



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA - UnB
INSTITUTO DE BIOLOGIA - IB
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA - PPGBOT

**Análises fisiológicas e bioquímicas do trigo (*Triticum aestivum* L) em
situação de estresse hídrico**

Aluna: Letícia Barbosa de Oliveira
Orientador: Thomas Christopher Rhys Williams

Brasília DF
Novembro/2024

Agradecimentos

Primeiramente, expresso minha gratidão a Deus pela saúde que me permite seguir em minha jornada. Agradeço profundamente a minha mãe, Dona Irene, que com resiliência e força criou meu irmão e a mim sozinha. Sua coragem e determinação são fonte de orgulho para mim.

Sou grata também aos meus professores que me acompanharam ao longo deste percurso, especialmente ao meu orientador, professor Thomas, eu não tinha afinidade com o curso de biotecnologia, mas durante o estágio com ele, despertei o interesse pelo trabalho em laboratório. Ele foi quem me inspirou a estudar fisiologia vegetal e, acima de tudo, a buscar fazer a diferença na vida de outros jovens, assim como ele fez na minha.

Agradeço ainda ao Dr. Walter e à professora Lucrécia pelos almoços, caronas e pelo valioso apoio durante o mestrado. Também expresso minha gratidão à Patrícia, Carol e Maurício, cuja orientação foi essencial para minha aprendizagem no campo e no entendimento do Irga. Expresso também os meus agradecimentos ao CNPQ e à FAPDF pela concessão da bolsa e financiamento destinado à pesquisa.

Aos meus colegas de laboratório, em especial à Mari e ao Bruno, minha gratidão pelo aprendizado proporcionado. Estendo meus agradecimentos aos técnicos do laboratório, à Flávia pelas conversas na copa, ao Fábio pela paciência nos cálculos e ao Severo pelos diálogos nas horas de almoço. Minha estagiária Sara também merece reconhecimento; sua ajuda no laboratório foi fundamental, e espero ter contribuído para o seu desenvolvimento.

Por fim, agradeço ao meu ex-namorado Igor, pelo apoio no início do mestrado e a todos os meus amigos Edu, João, Alessandra, Gabriel, Bruno e Veveto que sempre acreditaram em mim e no meu sucesso.

“Quando a educação não é libertadora, o sonho do oprimido é ser o opressor”

Paulo Freire

Análise bioquímicas e fisiológicas do trigo (*Triticum aestivum* L) em situação de estresse hídrico

Resumo

O Brasil é o nono maior consumidor mundial de trigo (*Triticum aestivum* L), mas não produz o suficiente para atender à demanda, o que significa que o aumento da produção é necessário para garantir a autossuficiência. O trigo pode ser cultivado durante a entressafra, em condições de safrinha (sequeiro) e no inverno (irrigado), mas é suscetível a condições de déficit hídrico no sequeiro. Portanto, é importante o desenvolvimento de genótipos de trigo com maior tolerância ao estresse e eficiência no uso da água. Para entender como o estresse hídrico afeta a fisiologia e o metabolismo do trigo no campo, o genótipo PF020037 foi semeado na Embrapa Cerrados em 2022 e 2023. Da emergência ao estágio de perfilhamento, as irrigações foram homogêneas e, após essa fase, uma barra com aspersores com diferentes vazões foi usada para produzir um gradiente de 100%, 83%, 50% e 30% de reposição da perda de água pela transpiração. A análise de trocas gasosas em 2023 confirmou que níveis mais baixos de irrigação resultaram em diminuição da fotossíntese líquida, condutância estomática e transpiração. As plantas foram colhidas em dois pontos durante o crescimento reprodutivo em 2022 para análise bioquímica. A massa seca dos órgãos não variou entre os tratamentos. O amido aumentou no tratamento de 30% nos colmos, mas não foi afetado pela irrigação nos outros órgãos. As concentrações de amido aumentaram entre as colheitas nos colmos, folhas e grãos, mas diminuíram entre as colheitas nas folhas bandeira. A análise de HPLC indicou que os colmos acumulam açúcares sob déficit hídrico. Os colmos também continham uma porcentagem maior de carbono sob a irrigação de 50%, enquanto detectou diminuição de nitrogênio em colmos e folhas nos tratamentos mais estressados. Não houve muitas alterações no metabolismo de aminoácidos, com exceção da histidina que aumentou em folha bandeira e nos grãos no mais estressado e treonina que diminuiu no mais estressado. A análise de GC-MS revelou que o déficit hídrico resultou em aumento de ácidos graxos em grãos, mas diminuição em outros órgãos. No geral, a diminuição da irrigação resultou em senescência mais rápida, juntamente com alterações no metabolismo de carboidratos em colmos de trigo.

