerância cruzada induzida pela salinidade do solo ao estresse de seca subsequente em plantas de tomate. *Plants*, 9(3), 363. <https://doi.org/10.3390/plants9030363>

Yang, X., Li, Y., Chen, H., Huang, J., Zhang, Y., Qi, M., Liu, Y., & Li, T. (2020). Mecanismo de resposta fotossintética da tolerância cruzada induzida pela salinidade do solo ao estresse de seca subsequente em plantas de tomate. *Plants*, 9(3), 363. <https://doi.org/10.3390/plants9030363>

Yang, X., Wang, D., Tao, Y., Shen, M., Ma, C., Cai, C., Song, L., Yin, B., & Zhu, C. (2023). Does elevated CO₂ enhance the arsenic uptake by rice? Yes or maybe: Evidences from FACE experiments. *Chemosphere*, 327, 138543. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2023.138543>

Yuan, M., Cai, C., Wang, X., Li, G., Wu, G., Wang, J., ... & Sun, Y. (2021). Temperaturas quentes do ar aumentam a aclimação fotossintética a concentrações elevadas de CO₂ no arroz em condições de campo. *Field Crops Research*, 262, 108036. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2020.108036>

Zhang, C., Li, Y., Yu, Z., Wang, G., Liu, X., Liu, J., ... & Jin, J. (2022a). A coelevação do [CO₂] atmosférico e da temperatura altera a capacidade fotossintética e a eficiência instantânea do uso de água em cultivares de arroz em uma região temperada fria. *Frontiers in Plant Science*, 13, 1037720. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1037720>

Zhang, J., Li, Y., Yu, Z., Adams, J., Tang, C., Wang, G., ... & Jin, J. (2022b). O aumento dos níveis de CO₂ atmosférico e o aquecimento aumentam a aquisição de nitrogênio derivado do solo em vez de fertilizante de ureia por cultivares de arroz. *Agricultural and Forest Meteorology*, 324, 109117. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2022.109117>

Zhang, S., Zou, B., Cao, P., Su, X., Xie, F., Pan, X., & Li, M. (2023). Structural insights into photosynthetic cyclic electron transport. *Molecular Plant*, 16(1), 187–205. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2022.12.014>

Zhang, Z., Hu, Y., Yu, S., Zhao, X., Dai, G., Deng, G., & Bao, J. (2022). Efeitos do estresse hídrico e do CO₂ elevado nas estruturas finas do amido e propriedades funcionais do arroz indica. *Carbohydrate Polymers*, 297, 120044. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2022.120044>

Zhou-Tsang, A., Wu, Y., Henderson, S. W., Walker, A. R., Borneman, A. R., Walker, R. R., & Gilliam, M. (2021). Grapevine salt tolerance. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 27(2), 149–168. <https://doi.org/10.1111/ajgw.12487>

EXPERIMENTO 2

Fertilização com CO₂ durante o crescimento inicial em plantas de arroz aumenta a resistência ao estresse salino

Resumo

A salinidade gera efeitos danosos quanto a assimilação de CO₂ nas plantas, tornando-se a causa de mudanças metabólicas e/ou estomáticas. Para minimizar o estresse, estudos indicam que, a elevação da concentração de CO₂ pode agir na atenuação de danos metabólicos através de processos de fotossíntese, crescimento e proteção oxidativa das plantas, mas requer fertilização continuada de CO₂ por todo o ciclo de desenvolvimento. Entretanto, os efeitos da fertilização apenas no início do desenvolvimento vegetativo são desconhecidos, assim, não se sabe, se há permanência de mecanismos resposta de atenuação a salinidade. Com isso, objetivou-se avaliar os efeitos benéficos da exposição prévia a concentração elevada de CO₂ na proteção da atividade fotossintética, toxicidade iônica e danos oxidativos, associados ao melhor crescimento em plantas de arroz submetidas ao estresse salino. O experimento foi realizado em delineamento inteiramente casualizado (DIC) em arranjo fatorial 2 x 2: duas doses de NaCl (0 e 80 mM) e duas concentrações de CO₂ (ambiente - 420 ppm e elevada - 800 ppm), com cinco repetições. As sementes de arroz (*Oryza sativa*) da variedade São Francisco foram germinadas e crescidas em câmara de crescimento (FITOTRON) até os 40 dias após a germinação, posteriormente foram levadas a casa de vegetação, onde permaneceram até a produção. Foram mensurados indicadores de atividade fotoquímica e trocas gasosas, teores de sódio, potássio e cloreto, teores de proteínas e atividade enzimática. Os dados foram submetidos a análise de variância e teste de tukey a 5% de probabilidade. A fertilização com CO₂ elevado (800 ppm) aplicada apenas nas fases iniciais do desenvolvimento de plantas de arroz promoveu efeitos fisiológicos e bioquímicos duradouros, contribuindo para a proteção da atividade fotossintética frente à toxicidade iônica, tanto durante quanto após a exposição ao estresse. Além disso, houve melhora na regulação iônica. Esses resultados evidenciam a presença de memória fisiológica, com benefícios persistentes ao longo do ciclo da planta, inclusive sob condições de salinidade.

Palavras-chave: Estresse oxidativo; *Oryza sativa*; alterações climáticas.

Abstract

Salinity causes harmful effects on CO₂ assimilation in plants, becoming a major factor in metabolic and/or stomatal changes. To minimize this stress, studies indicate that increasing CO₂ concentration may mitigate metabolic damage through processes related to photosynthesis, growth, and oxidative protection. However, this usually requires continuous CO₂ fertilization throughout the entire developmental cycle. The effects of fertilization restricted only to the early vegetative stage are still unknown, and it remains unclear whether attenuation mechanisms against salinity can persist over time. Therefore, the aim of this study was to evaluate the beneficial effects of prior exposure to elevated CO₂ concentration on the protection of photosynthetic activity, ionic toxicity, and oxidative damage, associated with improved growth in rice plants subjected to salt stress. The experiment was conducted in a completely randomized design (CRD) in a 2 × 2 factorial arrangement: two NaCl concentrations (0 and 80 mM) and two CO₂ concentrations (ambient – 420 ppm and elevated – 800 ppm), with five replicates. Rice seeds (*Oryza sativa*, cv. São Francisco) were germinated and grown in a growth chamber (FITOTRON) until 40 days after germination and subsequently transferred to a greenhouse, where they remained until production. Measurements included indicators of

photochemical activity and gas exchange, sodium, potassium, and chloride contents, protein levels, and enzymatic activity. Data were subjected to analysis of variance and Tukey's test at 5% probability. Elevated CO₂ fertilization (800 ppm) applied only during the initial stages of rice plant development promoted lasting physiological and biochemical effects, contributing to the protection of photosynthetic activity against ionic toxicity both during and after stress exposure. Moreover, ionic regulation was improved. These results provide evidence of physiological memory, with persistent benefits throughout the plant cycle, even under salinity conditions.

Keywords: Oxidative stress; *Oryza sativa*; Climate change.

1. Introdução

As alterações climáticas globais têm impactado negativamente da distribuição espaço-temporal do regime pluviométrico, o que potencializa a limitações de áreas agrícolas como as já afetadas pela salinidade. Paradoxalmente, diversos estudos têm demonstrado que o aumento do CO₂ atmosférico pode mitigar, em parte, os efeitos negativos do estresse salino em plantas (Hu *et al.*, 2022; Hu *et al.*, 2024). As projeções indicam que até o final do século o nível de dióxido de carbono (CO₂) na atmosfera deva atingir entre 650 e 1200 ppm (IPCC, 2020). Como o CO₂ é o substrato primário da fotossíntese, esse aumento poderá estimular a fixação de carbono e eleva a produtividade vegetal, principalmente em espécies de metabolismo C₃ como o arroz (Lv *et al.*, 2020). Contudo, no geral os estudos mostram que as ações mitigatórias aos efeitos deletérios da salinidade requerem exposição contínua ao CO₂ elevado. Esse modelo de estudo instiga a possibilidade de indução de efeito priming, exposição transitória ao CO₂ visando a ativação de memória fisiológica com efeitos em períodos posteriores, assim como relatado para o peróxido de hidrogênio (Liu *et al.*, 2020).

A salinidade afeta as plantas e as células vegetais de múltiplas formas que têm sido amplamente classificadas como estresse osmótico e toxicidade iônica, danos primários, ou dano oxidativo, danos secundários (Zhou-Tsang *et al.*, 2021; Marcondes; Garcia, 2009; Lupo *et al.*, 2022). Ao avaliarem o efeito do estresse salino em plantas de arroz, Marcondes; Garcia, (2009), observaram o acúmulo de vários osmólitos compatíveis como, por exemplo, sacarose, glicose, frutose, inositol, citrato, malato, ascorbato, salicilato e prolina. Assim, pode-se dizer que as respostas das plantas à salinidade consistem em modificações em sua fisiologia ou bioquímica, seja como resultado de danos ou respostas das plantas para evitar ou mitigar os danos (Munns *et al.*, 2020). A fertilização com CO₂ elevado pode atenuar em parte os efeitos nocivos gerados pelo sal, pois sob condições combinadas de CO₂ e salinidade, as plantas tendem a reduzir a

produção de espécies reativas de oxigênio (EROS), e com isso reduzir a intensidade de danos oxidativos, associado a maiores taxas de fotossíntese líquida e incrementos positivos no rendimento e produtividade (Takagi *et al.*, 2009; Li *et al.*, 2020a; Pérez-López *et al.*, 2009).

A fertilização com CO₂ elevado favorece a atividade de carboxilação da enzima Rubisco em detrimento de sua atividade oxidase, o que reduz a fotorrespiração, uma via dispendiosa e potencial produtora de espécies reativas de oxigênio (EROs). A fotorrespiração ocorre em paralelo a fotossíntese com perdas significativas de parte do carbono já fixado liberado como CO₂, podendo afetar a produção em plantas C3 em até 50% sob condições severas de estresses (South *et al.*, 2018). A redução da fotorrespiração contribui para menor formação de radicais livres, o que resulta em menor peroxidação lipídica e, conseqüentemente, maior eficiência do aparato fotossintético, pois promove aumento na concentração de carbono no mesófilo foliar (Ci) e na taxa de assimilação líquida (A), reduz a condutância estomática (gs) e altera as taxas máximas de carboxilação (Vcmax) e transporte de elétrons (Jmax) (Hu *et al.*, 2024; Leakey *et al.*, 2009; Bhargava & Mitra, 2021; Takagi *et al.*, 2009b; Li *et al.*, 2020a; Pérez-López *et al.*, 2009).

Em condições de campo, a fertilização com CO₂ só é possível pelo emprego do sistema *Free Air CO₂ Enrichment* (FACE), que aplica fumigações contínuas ao longo do ciclo da planta (Allen *et al.*, 2020; Takai *et al.*, 2023; Hu *et al.*, 2024; Wang *et al.*, 2020; Bindi, Fibbi & Miglietta, 2001). Contudo, não controla com precisão a concentração do gás (CO₂) aplicada nos diferentes estágios da cultura. Estudos revelam que a exposição prolongada ao CO₂ elevado pode acarretar regulação negativa, ocasião a qual a planta reduz sua capacidade fotossintética, por afetar parâmetros como Jmax, Vcmax, TPU e Amax (Crous, Walters & Ellsworth, 2008; Major, Mosseler & Malcolm, 2018, 2022). Assim, investigar os efeitos de uma fertilização temporária de CO₂ elevado na ativação de memória fisiológica para tolerância ao estresse salino, ao longo do ciclo da planta, permite averiguar a possibilidade de evitar efeitos deletérios de uma exposição prolongada.

O conceito de *priming* vegetal tem sido explorado nesse sentido, expondo as plantas a estímulos não letais que ativam respostas adaptativas duradouras, como o pré-condicionamento de sementes com agentes químicos diversos para estimular a resistência de plantas a salinidade (Paul *et al.*, 2023; Hadia *et al.*, 2023). Outro fenômeno relevante é a tolerância cruzada (*cross-tolerance*) que consiste na aclimação da planta a determinados fatores adversos pela prévia exposição ao respectivo fator em baixa intensidade (não letal), bem como a um outro fator (diferente) relacionado a estímulos metabólicos envolvidos no aumento da resistência vegetal

(Rossatto *et al.*, 2023). Estudos mostram que a aplicação de peróxido de hidrogênio na solução nutritiva uma única vez, com efeitos permanentes durante o ciclo da planta para resistência a salinidade, como no caso de plantas de trigo (Liu *et al.*, 2020).