Palavras-chave: trigo, déficit hídrico, metabolismo

Biochemical and physiological analysis of wheat (*Triticum aestivum* L) under water stress

Abstract

Brazil is the world's ninth largest consumer of wheat (*Triticum aestivum* L) but does not produce enough to meet demand, meaning that increased production is necessary to guarantee self-sufficiency. Wheat can be grown during the off-season or under irrigation in the Brazilian Cerrado but is susceptible to water deficit conditions. The development of wheat genotypes with increased stress tolerance and water use efficiency is therefore important. To understand how water stress affects the physiology and metabolism of wheat in the field the genotype PF020037 was planted at Embrapa Cerrados in 2022 and 2023. From emergence to the tillering stage irrigations were homogeneous, and after this phase a bar with sprinklers with different flows was used to produce a gradient of 100%, 83%, 50% and 30% replacement of water loss by transpiration. Gas exchange analysis in 2023 confirmed that lower levels of irrigation resulted in decreased net photosynthesis, stomatal conductance and transpiration. Plants were harvest at two points during reproductive growth in 2022 for biochemical analysis. Dry mass of organs did not vary between treatments. Starch increased in the 30% treatment in stalks but was unaffected by irrigation in the other organs. Starch concentrations increased between the harvests in the stalks, leaves and grains, but decreased between the harvests in the flag leaves. HPLC analysis indicated that stalks accumulate sugars under water deficit. Stalks also contained a greater carbon percentage under the 50% irrigation whilst we detected decreased nitrogen in both stalks and leaves in the more stressed treatments. There were not many changes in amino acid metabolism, except for histidine, which increased in flag leaf and grains in the most stressed, and threonine, which decreased in the most stressed. GC-MS analysis revealed that water deficit resulted in increased fatty acids in grains but decreases in other organs. Overall, decreased irrigation resulted in more rapid senescence together with alterations in carbohydrate metabolism in wheat stalks.

Keywords: wheat, water stress, metabolism

Sumário

1. Introdução.....	8
2. Justificativa.....	13
3. Objetivos.....	14
4. Hipótese.....	15
5. Materiais e métodos	16
6. Resultados.....	22
7. Discussão.....	38
8. Conclusão.....	43
9. Plano de publicação	44
10. Bibliografia.....	45

1. Introdução

O trigo é uma das principais culturas de importância econômica mundial devido a sua vasta utilidade, principalmente na indústria alimentícia, por causa do seu alto teor de carboidratos nos grãos. A sua origem ocorreu há cerca de 15.000 a.C. no continente asiático e foi domesticado por volta de 9.500 a.C. na antiga Mesopotâmia (atual Iraque) (Silva et al., 1996; Mazoyer e Roudart, 2010). O trigo é uma monocotiledônea, anual, pertencente à família Poaceae. Atualmente há seis espécies de trigo, entretanto, a espécie escolhida para o presente estudo é a *Triticum aestivum* L. que é uma hexaplóide, porque ela é a mais utilizada na agricultura (Moreira, 1996).

Atualmente, o trigo é a cultura mais cultivada do mundo (Charmet, 2011), mas a razão pela qual ele começou a ser domesticado ainda é um desconhecido, embora uma das hipóteses é que este processo começou devido ao aumento da população humana. Também faltam informações sobre o processo de domesticação; se foi intencional ou foi deriva genética, ambos os cenários são plausíveis (Levy, 2022). No entanto é provável que aconteceu em 6 fases: (1) o trigo era colhido de povoamento selvagem; (2) o trigo passou a ser cultivado em pequenas parcelas; (3) domesticação do trigo; (4) desenvolvimento do trigo-pão; (5) disseminação do trigo-pão e acúmulo de raças locais; (6) revolução verde e melhoramento moderno (Levy, 2022).

O Brasil é um grande consumidor de trigo, com uma demanda anual de mais de 12 milhões de toneladas, sendo que a produção nacional 2024/25 foi de mais de 9 milhões de toneladas (Conab, 2024). Logo, a quantidade produzida no Brasil não é o suficiente para suprir a alta demanda neste mercado, sendo necessário importar, principalmente da Argentina, 5.500 milhões de toneladas (Conab, 2024). Portanto, é necessário aumentar a produção de trigo no país com o intuito de garantir a autossuficiência.

O sul do Brasil é a principal região produtora de trigo, porém o sudeste e o centro-oeste têm grande potencial para expandir a cultura. O bioma predominante no centro-oeste é o Cerrado, que é o segundo maior bioma do país. O Cerrado apresenta diferentes fitofisionomias, como formações campestres, savânicas e florestais (Ribeiro e Walter, 2008). O latossolo é o principal solo do Cerrado, ele é ácido e apresenta uma coloração avermelhada, possui alta concentração de alumínio e é pobre em nutrientes essenciais para genótipos (Sanzonowicz, 2021). Apesar do

Cerrado ser um bioma que possui um clima tropical seco no inverno e chuvoso no verão, o trigo tem potencial para ser cultivado nesta área, pois consegue se adaptar bem ao solo e ao clima (Passinato, 2018). Portanto, o Cerrado é uma das alternativas para a expansão do cultivo de trigo no Brasil.

O trigo é plantado no Cerrado duas vezes ao ano, sendo que entre janeiro e fevereiro é plantado o trigo de sequeiro e entre a segunda quinzena de abril e maio é plantado o trigo irrigado. Durante o cultivo, portanto, há um período de déficit hídrico, consequência da relação entre a precipitação e/ou irrigação e a evapotranspiração. No trigo sequeiro ou safrinha, a estação seca ocorre no final do ciclo da cultura, logo, afeta o crescimento reprodutivo da planta, além disso, há também os veranicos que podem ocorrer em qualquer época do ciclo (Passinato, 2023). O trigo de inverno é plantado sob irrigação pois a sua plantação ocorre no período de estiagem do Cerrado. Além disso, o trigo cultivado sob irrigação apresenta melhor rendimento do que o de sequeiro (Passinato, 2023). No Cerrado, os produtores têm preferido manter as tensões de água baixa, isso faz com que a irrigação seja mais frequente, o que pode causar perda de água pela evaporação, aumentar os custos, além de causar o surgimento de doenças (Moreira, 2004).

O estresse hídrico é uma das principais limitações da agricultura no mundo e tem se intensificado devido às mudanças climáticas, onde o tempo de estiagem tem se prolongado e as chuvas encurtado. Como resultado destas mudanças o Cerrado tem apresentado um aumento da temperatura e uma redução da precipitação (Joshi, 2016; Koch, 2019; Assad, 2020). Estas alterações comprometem cerca de 33% da produtividade, já que com a falta de chuva há safras menores e com produtos de baixa qualidade e consequentemente, causam prejuízo à economia (Assad, 2020). Portanto, faz-se necessário melhorar a eficiência do uso da água em trigo de inverno e a tolerância à seca em trigo de sequeiro, para evitar a perda da produtividade e, consequentemente, manter o rendimento a fim de mitigar os efeitos negativos na economia brasileira (Baptista, 2001). Embora o trigo apresente uma certa resistência às flutuações da disponibilidade de água durante o seu ciclo, ele é suscetível ao déficit hídrico no estágio de floração e no enchimento de grãos (Anwaar, 2020).

O estresse hídrico tem diversos impactos sobre a fisiologia do trigo que resulta em reduções na produtividade, incluindo diminuição de crescimento, redução da taxa fotossintética devido a diminuição da área foliar e o fechamento dos estômatos além de afetar também a absorção de nutrientes, a translocação de fotoassimilados e o

processo de senescência (Bergamaschi, 2006; Singh, 2015). A falta de água impacta diretamente no crescimento da planta, pois é necessário para a expansão celular. Este efeito pode ser encontrado com reduções de apenas 21% no fornecimento de água (Daryanto, 2016). De acordo com Majid (2007), os estágios de pré-florescimento e enchimento dos grãos são mais sensíveis ao estresse hídrico porque o estresse, durante estas fases de desenvolvimento, causa uma redução superior a 50% da produção de grãos.