Apesar dos avanços no entendimento de mecanismos de ativação de memória em plantas, as pesquisas concentram-se na aplicação prévia do próprio fator estressante. Ainda não há relatos na literatura que explore o potencial do CO₂ elevado como efeito *priming*, ou seja, indutor de ativação de uma memória fisiológica com efeitos duradouros para o ciclo posterior da planta sobre a tolerância a salinidade, para o melhor do nosso conhecimento. Neste contexto, a hipótese deste estudo é que a aplicação de CO₂ elevado durante a germinação e o crescimento inicial de plantas de arroz, pode atenuar o estresse salino ao longo das demais fases do ciclo da cultura. Assim, o objetivo é avaliar os efeitos benéficos da concentração elevada de CO₂, aplicada apenas nas fases iniciais do desenvolvimento, sobre a atividade fotossintética, a toxicidade iônica e os danos oxidativos, associados ao crescimento e à produção de grãos em plantas de arroz submetidas ao estresse salino.

2. Materiais e Métodos

2.1 Área de estudo

O experimento foi conduzido em Câmara de Crescimento (Fitotron SGC 120) e Estufa, pertencentes a Universidade Federal Rural de Pernambuco, em sua Unidade Acadêmica de Serra Talhada, localizada na mesorregião do sertão Pajeú, no Estado de Pernambuco, com coordenadas geodésicas de 7°57'8.30"S latitude sul e de longitude 38°17'39.84"O Oeste e altitude de 429 metros.

2.2 Material vegetal e tratamentos aplicados

As sementes de arroz (*Oryza sativa*), cultivar São Francisco, foram semeadas em vasos plásticos de 5 L contendo uma mistura de areia de textura fina com vermiculita de textura média na proporção de 1/1 (v/v). Após o semeio, os vasos foram acondicionados em câmara de crescimento artificial (Fitotron SGC 120) com condições controladas de temperatura (30°C dia/25°C noite), umidade relativa do ar (55% dia e 65% noite) e luminosidade (300 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), com fotoperíodo de 12 h. Nessas condições as plantas foram expostas aos tratamentos de salinidade e concentração elevada de CO₂, como descrito a seguir. Durante a germinação a umidade do substrato foi mantida próxima da saturação (verificada pelo lixiviado) por meio de

irrigações frequentes com água destilada. Após a germinação (± 10 dias) as plântulas receberam solução nutritiva de Hoagland e Arnon (1950) com metade da força (diluída $\frac{1}{2}$) diariamente por mais 10 dias, para crescimento inicial/formação de parte aérea. Em seguida, as plantas foram divididas em dois grupos, uma parte irrigada somente com solução nutritiva (sem NaCl) e outra parte com solução adicionada de NaCl (80 mM) para o tratamento salino, a cada cinco dias. A partir do início do tratamento salino as plantas permaneceram na câmara de crescimento até os 40 dias (submetidas aos tratamentos de concentração de CO₂ ambiente (420 ppm) ou elevada (800 ppm). Ao final dessa etapa foram feitas as avaliações fisiológicas necessárias (medidas de fotossíntese – trocas gasosas e de fluorescência) e em seguida as plantas foram transferidas para casa de vegetação onde continuaram a receber solução nutritiva sem sal (referência) e com NaCl 80 mM (tratamento salino), permanecendo até a fase final de produção para avaliar a quantidade de massa seca total das plantas. Após 40 dias de crescimento na estufa expostas a concentração de CO₂ ambiente (± 420 ppm), as plantas foram submetidas novamente as análises fisiológicas para parâmetros de fotossíntese (trocas gasosas e de fluorescência). Vale ressaltar que o experimento foi conduzido em dois ciclos consecutivos, devido à disponibilidade de apenas um fitotron, o que exigiu o cultivo separado das plantas em cada concentração de CO₂ (400 e 800 ppm).

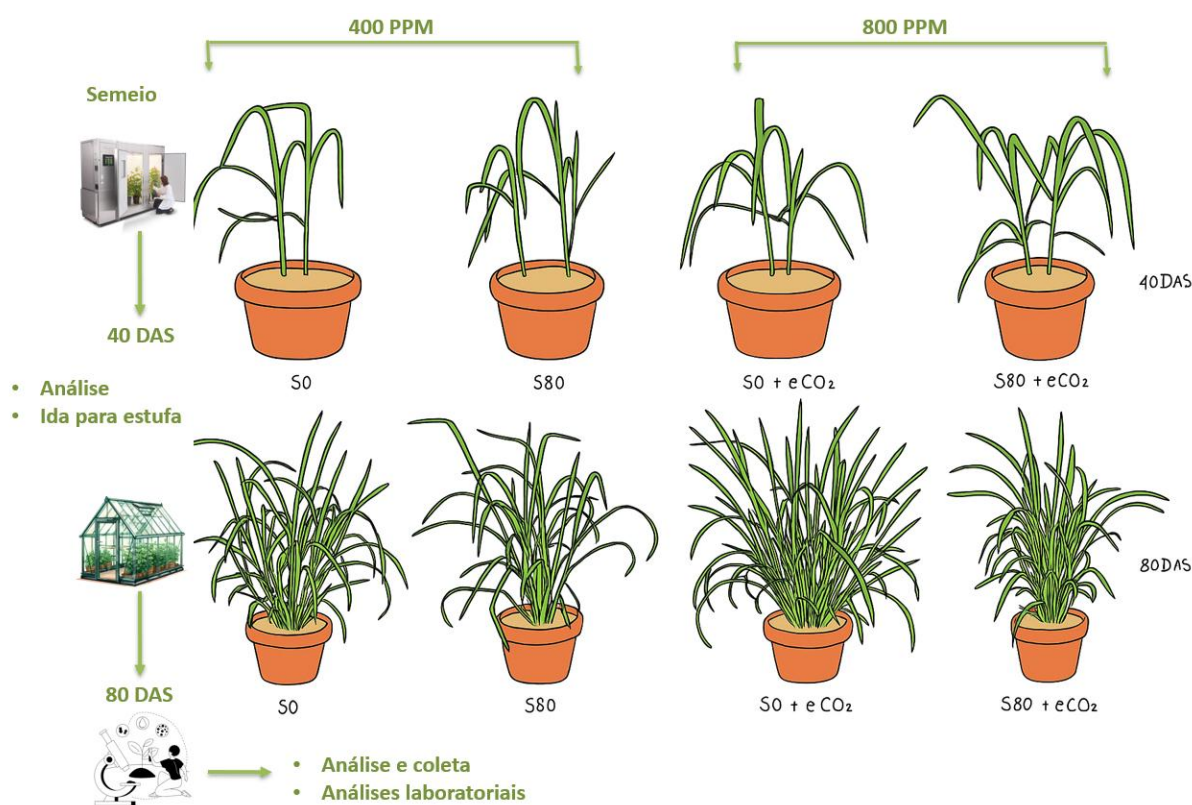


Figura 14: Desenho experimental mostrando a condução das plantas desde o semeio até a aplicação dos tratamentos de salinidade e CO₂ elevados.. Durante a germinação (10 d) a umidade do substrato foi mantida com água destilada, seguida da aplicação de solução nutritiva diluída (1/2) por 40 dias sob CO₂ ambiente (400 ppm) e elevado (800 ppm). Posteriormente as plantas foram levadas a estufa para análises fisiológicas posteriores aos 80 dias, após 40 dias de aclimação em condições ambientais normais.

2.3 Delineamento estatístico e análise dos dados

O experimento foi realizado em delineamento inteiramente casualizado (DIC) em arranjo fatorial 2 x 2: duas doses de NaCl (0 e 80 mM) e duas concentrações de CO₂ (ambiente - 420 ppm e elevada - 800 ppm), contando com cinco repetições, perfazendo 20 parcelas experimentais. O tratamento ambiente corresponde ao valor observado para a atmosfera atual e o CO₂ elevado, a quantidade prevista para meados de 2050 (NOAA, 2024). Os dados foram submetidos ao teste F a 5% de probabilidade, por meio de análise de variância, e as médias das variáveis avaliadas comparadas pelo teste de Tukey em mesmo nível de significância (5%).

2.4 Medidas de crescimento, conteúdo de sódio, potássio e cloreto

As medidas de crescimento foram tomadas através da mensuração do teor de matéria seca das plantas, que foram separadas em caule, folha e raiz, pesadas e acondicionadas em estufa com circulação de ar forçada de 48 a 72 horas a uma temperatura constante de 55°C até atingir massa constante. Para a massa seca da parte aérea foram somadas as massas de caules e folhas, para a estimativa da relação parte aérea/raiz.

Para obtenção do extrato aquoso, para a mensuração de Na⁺, K⁺ e Cl⁻, o material vegetal seco foi triturado em moinho com peneira de granulometria igual a 2mm. Posteriormente foi pesado 0,2g da amostra de cada estrutura e misturada em um volume de 30 ml de água ultrapura, transferida para tubos de rosca. Os tubos foram levados a banho maria (100°C, 1h) seguida da filtragem após estabelecimento da temperatura ambiente. A determinação do teor de Na⁺ e K⁺ foi proporcionada pela excitação dos átomos ionizáveis, utilizando um fotômetro de chamas, sendo necessária diluição até a faixa de amplitude do aparelho (Viégas *et al.*, 2001). O conteúdo de cloreto foi obtido por titulação do nitrato de prata (AgNO₃, 28 mM) a 20 mL do extrato supracitado, acrescido de 1mL do indicador cromato de potássio (K₂CrO₄) à 5% (p/v) (Ferreira-Silva *et al.*, 2008).

2.5 Extração de proteínas e atividades enzimáticas

Amostras de folhas frescas (200 mg) foram homogeneizadas em almofariz e pistilo na presença de N₂ líquido e extraídas em tampão fosfato de potássio 100 mM (pH 7,0) com EDTA 1 mM. Para a enzima ascorbato peroxidase (APX; EC 1.11.1.11) foi adicionado 1 mM de ascorbato ao tampão de extração para evitar a desnaturação parcial dessa enzima. O extrato bruto foi centrifugado a 14.000 g por 30 min a 4 °C e a fração solúvel (sobrenadante) foi recuperada. Nessa fração proteica, o teor de proteína solúvel foi mensurado conforme método descrito por Bradford (1976), utilizando uma curva padrão de albumina sérica bovina (BSA).

Para quantificar a atividade da superóxido dismutase (SOD), uma enzima antioxidante, foi utilizado o método proposto por Giannopolitis; Ries, (1977), que tem como base a capacidade de inibir a redução do nitro blue tetrazolium (NBT) em condições específicas de reação e iluminação. Para tanto, o processo foi iniciado com alíquotas de 100 µL de extrato proteico, acondicionadas em tubos (em ambiente escuro) com 1660 µL do tampão fosfato de potássio 50 mM pH 7,8 e 200 µL de nitro blue tetrazolium (NBT) a 750 µM. A reação foi iniciada pela adição de 40 µL de riboflavina 1 mM. Em seguida, os tubos foram transferidos para uma caixa de madeira iluminada por lâmpada com 30 watts (30 µmol de fótons m⁻² s⁻¹) por 6 minutos. O desligamento da luz ocasionou a pausa da reação e os tubos foram revestidos com material de coloração escura. Para quantificação da SOD (U.A. mg⁻¹ proteína min⁻¹), as leituras foram feitas a 540 nm e os valores obtidos representam uma unidade de atividade da SOD requerida para ocasionar 50% de inibição da taxa de fotorredução do NBT.

O conteúdo da peroxidase do ascorbato (APX), foi obtido conforme metodologia proposta por Nakano; Asada, (1981). Foi utilizado 100 µL da mesma extração proteica já explicitada, contudo, acrescida de ácido ascórbico na concentração de 0,5 mM. Adicionada ao meio reacional: 2,7 mL da solução tampão de fosfato de potássio 50 mM, pH 6,0 + ascorbato 0,5 mM e 200 µL de peróxido de hidrogênio (H₂O₂) na concentração de 30 mM. As leituras cinéticas (a cada 30s por 3 min) foram realizadas a 290nm em cubeta de quartzo. Os resultados foram obtidos com o coeficiente molar de 2,8 mM⁻¹ cm⁻¹ e expressos em µmol ASC mg⁻¹ MFmin⁻¹.

A medida de atividade da Catalase (CAT) foi realizada de acordo com Havir; Mchale, (1987), ao qual alíquotas de 50 µL do extrato proteico foram acrescidas de 2,95 mL de tampão fosfato de potássio pH 7,0 e 50 mM e 20 mM H₂O₂. Os resultados foram expressos em µmol de H₂O₂ mg⁻¹ MF min⁻¹ e as leituras foram feitas no mesmo intervalo de tempo utilizado para

mensuração de APX, sob absorvância de 240 nm e coeficiente de extinção molar de 36 M cm^{-1} .

2.6 Mensuração das trocas gasosas

As medidas referentes as trocas gasosas foram realizadas no período matutino (9 as 11h) com o auxílio de um analisador de gases infravermelho (IRGA - GFS 3000 - Heinz Walz, Alemanha), pelo qual foram realizadas curvas de Fotossíntese líquida (A , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$), transpiração (E , $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), condutância estomática (g_s , $\text{mm H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$) e concentrações intercelulares de CO_2 (C_i , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ ar}$) em resposta ao aumento da concentração de CO_2 na câmara foliar do IRGA (A/CO_2) e à crescentes densidades de fluxo de fótons fotossintéticos (A/DFFF). Nas curvas de luz (A/DFFF), a DFFF variou de 0 a $2000 \mu\text{mol fótons m}^{-2}\text{s}^{-1}$, ao passo que nas curvas em resposta ao CO_2 (P_N/CO_2), o DFFF foi mantido em $1000 \mu\text{mol fótons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ e a pressão parcial de CO_2 variou de 50 a $1800 \mu\text{mol m}^2 \text{ s}^{-1}$. Ambas a uma temperatura fixa na câmara de 28°C , umidade de entrada na cubeta ($\text{H}_2\text{O}_{\text{abs}} = 1700 \mu\text{mol H}_2\text{O mol}^{-1} \text{ ar}$) e um fluxo de gases equivalente a $750 \mu\text{mol de ar s}^{-1}$.

Para efeito de verificação dos objetivos propostos foram determinados ainda os seguintes parâmetros de eficiência fotossintética: A_{max} (Fotossíntese máxima observada), V_{cmax} (taxa máxima de carboxilação permitida pela ribulose 1·5-bifosfato carboxilase/ oxigenase (Rubisco)), J_{max} (taxa de transporte fotossintético de elétrons) e LCP (ponto de compensação de luz). conforme metodologia proposta por Marshall; Biscoe, (1980) e Sharkey *et al.*, (2007). Os parâmetros de assimilação de CO_2 foram estimados com o auxílio do pacote *photosynthesis*, que implementa o modelo bioquímico de assimilação de carbono proposto por Farquhar *et al.* (1980), com base em autores como Marshall & Biscoe (1980) e Sharkey *et al.* (2007). Os ajustes foram realizados por meio de regressões não-lineares no software RStudio, utilizando a função *nls.lm* do pacote *minpack.lm*. A eficiência intrínseca no uso da água (P_N/g_s) foi calculada pela relação da taxa de fotossíntese líquida e condutância estomática.

2.7 Fluorescência da clorofila a e parâmetros fotoquímicos

A fluorescência da clorofila a foi medida usando o método de pulso de saturação (Klughammer e Schreiber 1994), com auxílio de um fluorímetro de luz portátil MINI-PAM II (Heinz Walz, Alemanha). As folhas foram adaptadas ao escuro por 50 min para avaliar F_o e F_m . Os dados foram obtidos através da realização de curvas de densidade de fluxos de fótons fotossintéticos (DFFF) (variando de 0, 25, 45, 65, 90, 125, 190, 285, 420, 625, 820, 1150 e $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e curvas de indução em resposta ao aumento do tempo de exposição a luz actínica

(Com configuração padrão de 20s). Os seguintes parâmetros foram avaliados: o rendimento quântico máximo de PSII [$F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$]; o rendimento quântico efetivo do PSII [$Y_{II} = (F_m' - F_s)/F_m'$], a extinção não fotoquímica [$NPQ = (F_m - F_m')/F_m'$] e a taxa aparente de transporte de elétrons através do PSII [$ETR_{II} = (Y_{II} \times PPFD \times 0,5 \times 0,84)$]. Para estimar o ETR_{II} , 0,5 foi usado assumindo a fração de energia de excitação distribuída ao PSII, e 0,84 como a fração de luz incidente absorvida pelas folhas. F_m e F_o são a fluorescência máxima e mínima das folhas adaptadas ao escuro, respectivamente; F_m' e F_s são a fluorescência máxima e a fluorescência em estado estacionário nas amostras adaptadas à luz (Maxwell e Johnson, 2000).

2.8 Danos à membrana (peroxidação lipídica) e teor de amônio (NH_4^+)

Os danos à membrana foliar foram pelo acúmulo de substâncias reativas ao ácido tiobarbitúrico (TBARS), de acordo com Heath e Packer (1968). Amostras de folhas (0,1 g) foram pulverizadas em nitrogênio líquido (N_2 líquido) e homogeneizadas com 1 ml de ácido tricloroacético (TCA) a 6% (p/v). As amostras foram centrifugadas a $12.000 \times g$ por 15 min a $4^\circ C$. Alíquotas do sobrenadante foram misturadas com 2 ml de TCA a 20% (p/v) com ácido tiobarbitúrico (TBA) a 0,5%. A mistura foi aquecida por 30 min a $95^\circ C$ em tubos e, em seguida, resfriada rapidamente em banho de gelo. A absorbância foi lida em 532 e 660 nm. O complexo MDA-TBA foi calculado usando o coeficiente de extinção molar de 155 mM^{-1} .

O teor de amônio (NH_4^+) foi medido conforme descrito por Souza *et al.*, (2019). Amostras de matéria seca (0,2 g) foram moídas em um almofariz com pistilo e uma extração aquosa foi realizada por incubação em tubos de ensaio com 25 ml de água destilada e fervida a $100^\circ C$ por 1 h. Alíquotas (0,4 ml) deste extrato foram adicionadas a um meio de reação contendo 2,5 ml da solução A (Solução A: Fenol (1%) + Nitroprussiato de sódio (0,005%) + 250 ml de água ultrapura) e 2,5 ml da solução B (Solução B: NaOH (0,5 %) + hipoclorito de sódio comercial (2,52% v/v) + 250 ml de água ultrapura.), as leituras foram realizadas em um espectrofotômetro a 625 nm. Os teores de NH_4^+ foram estimados a partir de uma curva padrão de hipoclorito de sódio com concentrações de NH_4^+ variando de 0 a $50 \mu\text{mol L}^{-1}$.

Em seguida foram determinados os carboidratos solúveis, conforme o método fenol-sulfúrico (DUBOIS *et al.*, 1956). Nos tubos de ensaio, alíquotas de 500 μL do mesmo extrato utilizado para obtenção da concentração de amônio foram acrescidas de 500 μL de fenol a 5%, sendo a reação iniciada com a adição de 2,5 mL de ácido sulfúrico concentrado. As leituras

foram realizadas em espectrofotômetro a 490 nm. Para o cálculo, utilizou-se curva padrão elaborada com soluções aquosas de d-glicose, e os resultados foram expressos em mmol de carboidrato solúvel g^{-1} MF.

3. Resultados

3.1 Medidas de trocas gasosas

As curvas de resposta a crescentes intensidades de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF) e ao aumento da concentração de CO_2 apresentam, de maneira geral, comportamento semelhante (Figura 14). Os tratamentos que passaram pelo período inicial de desenvolvimento (até 40 dias) aclimatados à atmosfera elevada apresentam um bom desempenho, mesmo após a saída deste ambiente, especialmente para os tratamentos com salinidade, indicando a presença de uma memória fisiológica deixada nas plantas. A fertilização com CO_2 elevou a fotossíntese líquida (A) e a concentração interna de CO_2 no mesófilo foliar (C_i), efeito que permaneceu mesmo após cessado o fornecimento. A salinidade reduziu evidentemente a A e o C_i , efeito que foi atenuado pela fertilização com o CO_2 elevado e permaneceu para as fases posteriores a aplicação.

Ao isolar o ponto de 1000 μmol de fótons na curva de fotossíntese em resposta à luz, observa-se que, aos 40 dias após o semeio (DAS), as plantas apresentaram um incremento de 10 e 24% em função do CO_2 elevado, para os tratamentos com e sem salinidade, respectivamente. Já aos 80 DAS, o ganho foi de 13% nas plantas sem estresse salino e de expressivos 37% nas plantas sob salinidade. Isso aponta que a exposição ao CO_2 elevado durante os 40 primeiros dias após a semeadura ativou mecanismos de memória nas plantas de arroz, que prolongaram os efeitos benéficos na fotossíntese, mesmo após o fim da aplicação. Essa resposta foi ainda mais evidente na presença de salinidade.

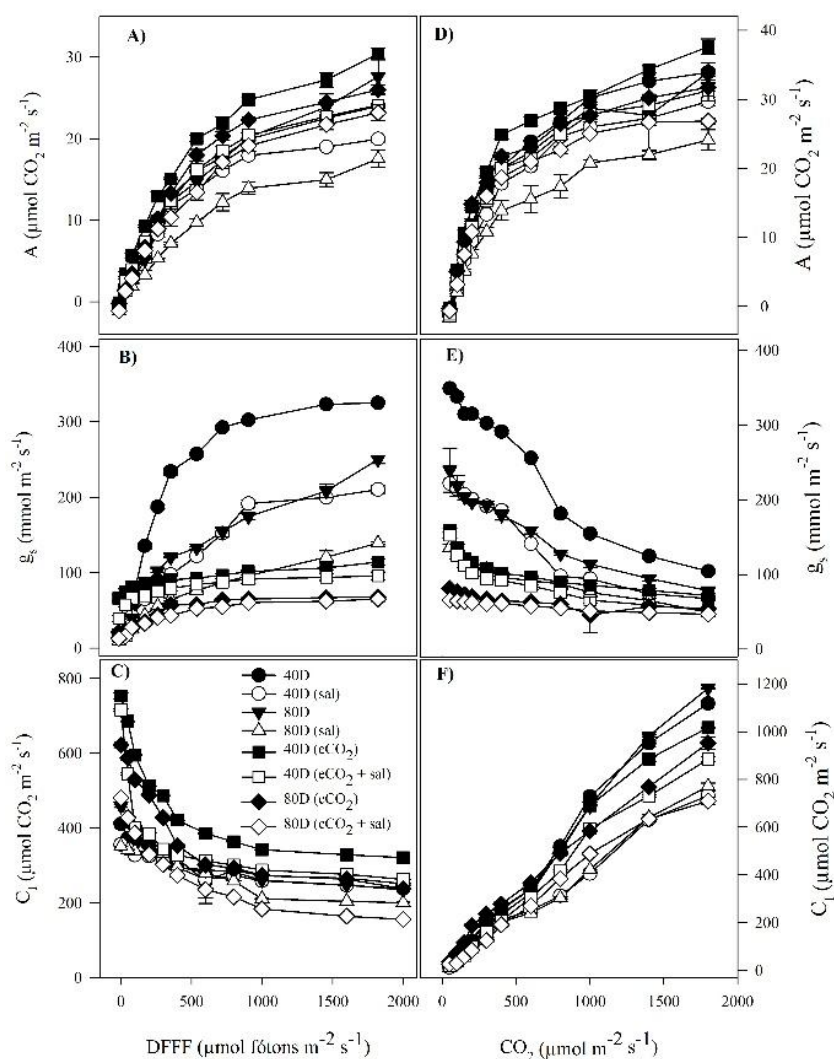


Figura 14 Curvas de fotossíntese líquida (A), condutância estomática (g_s) e concentração intercelular de CO₂ (C_i) em resposta a crescentes concentrações de CO₂ e densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF) em plantas de arroz submetidas a tratamentos de salinidade e CO₂ elevados. As barras representam valores médios de três repetições $\pm$ desvio padrão.

A fertilização com CO₂ elevado aumentou a concentração interna de CO₂ no mesófilo foliar (C_i), especialmente frente à elevação da DFFF. Nas curvas de resposta ao CO₂, os resultados demonstram que plantas aclimatadas a atmosfera elevada possivelmente apresentam maior capacidade de fixação do CO₂ disponibilizado de forma instantânea, pois observa-se redução do C_i em plantas aclimatadas após 800 μmol de CO₂ aplicado. Este resultado também pode estar associado a condutância estomática (g_s), que de modo geral, foi reduzida pela salinidade e pelo CO₂ elevado. Esse efeito foi ainda mais evidente quando houve a combinação desses dois fatores. Nas curvas de resposta a crescentes concentrações de CO₂, observou-se um comportamento decrescente. Em resposta ao aumento da DFFF, a condutância tendeu a se

elevar, especialmente para os tratamentos controle. No entanto, a estabilização ocorreu após os 1200 μmol de fótons.