O déficit hídrico mais severo ou prolongado resulta no fechamento dos estômatos devido a necessidade de economizar a água perdida via transpiração (Pacheco, 2021). Parte desse fechamento é resultado da síntese e transporte de ácido abscísico (ABA), que atua no controle estomático, para as células guarda nas folhas. O ABA estimula respostas de curto prazo sob condições de seca, como manutenção do equilíbrio hídrico através do fechamento estomático (Pacheco, 2021). No longo prazo o ABA também aumenta a resistência ao estresse hídrico através da manutenção do desenvolvimento do sistema radicular e diminuição do crescimento da parte aérea (Souza, 2012). O ABA é o hormônio sinalizador do estresse. Quando a planta está sob condições de déficit hídrico, o ABA é produzido e induz ao fechamento dos estômatos para que a perda da água, pela evapotranspiração, seja mitigada (Mattos, 2005). Entretanto, esse fechamento estomático também tem como consequência a diminuição da concentração interna de CO₂ nas folhas e, portanto, a fixação de CO₂ através do ciclo de Calvin. O fechamento estomático também resulta em aumentos de temperatura foliar. Por causa do aumento da temperatura sob o estresse hídrico, ocorre a redução da fixação de CO₂ devido a diminuição da sua solubilidade, o que favorece a utilização de O₂ por RuBisCO e a fotorrespiração (Sicher, 2015). Além disso, há um aumento da permeabilidade da membrana dos tilacóides que desestabiliza a cadeia transportadora de elétrons comprometendo o gradiente de íons fundamentais para a fotossíntese. Esse desbalanço energético estimula a produção de espécies reativas de oxigênio o que promove danos aos ácidos graxos e às proteínas de membrana acarretando o extravasamento de eletrólitos e dano aos fotossistemas (Niu, 2018). O ROS causa danos aos lipídeos das células, por causa do malondialdeído (MDA) advindo da peroxidação lipídica, além de causar prejuízo a fotossíntese devido a foto-oxidação, que é a oxidação de pigmentos fotossintéticos (Yi, 2016; Taiz, 2017). O superóxido de oxigênio (O₂⁻) é um

dos principais ROS produzidos em situação de estresse e ele é o precursor do peróxido de hidrogênio (H_2O_2) que inativa enzimas do Ciclo de Calvin (Kaiser, 1979).

Com a diminuição da fotossíntese o estresse hídrico também tem diversos impactos sobre o metabolismo que não são limitadas apenas às folhas. Por exemplo, a produção de amido é reduzida por causa do suprimento insuficiente de fotoassimilados devido ao fechamento estomático. Esta redução no acúmulo de amido leva ao abortamento do ovário, o que compromete o rendimento do grão (Andersen, 2002). A limitação de água prejudica o metabolismo de carboidratos de forma geral, isso acontece devido à baixa disponibilidade de sacarose nas folhas e sua limitada síntese nas sementes. A baixa concentração de carboidratos como glicose, frutose e sacarose durante a seca compromete a qualidade do grão porque afeta a composição e quantidade de lipídios que são sintetizados utilizando o carbono advindo desses carboidratos (Sehgal, 2018).

Outro mecanismo para a planta sobreviver ao estresse hídrico também, é o acúmulo de osmólitos, como prolina, betaína e carboidratos para a manutenção do turgor, pois com o gradiente de potencial hídrico maior por causa da presença desses osmólitos, a raiz absorve mais água do solo (Grover, 2001; Li, 2005). O solo influencia na disponibilidade de água por causa da sua capacidade de retê-la, sendo que o solo argiloso retem mais água do que o solo arenoso, pois possuem poros menores entre as partículas. O solo do cerrado é predominantemente argiloso, embora estas argilas floculadas possam ter comportamento de solo arenoso e, portanto, tem baixa capacidade de reter água. Por este motivo é importante que a planta tenha uma alta densidade radicular para absorver a água das camadas mais profundas (Carlesso, 1995). Quando o solo reduz o seu potencial hídrico é preciso que a planta também diminua o seu potencial hídrico para preservar o gradiente de fluxo de água e isso acontece com o acúmulo de solutos tanto no citoplasma como no vacúolo para ajudar a manter o turgor das células (Taiz, 2017).

Wu (2010) descreveu um mecanismo que chamou de “viva rápido ou morra jovem” que é uma estratégia que a planta faz para escapar do estresse hídrico. Nessas condições de seca, a planta acelera o seu ciclo de vida para evitar os potenciais danos causados pela escassez hídrica. De acordo com Frank (2007), plantas submetidas ao déficit hídrico tem o florescimento precoce e costumam ter uma alta condutância estomática o que permite uma maior assimilação de carbono e consequentemente o crescimento da planta.