A maior eficiência intrínseca do uso da água (EIUA) foi observada nos tratamentos previamente expostos a 800 ppm de CO_2 , sem acréscimo salino, seguidos pelas plantas submetidas ao estresse salino. Curiosamente, os maiores valores de eficiência foram registrados aos 80 DAS, isso sugere que a fertilização por 40 DAS ativou mecanismos de memória fisiológica capazes de aumentar a eficiência no uso da água em fases posteriores (Figura 15). Outro fator importante para o aumento da EIUA foi a redução da condutância estomática, associada ao aumento da fotossíntese líquida em plantas fertilizadas com CO_2 , em detrimento das condições ambientais atuais (400 ppm). Nos tratamentos sob CO_2 ambiente, os valores médios de eficiência foram evidentemente inferiores, comportamento semelhante frente ao aumento gradual da densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF) e da concentração de CO_2 . Entretanto, nas curvas de resposta ao CO_2 , o comportamento foi nitidamente crescente, enquanto na DFFF observou-se uma estabilização acentuada após os 1000 μmol fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

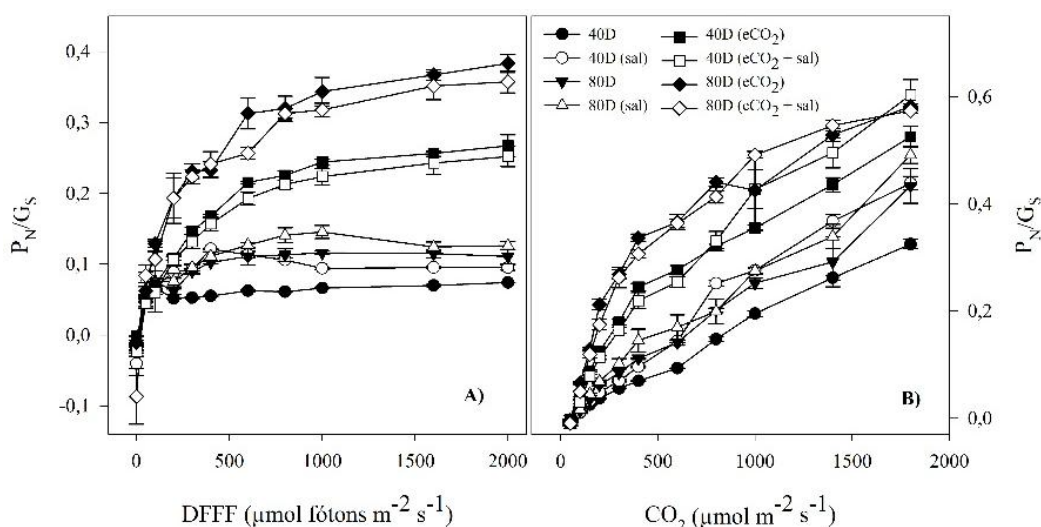


Figura 15. Curva de eficiência intrínseca do uso de água (P_n/G_s) em resposta a crescentes concentrações de CO_2 e densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF) em plantas de arroz submetidas a tratamentos de salinidade e CO_2 elevado. As barras representam valores médios de três repetições $\pm$ desvio padrão.

3.2 Medição dos parâmetros de fluorescência da clorofila

De modo geral, os parâmetros fotoquímicos avaliados aumentaram em detrimento da aclimação fora da câmara de crescimento. O estresse salino aumentou evidentemente a dissipação de energia, especialmente aos 80DAS, contudo, esse efeito foi parcialmente mitigado pela fertilização com CO_2 elevado (Figura 16). Plantas aclimatadas ao CO_2 elevado

mantiveram dissipação de energia estável ao longo de todo ciclo, mesmo com a presença de sal. A taxa transportadora de elétrons (ETR) demonstrou grande estabilidade a partir dos 800 μmol de fótons e foi expressivamente maior na avaliação aos 80DAS. A fertilização com CO_2 elevou o Quenching fotoquímico (qP), eficiência quântica atual do FSII ($\Delta F/F_m'$) e eficiência máxima do fotossistema II (F_v/F_m) aos 40DAS e manteve estabilidade aos 80DAS, com e sem a presença de salinidade. Em contrapartida, na concentração ambiente de CO_2 , estes parâmetros foram evidentemente elevados em função da saída da câmara de crescimento. Isso indica que o estresse gerado pela baixa luminosidade dentro da câmara foi anulado pela fertilização com CO_2 .

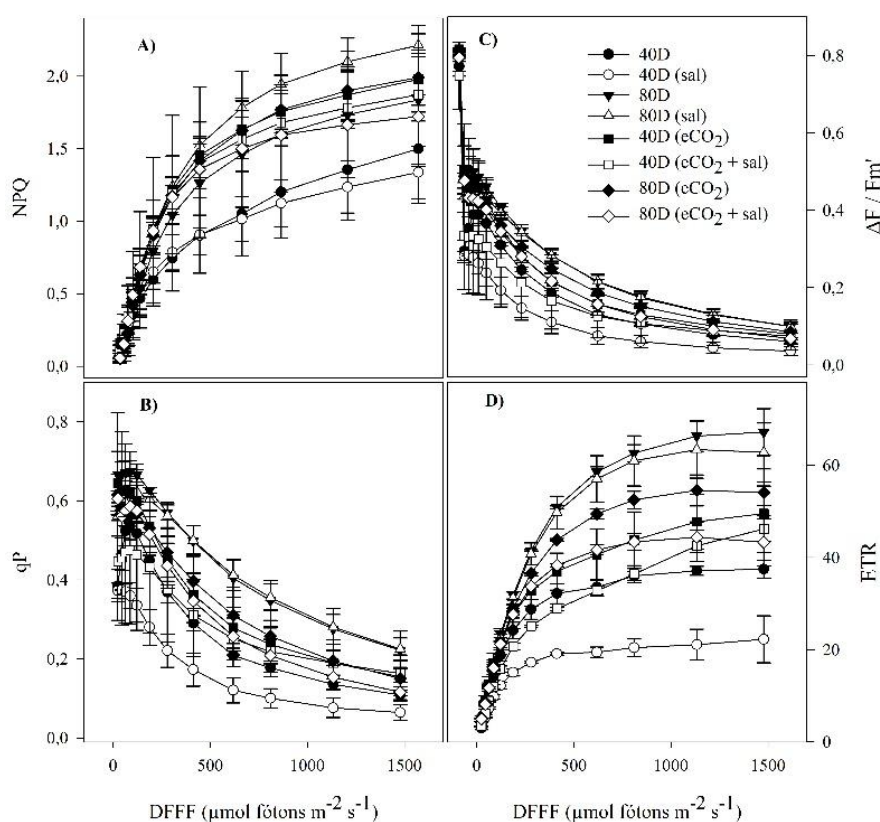


Figura 16 Quenching fotoquímico (qP), eficiência quântica atual do FSII ($\Delta F/F_m'$), quenching não fotoquímico (NPQ) e taxa relativa de transporte de elétrons (ETR) em resposta ao aumento da densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF), em plantas de arroz submetidas a tratamentos de salinidade e CO_2 elevado. As barras representam valores médios de três repetições $\pm$ desvio padrão.

Durante o tempo de avaliação nas curvas de indução realizadas, observou-se que a fertilização com CO_2 aumentou melhorou a ETR, o qP e o $\Delta F/F_m'$ (Figura 17). Esses efeitos persistiram e de forma mais evidente aos 80DAS, o que expressa a viabilidade de exposição prévia e transitória a atmosfera elevada.

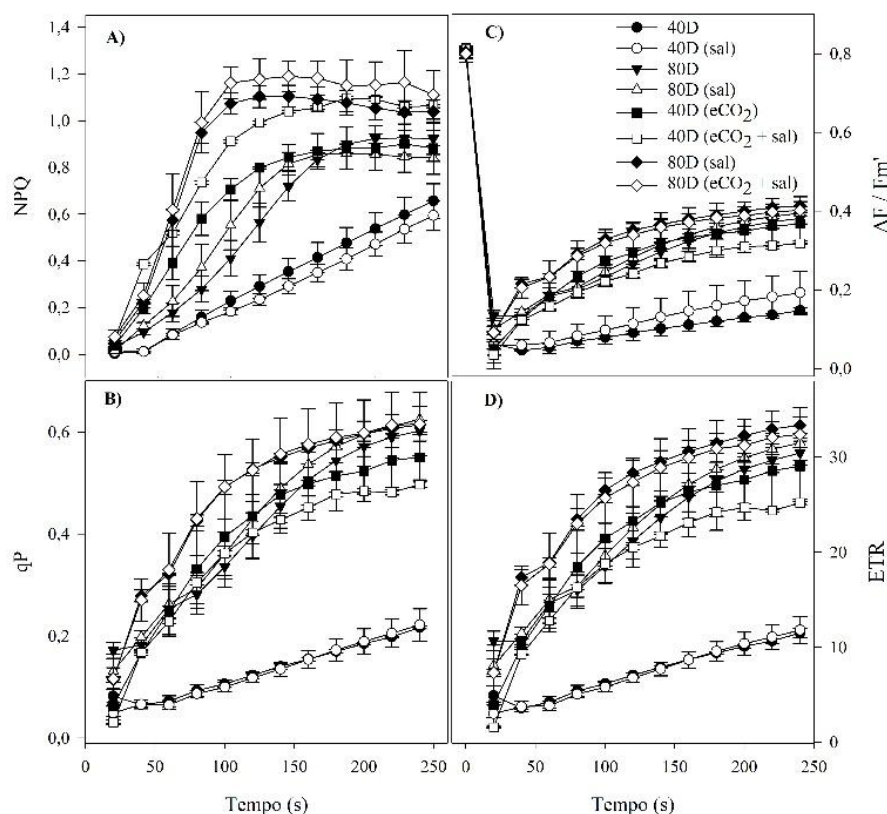


Figura 17 Quenching fotoquímico (qP), eficiência quântica atual do FSII ($\Delta F/F_m'$), quenching não fotoquímico (NPQ) e taxa relativa de transporte de elétrons (ETR) em resposta ao aumento do tempo de exposição a luz actínica, em plantas de arroz sob tratamentos de salinidade e CO_2 elevado. As barras representam valores médios de três repetições $\pm$ desvio padrão.

Para as plantas cultivadas sob CO_2 ambiente, a produção de energia na fase inicial foi limitada, efeito inibido pela fertilização com CO_2 . Assim, os possíveis estresses causados pela baixa luminosidade na câmara de crescimento são menos intensos nas plantas que passaram pela exposição ao CO_2 elevado. Os efeitos benéficos as plantas previamente expostas à fertilização com CO_2 permanecem eficiente e estável mesmo após a saída da câmara de crescimento, o que indica uma possível ativação de memória fisiológica.

3.6 Parâmetros de eficiência fotossintética

Ajustes realizados nas curvas de A/C_i e $A/DFFF$ permitiram derivar estimativas dos valores de V_{max} , J_{max} , LCP e A_{max} . A LCP e a A_{max} foram evidentemente elevados por ocasião da saída da câmara de crescimento. Comportamento inverso é observado para V_{max} e J_{max} . Para a taxa máxima de carboxilação da rubisco, os efeitos benéficos significativos do CO_2 elevado, são expressos apenas na câmara de crescimento, ou seja, durante a exposição a atmosfera elevada, o que implica dizer que para este parâmetro a fertilização temporária nos primeiros 40 DAS não foi suficiente para ativar mecanismos de memória fisiológica que

perdurassem ao longo de todo ciclo de desenvolvimento. Em contrapartida, para a J_{max} , observa-se que mesmo após cessar o fornecimento, os efeitos benéficos do CO_2 elevado se mantêm, especialmente como mitigatório do estresse salino imposto.

Tabela 4 Parâmetros fotossintéticos de plantas de arroz submetidas a tratamentos de salinidade e CO_2 elevado. Barras representam valores médios de três repetições $\pm$ desvio padrão.

CO ₂	NaCl (mM)	Vcmax (μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)		Jmax (μmol elétrons m ² s ⁻¹)		LCP (μmol m ² s ⁻¹)		Amax (μmol m ² s ⁻¹)	
		DAS							
		40	80	40	80	40	80	40	80
400	0	80,01Aa	80,02Aa	202,12Ba	185,87Aa	7,160Ab	28,49Aa	28,80Ba	41,07Aa
	80	80,17Ba	79,92Aa	164,63Bb	126,11Bb	16,30Aa	25,97Aa	22,23Bb	19,37Ab
800	0	82,59Ab	56,15Bb	218,75Aa	202,29Aa	15,13Aa	23,34Aa	31,79Aa	26,25Ba
	80	90,29Aa	60,74Ba	172,25Ab	155,35Ab	8,680Aa	27,06Aa	23,87Ab	25,07Aa
CV (%)		4,13	0,83	1,96	5,64	36,14	23,42	3,06	13,17
p (CO ₂)		0,012	0,00	0,0004	0,003	0,94	0,58	0,001	0,06
p (sal)		0,08	0,00013	0,00	0,00001	0,60	0,86	0,00	0,0006
p (CO ₂ x sal)		0,09	0,0001	0,068	0,27	0,01	0,40	0,19	0,001

Médias seguidas pela mesma letra na coluna não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. Letras maiúsculas comparam os tratamentos de CO_2 dentro de cada nível de salinidade; letras minúsculas comparam os níveis de salinidade dentro de cada condição de CO_2 . p = valor de significância estatística (p-valor) para cada fator e interação.

Em concordância ao J_{max} , para a A_{max} , os efeitos mitigatórios da salinidade pela fertilização com CO_2 elevado são evidentes e foram significativamente mantidos mesmo após cessar o fornecimento. Para o ponto de compensação a luz (LCP), a elevação do CO_2 e a salinidade, aumentaram este parâmetro durante a exposição, após, não houve diferença significativa. De modo geral, pode-se dizer que a fertilização temporária com CO_2 elevado é capaz de ativar mecanismos de indução de memória fisiológica que melhora, em parte, os parâmetros de eficiência fotossintética avaliados.

3.3 Medidas de crescimento e sintomas visuais da dinâmica de elevação de CO_2 e condições salinas em plantas de arroz.

A análise estatística indicou que o efeito do CO_2 foi significativo tanto para a parte aérea ($p < 0,01$) quanto para a raiz ($p < 0,01$). O estresse salino também influenciou significativamente a biomassa da parte aérea ($p < 0,01$) e da raiz ($p < 0,01$), enquanto a interação entre CO_2 e NaCl não foi significativa ($p > 0,05$). A salinidade imposta reduziu em 29,78% a massa seca da raiz

quando a plantas foram cultivadas sob CO₂ ambiente, e em 23% quando expostas temporariamente ao CO₂ elevado.

Tabela 5 Peso seco de folhas, perfilhos e raízes e relação parte aérea/raiz de plantas de arroz submetidas a tratamentos de salinidade e CO₂ elevado. Barras representam valores médios de três repetições $\pm$ desvio padrão.

CO ₂	NaCl (mM)	Massa seca (g)		Parte aérea/Raiz
		Parte aérea	Raiz	
400	0	204,43 Ba	102,11 Ba	2,01 Aa
	80	143,59 Bb	83,25 Bb	1,69 Aa
800	0	312,27 Aa	134,04 Aa	2,34 Aa
	80	238,89 Ab	103,65 Ab	2,31 Aa
CV (%)		19,65	8,62	23,66
<i>p</i> (CO ₂)		0,0001	0,000013	0,047
<i>p</i> (sal)		0,00368	0,000025	0,459
<i>p</i> (CO ₂ x sal)		0,754	0,191	0,52

Médias seguidas pela mesma letra na coluna não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. Letras maiúsculas comparam os tratamentos de CO₂ dentro de cada nível de salinidade; letras minúsculas comparam os níveis de salinidade dentro de cada condição de CO₂.

A fertilização com CO₂, gerou um incremento médio de 52 e 66% na massa seca da parte aérea, nos tratamentos sem e com a presença de salinidade, respectivamente. Para a massa seca da raiz estes valores foram de 31 e 24%. Não foi observada diferença significativa para a relação parte aérea/raiz ($p > 0,05$).

Os sintomas visuais da dinâmica de elevação de CO₂ e condições salinas em plantas de arroz. A exposição prévia ao CO₂ elevado aumentou o crescimento das plantas na presença e ausência de salinidade (Figura 5). A tomada de dados referente as medidas de crescimento (matéria seca) foram realizadas aos 80DAS, isso evidencia a viabilidade de fertilização prévia com CO₂ elevado como agente ativador de memória fisiológica. Haja vista a notória distinção de plantas cultivadas unicamente com CO₂ ambiente.

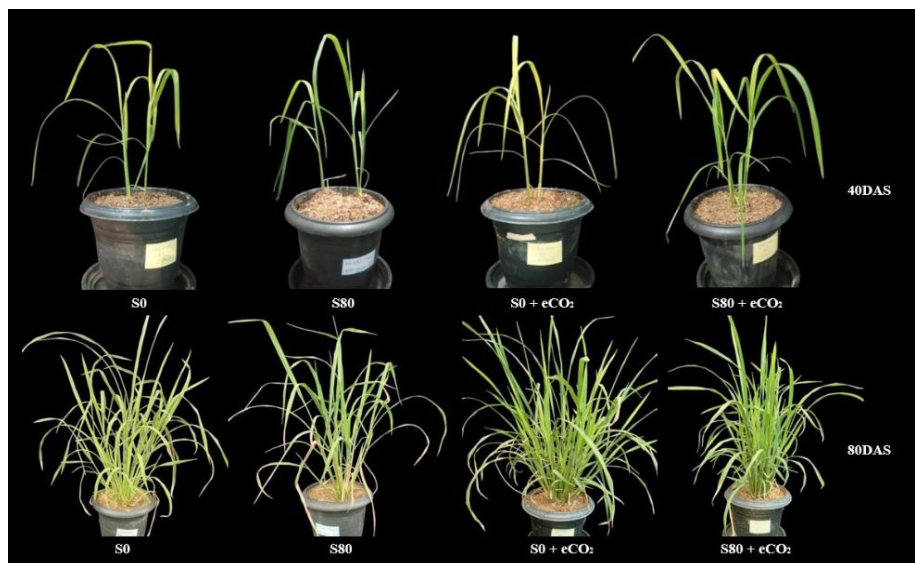


Figura 18 Alterações fenotípicas em plantas de arroz submetidas a tratamentos de salinidade e CO₂ elevado.

3.4 Extração de proteínas e atividades enzimáticas

O teor de proteína solúvel (PS) foi significativamente aumentado pela fertilização temporária com CO₂ elevado ($p < 0,05$), especialmente quando combinado com o estresse salino.

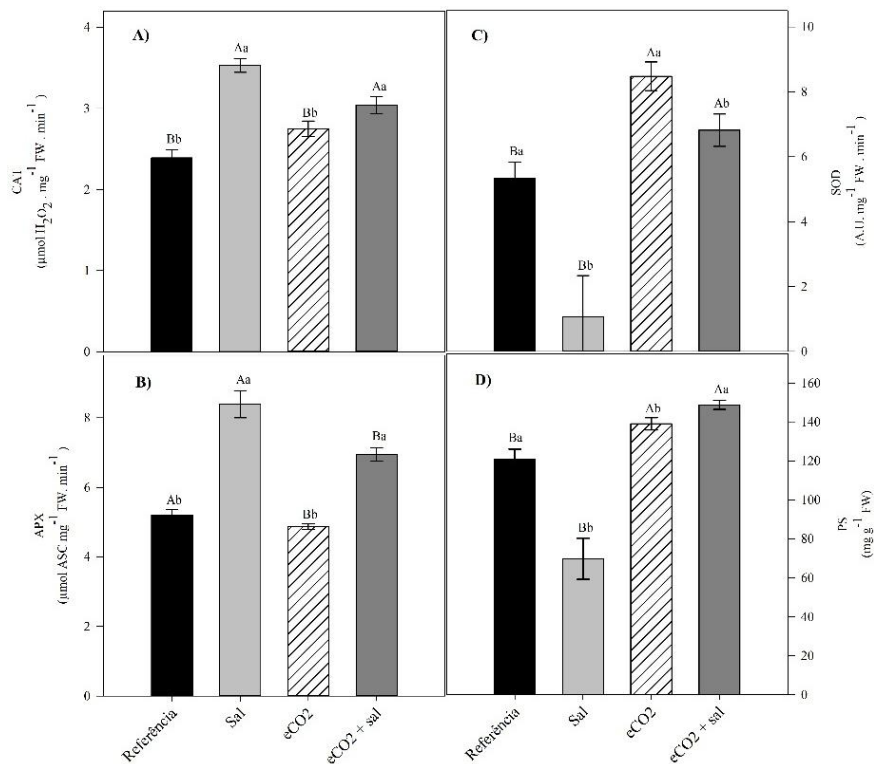


Figura 19 Alteração do conteúdo de proteína solúvel (PS) e atividades das enzimas superóxido dismutase (SOD), ascorbato peroxidases (APX) e catalases (CAT) em folhas de plantas de arroz submetidas a tratamentos de salinidade e CO₂ elevado. As barras representam valores médios de três repetições $\pm$ desvio padrão. Letras maiúsculas comparam os tratamentos de CO₂ dentro

de cada nível de salinidade; letras minúsculas comparam os níveis de salinidade dentro de cada condição de CO₂, pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

Quanto à atividade enzimática, a atmosfera enriquecida com CO₂ aumentou significativamente a atividade da enzima superóxido dismutase (SOD) ($p < 0,05$), com um incremento de 537% dentro do nível salino. Para a enzima ascorbato peroxidase (APX), o comportamento foi inverso, com uma redução significativa ($p < 0,05$) na sua atividade com o aumento do CO₂. Entretanto, apesar dos maiores valores de atividade da APX serem observados na presença de salinidade, o CO₂ elevado reduziu essa atividade. Em concordância, para a atividade da catalase (CAT), os maiores valores foram encontrados nas plantas que receberam aporte salino. A salinidade aumentou a atividade da catalase em 31% e 10% para as plantas na concentração de CO₂ ambiente e elevado, respectivamente, ambos quando comparado aos tratamentos de referência (0 mM de sal).

3.8 Determinação da peroxidação lipídica e teor de amônio

O teor de amônio foi bem distribuído entre os compartimentos da planta. Nos perfilhos e raízes, observa-se aumento significativo em função da exposição prévia ao C2 elevado sem a presença de salinidade.

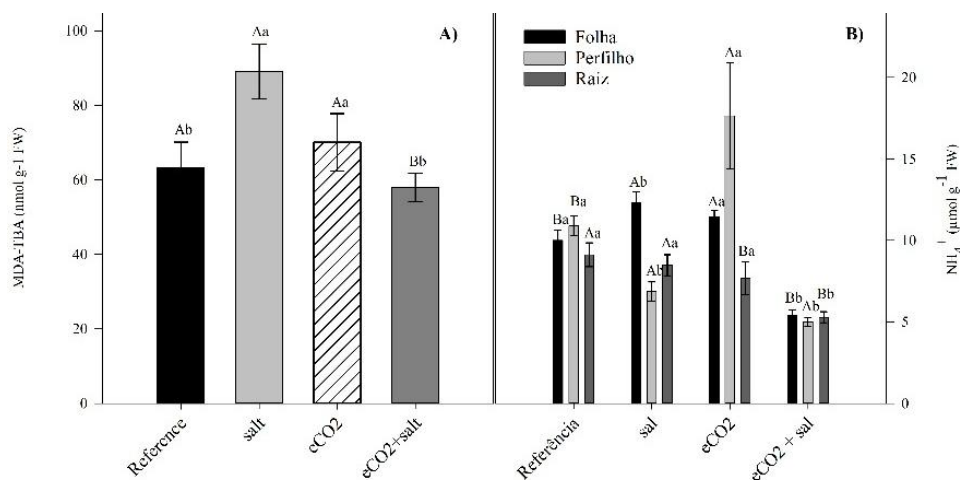


Figura 20 Conteúdo de substâncias reativas ao ácido tiobarbitúrico (MDA-TBA) e amônio em folhas de plantas de arroz submetidas a tratamentos de salinidade e CO₂ elevado. As barras representam valores médios de três réplicas $\pm$ desvio padrão. Letras maiúsculas comparam os tratamentos de CO₂ dentro de cada nível de salinidade; letras minúsculas comparam os níveis de salinidade dentro de cada condição de CO₂, pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

A peroxidação lipídica, expressa pela quantificação de substâncias reativas ao ácido tiobarbitúrico (Figura 8) aumentou significativamente ($p < 0,01$) com a presença de salinidade. Em contrapartida, quando expostas previamente ao CO₂ elevado, o comportamento foi inverso, de modo que o CO₂ elevado reduziu a peroxidação lipídica em plantas expostas a salinidade.

3.5 Teor de Sódio, Potássio, Razão Sódio/Potássio e Cloreto

As maiores translocações da concentração de sódio (Na^+) foi para os perfilhos, especialmente na presença de salinidade. Em concordância com o comportamento da distribuição de cloreto ao longo dos compartimentos da planta. Nas raízes, a concentração de sódio e de cloreto, foi superior nos tratamentos expostos a concentração ambiente de CO_2 . Isso pode ser atribuído à estratégia de translocação utilizada pelas plantas, já que o acúmulo de sódio e cloreto nas folhas de plantas sob salinidade, também foi significativamente menor em função da fertilização com CO_2 elevado.