Também ocorrem várias mudanças morfológicas diante a seca, bem como, a deposição de cera, espessamento da parede celular da folha, redução da área foliar e senescência antes da maturação (Ahmed, 2017). A senescência é uma característica importante pois ela afeta a biomassa e o valor nutricional da planta (Woo, 2018). Pois, durante a senescência a planta faz uma transição bioquímica de anabolismo para catabolismo (Lim, 2007), uma das consequências disso é a degradação de cloroplastos para a remobilização de carbono (Masclaux, 2000), o que afeta a fotossíntese. Durante o processo de senescência há também a remobilização de carboidratos dos órgãos vegetativos. O colmo é o principal órgão de armazenamento de carboidratos que atua como fonte de carbono para o enchimento dos grãos (Farooq, 2014).

Nos últimos anos a seca tem se intensificado devido às mudanças climáticas causando perdas consideráveis na produtividade agrícola (Ahmed, 2020). Por isso, é importante a compreensão das respostas do trigo diante dessas condições de déficit hídrico para desenvolver genótipos que tenham eficiência melhor no uso da água e/ou que sejam tolerantes ao estresse hídrico. Sabendo da importância econômica do trigo como um dos principais cereais relevantes na indústria de alimentos e da alta demanda de água na irrigação, procuramos entender como o estresse hídrico afeta o metabolismo do trigo durante a fase reprodutiva através de análises fisiológicas e bioquímicas de plantas crescendo em campos sob condições controladas de irrigação.

2. Justificativa

O consumo de trigo no Brasil é muito maior do que a produção interna, existindo, portanto, incentivo para expandir o cultivo desta espécie para suprir a alta demanda. A plantação de trigo no Cerrado ocorre duas vezes ao ano, sendo que o trigo de inverno é plantado sob irrigação e o trigo de sequeiro sofre com o estresse hídrico no final do ciclo quando acaba a chuva e durante o ciclo devido aos veranicos. O estresse hídrico resulta na redução de produtividade por causa do abortamento do ovário durante a fase reprodutiva, o fechamento estomático que compromete a fotossíntese e a diminuição da expansão celular. Portanto, é necessário estudar a fotossíntese e a composição bioquímica do trigo em situação de estresse para compreender como a planta se comporta diante do déficit hídrico e identificar potenciais alvos para melhoramento desta espécie.

3. Objetivos

3.1 Objetivo geral

Investigar como o estresse hídrico causado por diferentes níveis de irrigação afeta o metabolismo e o desenvolvimento do trigo (*Triticum aestivum* L).

3.2 Objetivos específicos

- Avaliar o trigo morfolologicamente em campo para determinar até que ponto o estresse hídrico afeta o seu desenvolvimento.
- Quantificar açúcares solúveis, amido, ácidos graxos, carbono e nitrogênio em diferentes órgãos da planta a fim de investigar a mobilização desses metabólitos em situação de estresse hídrico.
- Avaliar as trocas gasosas em trigo sob estresse hídrico, comparando quatro diferentes níveis de irrigação.

4. Hipóteses

- A falta de água reduzirá a massa seca dos órgãos do trigo devido às alterações no metabolismo e trocas gasosas das plantas que foram submetidas a baixos níveis de irrigação.
- Haverá acúmulo de carboidratos nas espigas das plantas que foram menos irrigadas
- A seca induzirá a senescência e a remobilização de reservas dos órgãos vegetativos.

5. Materiais e métodos

5.1 Material vegetal de 2022

Foi utilizado o genótipo de trigo PF020037, que é um genótipo desenvolvida pela Embrapa para plantio no Cerrado no sequeiro. Este genótipo possui uma forte formação de cera nas folhas, nos colmos e na arista a fim de mitigar a perda de água. O plantio foi realizado no dia 2 de junho de 2022 na Embrapa Cerrados, Planaltina, DF. Durante o período de crescimento não houve precipitação e a água foi fornecida através de irrigação utilizando uma barra irrigadora de aspersão com 20 m de largura. A irrigação foi homogênea nos 30 primeiros dias após a emergência até a fase de perfilhamento, objetivando garantir o estande de plantas. No dia 13 de junho de 2022, foi adaptado o método “Line Source” de Hanks (1976), onde foi aplicado um gradiente de aproximadamente 100%, 83%, 50% e 30%, com aspersores que reduziram o fluxo da área central (irrigação ideal, 100%) até a borda (estresse, 30%). A irrigação ideal foi feita pela reposição da evapotranspiração da cultura (ET_c) baseada em dados climáticos como descrito por Soares (2020).