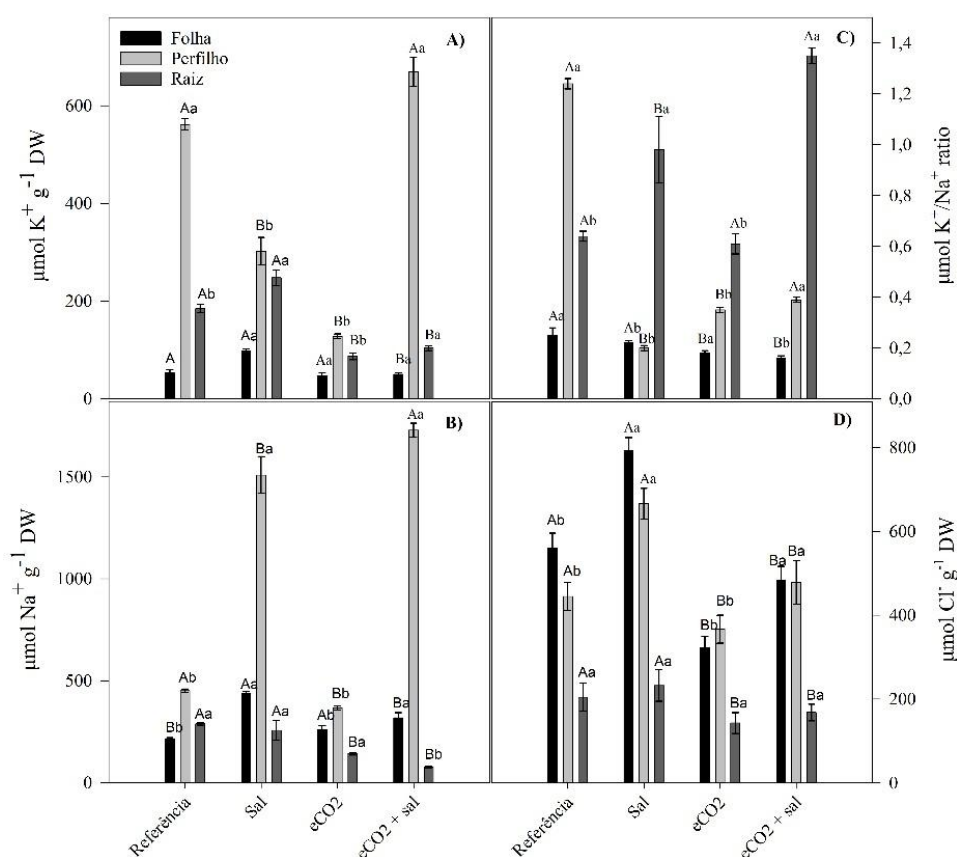


Figura 21 Conteúdos de sódio (Na^+), potássio (K^+) e cloreto (Cl^-) e razão K^+/Na^+ em plantas de arroz submetidas a tratamentos de salinidade e CO_2 elevado. As barras representam valores médios de três repetições $\pm$ desvio padrão. Letras maiúsculas comparam os tratamentos de CO_2 dentro de cada nível de salinidade; letras minúsculas comparam os níveis de salinidade dentro de cada condição de CO_2 , pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

No tecido foliar, a concentração de Na^+ dentro do nível salino, foi de 438,69 e 318,18 $\mu\text{mol g}^{-1}$ DW, em plantas cultivadas na concentração ambiente e elevada, respectivamente. De modo geral, para sódio e cloreto, a exposição prévia ao CO_2 elevado reduziu significativamente o acúmulo desses íons em todos os compartimentos da planta. A fertilização com CO_2 elevado

nos estágios iniciais de desenvolvimento também resultou em melhor distribuição do teor de potássio (K^+) nos tecidos foliares. Para a razão potássio/sódio (K^+/Na^+), observa-se que a aclimação das plantas sob atmosfera enriquecida com CO_2 resultou em uma distribuição equilibrada ao longo dos compartimentos da planta.

3.7 Quantificação do teor de carboidratos

O conteúdo de carboidratos foi significativamente aumentado em todos os compartimentos da planta, por ocasião da fertilização com CO_2 elevado. Na concentração ambiente, a salinidade aumentou ligeiramente a concentração de carboidratos na raiz das plantas. Em contrapartida, plantas expostas previamente ao CO_2 elevado reduziram a concentração de carboidrato em todos os compartimentos avaliados. De modo geral, a maior translocação de carboidratos foi para as folhas.

Tabela 6 Conteúdo de carboidratos em folhas, perfilhos e raízes de plantas de arroz submetidas a tratamentos de salinidade e CO_2 elevado. As barras representam valores médios de três repetições $\pm$ desvio padrão.

Tratamentos	NaCl (mM)	Conteúdo de carboidratos ($\mu\text{mol. g}^{-1}$)		
		Folha	Perfilho	Raiz
400	0	313,39 Ba	127,29 Ba	170,34 Ba
	80	275,98 Ba	126,58 Aa	185,87 Aa
800	0	477,62 Aa	228,69 Aa	235,75 Aa
	80	393,62 Ab	138,58 Ab	204,69 Ab
CV (%)		7,84	10,18	8,79
p (CO_2)		0,00	5,37e-7	0,00006
p (sal)		0,0002	8,44e -6	0,34
p ($CO_2 \times$ sal)		0,087	1,04e-5	0,008

Médias seguidas pela mesma letra na coluna não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. Letras maiúsculas comparam os tratamentos de CO_2 dentro de cada nível de salinidade; letras minúsculas comparam os níveis de salinidade dentro de cada condição de CO_2 .

4. Discussões

4.1 Fertilização prévia com CO_2 elevado mitiga o estresse salino e induz memória fisiológica com melhorias nos parâmetros fotossintéticos e fotoquímicos

A exposição de plantas de arroz ao CO_2 elevado (800 ppm) durante os primeiros 40 dias após a semeadura resultou em aumento da taxa fotossintética (A), isso ocorre devido a atividade da Rubisco em plantas C3 não está saturada na concentração de CO_2 atual (Zhang *et al.*, 2022).

No entanto, os resultados apontam que após cessar a fertilização, mesmo após 40 dias sob condições de CO₂ ambiente, os efeitos benéficos se mantiveram, o que corrobora com a hipótese de que houve manutenção de memória fisiológica. Estes efeitos benéficos ocorreram mesmo sob estresse salino, durante e após o fornecimento, devido a maior disponibilidade de substrato no sítio ativo da enzima Rubisco (Nunes Pires *et al.*, 2024). Assim, os dados sugerem que a fertilização com CO₂ elevado, apenas nas fases iniciais, induziu respostas fisiológicas persistentes, o que pode ser interpretado como memória fisiológica ou efeito priming (Rossato *et al.*, 2020).

Tanto a salinidade quanto a fertilização com CO₂ reduziram a condutância estomática (*g_s*), resposta coerente com a literatura (Wang *et al.*, 2020; Hu *et al.*, 2022), que mostra que tanto o estresse salino quanto o aumento de CO₂ induzem fechamento estomático. Seja pela proteção ao aparato fotossintético (Yang *et al.*, 2020) ou pela redução da necessidade de abertura estomática e do número de estômatos por área foliar gerado pela elevação do CO₂ (Engenheiro *et al.*, 2016). Em concordância com a redução na *g_s*, a eficiência intrínseca de uso de água foi evidentemente superior em tratamentos que combinam a exposição prévia ao CO₂ elevado e salinidade.

A fertilização com CO₂ elevado aumentou consideravelmente a concentração de CO₂ no mesófilo foliar, mesmo sob condições de salinidade, o que revela os efeitos migratórios do CO₂, assim como evidenciado por Brito *et al.*, (2020) e Lv *et al.*, (2020). Aos 80 DAS, os efeitos da exposição prévia ao CO₂ elevado, frente as crescentes concentrações de DFFF impostas, permaneceram de forma mais evidente em plantas sem estresse salino. Frente ao aumento da concentração de CO₂, os tratamentos que não foram previamente expostos a fertilização com CO₂ elevado possuem menor capacidade de assimilação, além disso, plantas adaptadas ao CO₂ elevado, em função das restrições estomáticas (Lima *et al.*, 2020), limitaram essa entrada, mesmo com alta oferta externa instantânea.

Plantas expostas a salinidade tiveram maior dissipação de energia, todavia, esse efeito foi mitigado pelo CO₂ elevado, especialmente aos 80DAS, o que evidencia a permanência de memória fisiológica. Efeitos mitigatórios do CO₂ elevado em detrimento dos danos deletérios causados pela salinidade também foram observados por Maia Junior *et al.*, (2022). As curvas de indução mostram que houve aumento na fração dos centros de reação do PSII abertos e isso gerou melhorias no direcionamento da energia, tendo em vista o aumento da eficiência do transporte de elétrons no fotossistema II (PSII).

O aumento no qP e $\Delta F/Fm'$, mesmo sob condições de salinidade indica que a elevação do CO_2 atmosférico aumenta a produção de energia e permite que o metabolismo fotossintético funcione de forma muito mais eficiente. O que implica dizer que a fertilização com CO_2 reduziu a pressão sobre o aparato fotoquímico e fotossintético da planta nessas condições. A permanência dos efeitos benéficos mesmo após a interrupção da fertilização reforça a hipótese de que o estímulo prévio induz uma memória fisiológica, permitindo sua utilização em fases fenológicas posteriores, como evidenciado por Hu *et al.*, (2022).

A fertilização com CO_2 elevado aumentou a taxa máxima de carboxilação da Rubisco, concordando com estudos anteriores com plantas de arroz (Wang *et al.*, (2020); Ruiz-Vera *et al.*, (2015)). Em contrapartida, houve uma redução na V_{cmax} aos 80DAS. Dentro dos tratamentos previamente expostos ao CO_2 elevado, a associação com salinidade elevou a V_{cmax} , em detrimento ao efeito isolado da fertilização prévia com CO_2 elevado. Estes resultados corroboram com os achados por Wang *et al.*, (2020), que ao avaliar plantas de arroz sob CO_2 elevado, concluíram que quando associado a elevação do CO_2 atmosférico a um fator estressante como a temperatura são observadas melhorias na taxa máxima de carboxilação de Rubisco em detrimento da fertilização com CO_2 elevado de forma isolada.

A assimilação máxima de CO_2 sob saturação de luz (A_{max}) foi aumentada pela fertilização com o CO_2 elevado, apenas aos 40 DAS, isso pois, durante a exposição a atmosfera elevada houve maior alívio no processo fotorrespiratório (Wang *et al.*, 2020). O aumento da assimilação máxima de plantas em atmosfera ambiente aos 80DAS pode ser atribuído a saída da câmara de crescimento, ambiente com pouca luminosidade. Todavia, a exposição ao CO_2 elevado já compensava parcialmente a carência em luminosidade. Aos 80 DAS, as plantas previamente expostas ao CO_2 elevado podem ter mantido uma memória de ajuste fisiológico a oferta de CO_2 , ou ainda, de aclimação fotossintética. A fertilização temporária com CO_2 elevado mitigou os efeitos deletérios da salinidade e aumentou a J_{max} durante e após a exposição, isso indica permanência no aumento da funcionalidade eficiente da cadeia de transporte de elétrons e da regeneração da rubisco (Yuan *et al.*, 2021), um indicativo robusto de memória fisiológica.

4.2 A fertilização prévia com CO_2 elevou o acúmulo de matéria seca e reduziu a necessidade de ativação do sistema antioxidante até o final do ciclo de desenvolvimento

A fertilização com CO_2 elevado durante os primeiros estágios de desenvolvimento aumentou o acúmulo de matéria seca na parte aérea e raízes, mesmo sob estresse salino,

concordando com os efeitos mitigatórios já evidenciados anteriormente (Hu *et al.*, 2022; Wang *et al.*, 2020; Paul *et al.*, 2023; Hadia *et al.*, 2023). Todavia, estudos anteriores relatavam efeitos compensatórios da exposição contínua ao CO₂ elevado, nossos resultados evidenciam que a fertilização prévia elevou a acumulação de matéria seca ao final do ciclo de desenvolvimento, tal qual os efeitos permanentes da aplicação de peróxido de hidrogênio no aumento da resistência a salinidade em plantas de trigo (Liu *et al.*, 2020).

A maior concentração de proteínas solúveis nas plantas sob CO₂ elevado, especialmente diante de estresse salino reforça a ideia de efeito residual positivo da exposição inicial ao enriquecimento com CO₂. O aumento na atividade antioxidante é observado pela superóxido dismutase, assim como evidenciado por Dorneles *et al.*, (2020). Em contrapartida a redução na ascorbato peroxidase e catalase evidenciam a menor geração de peróxido de hidrogênio sob enriquecimento de CO₂. O estresse salino aumentou a produção de EROS o que ativou a via antioxidante, aumentando a produção dos componentes enzimáticos CAT e APX, assim como evidenciado por Kumar *et al.*, (2017). Entretanto, o CO₂ elevado mitigou os efeitos deletérios do estresse salino e reduziu a ativação enzimática, concordando com resultados anteriores (Brito *et al.*, 2020; Lv *et al.*, 2020; Perez-Lopes *et al.*, 2009). Isso ocorre, pois, a fertilização com CO₂ elevado aumenta a pressão parcial de CO₂ no cloroplasto e diminui a pressão parcial de O₂, e o oxigênio como aceitador de elétrons tem menos chance de formar ROS (Wang *et al.*, 2024).

Os níveis de peroxidação lipídica, indicados pelo conteúdo de substâncias reativas ao ácido tiobarbitúrico, diante de estresse salino, foram significativamente reduzidos pelo CO₂ elevado. Curiosamente, sem a presença do estresse salino, plantas previamente expostas ao CO₂ elevado, apresentaram níveis de TBARS levemente superior. Esse comportamento ocorreu em concordância com algumas enzimas do sistema antioxidante, como a CAT e a SOD, o que sugere que o CO₂, embora evidentemente benéfico pode induzir um leve estresse oxidativo e seus efeitos mitigatórios de danos oxidativos são mais evidentes quando associado a um fator estressante. Resultados semelhantes foram encontrados por Dwivedi *et al.*, (2022), que afirmam que o efeito do CO₂ elevado e da temperatura foi maior nos genótipos de arroz quando o tratamento foi administrado em combinação.

A distribuição uniforme do teor de amônio entre os compartimentos da planta, indica estabilidade no metabolismo do nitrogênio. Plantas previamente fertilizadas com CO₂ elevado e sem a presença de salinidade, apresentaram aumento evidente na concentração de amônio nos

perfilhos, sugerindo maior assimilação de nitrogênio. Em contrapartida, o estresse salino limitou parcialmente essa resposta, isso pode ter ocorrido pois a salinidade pode tornar as vias aeróbicas no solo menos eficientes (Li *et al.*, 2024). Além disso, em solos dos arrozais, o CO₂ elevado pode favorecer um grupo incomum de anaeróbios autotróficos responsáveis pela volatilização de N₂ devido à oxidação de amônio (Xu *et al.*, 2020).

4.3 A exposição prévia ao CO₂ elevado ativa mecanismos de memória que melhoram a regulação iônica e o acúmulo de carboidratos

A exposição inicial ao CO₂ elevado reduziu a concentração de potássio no perfilho e raiz, isso pode ser atribuído a maior biomassa de perfilhos. Em plantas sob estresse salino, fertilizadas previamente com CO₂ elevado, o acúmulo de sódio nas raízes não inibiu o acúmulo de potássio, o efeito oposto ocorreu em plantas cultivadas sob atmosfera ambiente. Esse comportamento sugere que o CO₂ elevado induziu a uma estratégia eficiente para limitar o transporte de íons tóxicos aos tecidos fotossintéticos, assim como observado por Bassiouni *et al.*, (2024). O aumento da razão Potássio/Sódio em plantas de arroz é um eficiente indicativo de aumento da tolerância a salinidade (Chen *et al.*, 2022). Estes resultados apontam o potencial efeito do CO₂ elevado em ativar mecanismos de tolerância ao sal via regulação iônica (Bassiouni *et al.*, 2024; Souza *et al.*, 2019; Brito *et al.*, 2020; Lv *et al.*, 2020), o que pode ser uma importante manifestação da memória fisiológica observada.

A exposição prévia ao CO₂ elevado aumentou a concentração de carboidratos em todos os compartimentos da planta com e sem a presença de salinidade, assim como evidenciado por Gao *et al.*, (2024). A maior translocação foi para as folhas indicando que a principal fonte de assimilados foi mantida nos tecidos fotossintéticos. Contudo, o CO₂ elevado na ausência de salinidade resultou na maior concentração geral, assim, sem o custo adicional do estresse salino, os produtos da fotossíntese foram acumulados mais eficientemente. Esses resultados concordam com os dados observados na fotossíntese líquida, assim como indicado por Córdoba *et al.*, (2017) e Fan *et al.*, (2020). Esses dados, somados aos demais, sugerem, que a fertilização apenas nos períodos iniciais induziu memória positiva, mantendo níveis mais altos de energia e reservas ao longo do ciclo, mesmo sob salinidade.

Conclusões

- A fertilização com CO₂ elevado (800 ppm) na fase inicial do desenvolvimento de plantas de arroz (até 40 dias após o semeio) promove benefícios fisiológicos duradouros, verificados no final do ciclo das plantas.

- Dentre os principais marcadores de tolerância ao sal ativados pelo CO₂ e mantidos até o final do ciclo estão o menor teor de Na⁺ e Cl⁻ e melhor relação K⁺/Na⁺ foliares (indicadores de homeostase iônica), associado a estímulos da fotossíntese (A) e da eficiência fotoquímica, mesmo sob salinidade. Esses efeitos da eCO₂ ao final do ciclo foram associados a menores danos oxidativos (teor de TBARS) e aparente fotorrespiração (teor de NH₄⁺), decorrente da maior eficiência de uso de água (Razão A/g_s). Esses efeitos resultam na manutenção de uma maior síntese de carboidratos e crescimento ao final do ciclo do arroz.
- Em conjunto, constata-se que a ativação de mecanismos celulares em resposta ao CO₂ na fase de germinação/crescimento inicial pode ser mantida, em parte, ao longo do ciclo da planta e com efeitos benéficos inclusive sob condições de salinidade.
- Esse estudo revela o potencial da indução de concentrações de CO₂ elevadas como um atenuador do estresse salino em plantas de arroz quando aplicado apenas na fase de produção das mudas, a serem implantadas no campo.

Referências

- Allen, L. H., Kimball, B. A., Bunce, J. A., Yoshimoto, M., Harazono, Y., Baker, J. T., Boote, K. J., & White, J. W. (2020). Fluctuations of CO₂ in Free-Air CO₂ Enrichment (FACE) depress plant photosynthesis, growth, and yield. *Agricultural and Forest Meteorology*, 284, 107899. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2020.107899>
- Bhargava, S., & Mitra, S. (2021). Elevated atmospheric CO₂ and the future of crop plants. *Plant Breeding*, 140(1), 1–11. <https://doi.org/10.1111/pbr.12871>
- Bindi, M., Fibbi, L., & Miglietta, F. (2001). Free Air CO₂ Enrichment (FACE) of grapevine (*Vitis vinifera* L.): II. Growth and quality of grape and wine in response to elevated CO₂ concentrations. *European Journal of Agronomy*, 14(2), 145–155. [https://doi.org/10.1016/S1161-0301\(00\)00093-9](https://doi.org/10.1016/S1161-0301(00)00093-9)
- Bradford, M. M. (1976). A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*, 72(1–2), 248–254. <https://doi.org/10.1006/abio.1976.9999>
- Brito, F. A. L., Pimenta, T. M., Henschel, J. M., Martins, S. C. V., Zsögön, A., & Ribeiro, D. M. (2020). Elevated CO₂ improves assimilation rate and growth of tomato plants under progressively higher soil salinity by decreasing abscisic acid and ethylene levels. *Environmental and Experimental Botany*, 176, 104050. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2020.104050>
- Chen, Y., Liu, Y., Ge, J., Li, R., Zhang, R., Zhang, Y., ... Dai, Q. (2022). Improved physiological and morphological traits of root synergistically enhanced salinity tolerance in rice

under appropriate nitrogen application rate. *Frontiers in Plant Science*, 13, 982637. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.982637>

Córdoba, J., Pérez, P., Morcuende, R., Molina-Cano, J. L., & Martinez-Carrasco, R. (2017). Acclimation to elevated CO₂ is improved by low Rubisco and carbohydrate content, and enhanced Rubisco transcripts in the G132 barley mutant. *Environmental and Experimental Botany*, 137, 36–48.

Crous, K. Y., Walters, M. B., & Ellsworth, D. S. (2008). Concentração elevada de CO₂ afeta relações fotossíntese-nitrogênio foliar em *Pinus taeda* ao longo de nove anos em FACE. *Tree Physiology*, 28(4), 607–614. <https://doi.org/10.1093/treephys/28.4.607>

Dorneles, K. R., Posso, D. A., Rebhahn, I., Deuner, S., Pazdiora, P. C., Ávila, L. A., & Dallagnol, L. J. (2019). Respostas morfofisiológicas e rendimento de grãos do trigo mediados pelo aumento da concentração de CO₂ atmosférico. *Revista Brasileira de Ciências Agrárias*, 14(1), 1–7. <https://doi.org/10.5039/agraria.v14i1a5600>

Dorneles, K. R., Refatti, J. P., Pazdiora, P. C., de Avila, L. A., Deuner, S., & Dallagnol, L. J. (2020). As defesas bioquímicas do arroz contra *Bipolaris oryzae* aumentam com altas concentrações atmosféricas de CO₂. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 110, 101484. <https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2020.101484>

Dubois, M., Gilles, K. A., Hamilton, J. K., Rebers, P. A., & Smith, F. (1956). Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical Chemistry*, 28(3), 350–356. <https://doi.org/10.1021/ac60111a017>

Dwivedi, S. K., Kumar, S., Mishra, J. S., Prakash, V., Rao, K. K., Bhatt, B. P., & Srivastava, A. K. (2022). Interactive effect of elevated [CO₂] and temperature on photosynthetic process, antioxidant properties and grain yield of rice. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 208(3), 384–393. <https://doi.org/10.1111/jac.12579>

Engenheiro, C. B., Hashimoto-Sugimoto, M., Negi, J., Israelsson-Nordström, M., Azoulay-Shemer, T., Rappel, W. J., ... Schroeder, J. I. (2016). Detecção de CO₂ e regulação da condutância estomática por CO₂: avanços e questões em aberto. *Trends in Plant Science*, 21(1), 16–30. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2015.08.014>

Fan, X., Cao, X., Zhou, H., Hao, L., Dong, W., He, C., ... Zheng, Y. (2020). Carbon dioxide fertilization effect on plant growth under soil water stress associates with changes in stomatal traits, leaf photosynthesis, and foliar nitrogen of bell pepper (*Capsicum annuum* L.). *Environmental and Experimental Botany*, 179, 104203. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2020.104203>

Gao, B., Hu, S., Zhou, M., Jing, L., Wang, Y., Zhu, J., ... Yang, L. (2024). Impactos do alto nível de CO₂ e da desfolha parcial na composição de elementos minerais do arroz. *Frontiers in Plant Science*, 15, 1450893. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1450893>

Giannopolitis, C. N., & Ries, S. K. (1977). Superoxide dismutases. *Plant Physiology*, 59(2), 309–314. <https://doi.org/10.1104/pp.59.2.309>

Hadia, E., Slama, A., Romdhane, L., Cheikh M'hamed, H., Fahej, M. A. S., & Radhouane, L. (2023). Seed priming of bread wheat varieties with growth regulators and nutrients improves salt stress tolerance particularly for the local genotype. *Journal of Plant Growth Regulation*, 42(1), 304–318. <https://doi.org/10.1007/s00344-021-10548-3>

Hadia, E., Slama, A., Romdhane, L., Cheikh M'Hamed, H., Fahej, M. A. S., & Radhouane, L. (2023). Seed priming of bread wheat varieties with growth regulators and nutrients improves salt stress tolerance particularly for the local genotype. *Journal of Plant Growth Regulation*, 42(1), 304–318. <https://doi.org/10.1007/s00344-021-10548-3>

Havir, E. A., & McHale, N. A. (1987). Biochemical and developmental characterization of multiple forms of catalase in tobacco leaves. *Plant Physiology*, 84(2), 450–455. <https://doi.org/10.1104/pp.84.2.450>

Hu, S., Chen, W., Tong, K., Wang, Y., Jing, L., Wang, Y., & Yang, L. (2022). Response of rice growth and leaf physiology to elevated CO₂ concentrations: A meta-analysis of 20-year FACE studies. *Science of The Total Environment*, 807, 151017. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.151017>

Hu, S., Chen, W., Tong, K., Wang, Y., Jing, L., Wang, Y., & Yang, L. (2022). Response of rice growth and leaf physiology to elevated CO₂ concentrations: A meta-analysis of 20-year FACE studies. *Science of The Total Environment*, 807, 151017. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.151017>

Hu, S., Li, T., Wang, Y., Gao, B., Jing, L., Zhu, J., Wang, Y., Huang, J., & Yang, L. (2024). Effects of free air CO₂ enrichment (FACE) on grain yield and quality of hybrid rice. *Field Crops Research*, 306, 109237. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2023.109237>

Hu, S., Wang, Y., & Yang, L. (2021). Resposta das características de produtividade do arroz à elevada concentração atmosférica de CO₂ e sua interação com cultivar, taxa de aplicação de nitrogênio e temperatura: uma meta-análise de 20 anos de estudos FACE. *Science of the Total Environment*, 764, 142797. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.142797>

IPCC. (2020). *Painel Intergovernamental sobre Mudança do Clima: Síntese do Relatório de Avaliação AR6*. <https://www.ipcc.ch/report/ar6/syr/>

IPCC. Painel Intergovernamental sobre Mudança do Clima. (2020). *Relatório de Síntese do Sexto Ciclo de Avaliação – AR6*. <https://www.ipcc.ch/report/ar6/syr/> (Acesso em 27 de abril de 2024).

Li, S., Li, Y., Gao, Y., He, X., Zhang, D., Liu, B., & Li, Q. (2020). Effects of CO₂ enrichment on non-structural carbohydrate metabolism in leaves of cucumber seedlings under salt stress. *Scientia Horticulturae*, 265, 109275. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2020.109275>

- Li, Y., Li, W., Jiang, L., Li, E., Yang, X., & Yang, J. (2024). A salinidade afeta os genes da função microbiana relacionados à ciclagem de nutrientes em regiões áridas. *Frontiers in Microbiology*, 15, 1407760. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2024.1407760>
- Lima, G. S. de, Pinheiro, F. W. A., Dias, A. S., Gheyi, H. R., Silva, S. S. da, Soares, L. A. A. dos A., Silva, A. A. R. da, Fernandes, P. D., & Dantas, J. S. (2020). Water status, cell damage and gas exchanges in West Indian cherry (*Malpighia emarginata*) under salt stress and nitrogen fertilization. *Australian Journal of Crop Science*, 14(2), 319–324. <https://doi.org/10.21475/ajcs.20.14.02.p2320>
- Liu, L., Huang, L., Lin, X., & Sun, C. (2020). Hydrogen peroxide alleviates salinity-induced damage through enhancing proline accumulation in wheat seedlings. *Plant Cell Reports*, 39(5), 567–575. <https://doi.org/10.1007/s00299-020-02513-3>
- Liu, L., Huang, L., Lin, X., & Sun, C. (2020). Hydrogen peroxide alleviates salinity-induced damage through enhancing proline accumulation in wheat seedlings. *Plant Cell Reports*, 39(5), 567–575. <https://doi.org/10.1007/s00299-020-02513-3>
- Lupo, Y., Schlisser, A., Dong, S., Rachmilevitch, S., Fait, A., & Lazarovitch, N. (2022). Root system response to salt stress in grapevines (*Vitis* spp.): A link between root structure and salt exclusion. *Plant Science*, 325, 111460. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2022.111460>
- Lv, C., Huang, Y., Sun, W., Yu, L., & Zhu, J. (2020). Response of rice yield and yield components to elevated [CO₂]: A synthesis of updated data from FACE experiments. *European Journal of Agronomy*, 112, 125961. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2019.125961>
- Lv, C., Huang, Y., Sun, W., Yu, L., & Zhu, J. (2020). Response of rice yield and yield components to elevated [CO₂]: A synthesis of updated data from FACE experiments. *European Journal of Agronomy*, 112, 125961. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2019.125961>
- Maia Júnior, S. de O., Andrade, J. R. de, Nascimento, R. do, Lima, R. F. de, Nascimento, E. C. S., & Ferreira, V. M. (2022). Physiological parameters of tomato plants subjected to salinity and treated with brassinosteroid. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 57. <https://doi.org/10.1590/s1678-3921.pab2022.v57.01885>
- Major, J. E., Mosseler, A., & Malcolm, J. W. (2018). Variação genética entre pinheiros e abetos em eficiências de assimilação e regulação fotossintética sob CO₂ elevado. *Trees*, 32, 215–229. <https://doi.org/10.1007/s00468-017-1625-4>
- Major, J. E., Mosseler, A., & Malcolm, J. W. (2022). Eficiências de assimilação e respostas de troca gasosa de quatro espécies de *Salix* em CO₂ elevado sob estresse de umidade do solo e tratamentos de fertilização. *Forests*, 13(5), 776. <https://doi.org/10.3390/f13050776>
- Marcondes, J., & Garcia, A. B. (2009). Aspectos citomorfológicos do estresse salino em plântulas de arroz (*Oryza sativa* L.). *Arquivos do Instituto Biológico*, 76(2), 187–194. <https://doi.org/10.1590/1808-1657v76p1872009>

Marshall, B., & Biscoe, P. V. (1980). A model for C3 leaves describing the dependence of net photosynthesis on irradiance. *Journal of Experimental Botany*, 31(1), 41–48. <https://doi.org/10.1093/jxb/31.1.41>

Munns, R., Day, D. A., Fricke, W., Watt, M., Arsova, B., Barkla, B. J., ... Tyerman, S. D. (2020). Energy costs of salt tolerance in crop plants. *New Phytologist*, 225(3), 1072–1090. <https://doi.org/10.1111/nph.15864>

Nakano, Y., & Asada, K. (1981). Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. *Plant and Cell Physiology*. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a076232>

Nunes Pires, S., *et al.* (2024). Impact of elevated CO₂ concentration on carbon and nitrogen metabolism of irrigated rice plants. *Journal of Plant Nutrition*, 1–17. <https://doi.org/10.1080/01904167.2024.2316004>

Paul, A., Mondal, S., Pal, A., Biswas, S., Chakraborty, K., Mazumder, A., Biswas, A. K., & Kundu, R. (2023). Seed priming with NaCl helps to improve tissue tolerance, potassium retention ability of plants, and protects the photosynthetic ability in two different legumes, chickpea and lentil, under salt stress. *Planta*, 257(6), 111. <https://doi.org/10.1007/s00425-023-04150-y>

Paul, A., Mondal, S., Pal, A., Biswas, S., Chakraborty, K., Mazumder, A., Biswas, A. K., & Kundu, R. (2023). Seed priming with NaCl helps to improve tissue tolerance, potassium retention ability of plants, and protects the photosynthetic ability in two different legumes, chickpea and lentil, under salt stress. *Planta*, 257(6), 111. <https://doi.org/10.1007/s00425-023-04150-y>

Pérez-López, U., Robredo, A., Lacuesta, M., Sgherri, C., Muñoz-Rueda, A., Navari-Izzo, F., & Mena-Petite, A. (2009). The oxidative stress caused by salinity in two barley cultivars is mitigated by elevated CO₂. *Physiologia Plantarum*, 135(1), 29–42. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2008.01174.x>

Pérez-López, U., Robredo, A., Lacuesta, M., Sgherri, C., Muñoz-Rueda, A., Navari-Izzo, F., & Mena-Petite, A. (2009). The oxidative stress caused by salinity in two barley cultivars is mitigated by elevated CO₂. *Physiologia Plantarum*, 135(1), 29–42. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2008.01174.x>

Rossatto, T., Souza, G. M., do Amaral, M. N., Auler, P. A., Pérez-Alonso, M.-M., Pollmann, S., & Braga, E. J. B. (2023). Cross-stress memory: Salt priming at vegetative growth stages improves tolerance to drought stress during grainfilling in rice plants. *Environmental and Experimental Botany*, 206, 105187. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2022.105187>

Ruiz-Vera, U. M., Siebers, M. H., Drag, D. W., Ort, D. R., & Bernacchi, C. J. (2015). Canopy warming caused photosynthetic acclimation and reduced seed yield in maize grown at ambient

and elevated [CO₂]. *Global Change Biology*, 21(11), 4237–4249. <https://doi.org/10.1111/gcb.13013>

Sharkey, T. D., Bernacchi, C. J., Farquhar, G. D., & Singsaas, E. L. (2007). Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C₃ leaves. *Plant, Cell & Environment*, 30(9), 1035–1040. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01710.x>

South, P.F.; Cavanagh, A.P.; Lopez-Calcano, P.E.; Raines, C.A.; Ort, D.R. Optimizing photorespiration for improved crop productivity. *Journal of Integrative Plant Biology*. 2018, V. 60, Issue 12, 1217–1230. <https://doi.org/10.1111/jipb.12709>

Souza, N. C. S., Silveira, J. A. G., Silva, E. N., Lima Neto, M. C., Lima, C. S., Aragão, R. M., & Ferreira-Silva, S. L. (2019). High CO₂ favors ionic homeostasis, photoprotection, and lower photorespiration in salt-stressed cashew plants. *Acta Physiologiae Plantarum*, 41(9), 158. <https://doi.org/10.1007/s11738-019-2947-1>

Takagi, M., El-Shemy, H. A., Sasaki, S., Toyama, S., Kanai, S., Saneoka, H., & Fujita, K. (2009). Elevated CO₂ concentration alleviates salinity stress in tomato plant. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B - Plant Soil Science*, 59(1), 87–96. <https://doi.org/10.1080/09064710801932425>

Takai, T., *et al.* (2023). *MORE PANICLES 3*, a natural allele of *OsTB1/FC1*, impacts rice yield in paddy fields at elevated CO₂ levels. *The Plant Journal*, 114(4), 729–742. <https://doi.org/10.1111/tpj.16143>

Viégas, R. A., Silveira, J. A. G. da, Lima Junior, A. R. de, Queiroz, J. E., & Fausto, M. J. M. (2001). Effects of NaCl-salinity on growth and inorganic solute accumulation in young cashew plants. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, 5(2), 216–222. <https://doi.org/10.1590/S1415-43662001000200007>

Wang, B., Cai, W., Li, J., Wan, Y., Li, Y. E., Guo, C., ... Liu, K. (2020). Leaf photosynthesis and stomatal conductance acclimate to elevated [CO₂] and temperature, thereby increasing dry matter productivity in a double rice cropping system. *Field Crops Research*, 248, 107735. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2020.107735>

Wang, W., Cai, C., He, J., Gu, J., Zhu, G., Zhang, W., ... Liu, G. (2020). Rendimento, distribuição de matéria seca e características fotossintéticas do arroz sob condições de CO₂ elevado e temperatura elevada. *Field Crops Research*, 248, 107605. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2019.107605>

Wang, W., Cai, C., He, J., Gu, J., Zhu, G., Zhang, W., Zhu, J., & Liu, G. (2020). Yield, dry matter distribution and photosynthetic characteristics of rice under elevated CO₂ and increased temperature conditions. *Field Crops Research*, 248, 107605. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2019.107605>

Wang, X., Cai, C., Song, L., Zhou, W., Yang, X., Gu, X., & Zhu, C. (2024). Responses of rice grain yield and quality to factorial combinations of ambient and elevated CO₂ and temperature in T-FACE environments. *Field Crops Research*, 309, 109328. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2024.109328>

Xu, C., Zhang, K., Zhu, W., Xiao, J., Zhu, C., Zhang, N., ... Cheng, L. (2020). Grandes perdas de nitrogênio amoniacal em um ecossistema de arroz sob níveis elevados de CO₂. *Science Advances*, 6(42), eabb7433. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abb7433>

Yang, X., Li, Y., Chen, H., Huang, J., Zhang, Y., Qi, M., Liu, Y., & Li, T. (2020). Mecanismo de resposta fotossintética da tolerância cruzada induzida pela salinidade do solo ao estresse de seca subsequente em plantas de tomate. *Plants*, 9(3), 363. <https://doi.org/10.3390/plants9030363>

Yuan, M., Cai, C., Wang, X., Li, G., Wu, G., Wang, J., & Sun, Y. (2021). Temperaturas quentes do ar aumentam a aclimação fotossintética a concentrações elevadas de CO₂ no arroz em condições de campo. *Field Crops Research*, 262, 108036. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2020.108036>

Zhang, C., Li, Y., Yu, Z., Wang, G., Liu, X., Liu, J., ... & Jin, J. (2022a). A coelevação do [CO₂] atmosférico e da temperatura altera a capacidade fotossintética e a eficiência instantânea do uso de água em cultivares de arroz em uma região temperada fria. *Frontiers in Plant Science*, 13, 1037720. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1037720>

Zhou-Tsang, A., Wu, Y., Henderson, S. W., Walker, A. R., Borneman, A. R., Walker, R. R., & Gilliam, M. (2021). Grapevine salt tolerance. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 27(2), 149–168. <https://doi.org/10.1111/ajgw.12487>

Zimmermann, P., Heinlein, C., Orendi, G., & Zentgraf, U. (2006). Senescence-specific regulation of catalases in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. *Plant, Cell & Environment*, 29(6), 1049–1060. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2005.01459.x>