As sementes de trigo foram semeadas com espaçamento entre linhas de 0,17 metros e a quantidade de sementes foi calculada para obter um estande de 60 plantas viáveis por metro linear, corrigindo a germinação. A adubação de base foi feita nos sulcos de semeadura, de acordo com a análise de solo. A adubação nitrogenada em cobertura no trigo foi feita a lanço, aos 30 dias após a semeadura, na dose de 100 kg ha⁻¹ N, na forma de ureia. Para o controle de plantas daninhas foi usado o herbicida herbadox® (dose 100 g pendimetalin ha⁻¹) em pré emergência e ally® (dose 100 g metsulfuron methyl ha⁻¹) em pós emergência para o controle de folhas largas.

Para a quantificação do amido, açúcares solúveis, aminoácidos e demais variáveis bioquímicas foram feitas duas coletas de plantas de trigo, a primeira no dia 1 de julho de 2022 e a segunda no dia 15 de julho de 2022, ambas entre 8h e 10h, nessa época o trigo se encontrava na fase reprodutiva e já estava espigado. No total foram coletadas 24 plantas, sendo 6 de cada tratamento, separando os órgãos do trigo em folha bandeira, espiga, folha total e colmo. Cada órgão foi pesado separadamente para obter a massa fresca e, depois, rapidamente congelado no nitrogênio líquido até chegar ao laboratório onde foram armazenados no

ultracongelador -80 °C. Depois, as amostras foram liofilizadas por 24h e pesadas novamente para obter a massa seca. O colmo e a folha total foram macerados no moinho de facas, a folha bandeira e os grãos foram macerados em cadinhos no nitrogênio líquido. Depois de maceradas as amostras foram guardadas no congelador -20°C até a realização das análises bioquímicas.

5.2 Análises bioquímicas

5.2.1 Extração etanólica de açúcares solúveis

Para fazer a extração etanólica, foi pesado 10 mg de cada amostra em eppendorfs e adicionados 500 µl de etanol 80% em cada. Em seguida, cada eppendorf foi agitado no vortex e incubado no banho-maria a 80°C por 20 min. Após esse tempo, cada amostra foi agitada novamente no vortex e centrifugada a 10.000g por 10 min depois, o sobrenadante foi coletado. Esse processo foi repetido quatro vezes até obtermos dois eppendorfs de cada amostra, um com o pellet e outro com o sobrenadante.

5.2.2 Quantificação de amido

Para quantificar amido foi usado o protocolo descrito por Amaral (2007). Após a extração etanólica os eppendorfs com pellets foram secados no concentrador à vácuo por 4 h para os traços de etanol 80% evaporar. Na primeira etapa de digestão, foi usado a enzima alfa-amilase (120 U.mL⁻¹ em tampão fosfato 10 mM, pH 6,5) depois, foi adicionado 450 µl da solução tampão com alfa-amilase em cada amostra, agitado no vortex e incubados no banho-maria a 75° C por 30 min. Esse processo foi feito duas vezes. Depois foi adicionado 450 µL de solução de amiloglicosidase (30 U.ml⁻¹ em tampão acetato 100 mM pH 4,5) nas amostras, agitados no Vortex e incubados no banho-maria a 50°C por 30 min. Esse processo foi feito duas vezes, também. Na capela de exaustão, foi adicionado 100 µl de ácido perclórico 0,8 M e centrifugados a 10.000g por 2 min. Para fazer a curva padrão de glicose, foram feitas cinco diluições seriadas a partir da concentração inicial de 1mg/mL. Para fazer a leitura na microplaca, foram colocados 20 µL do padrão ou amostra nos poços e, em seguida, foram adicionados 300 µl de GODPOD (glicose oxidase peroxidase), foi aguardado 5 min que é o tempo da reação, e logo após, foi realizada a leitura a 505

nm em um espectrofotômetro. A quantificação foi realizada comparando a absorbância das amostras com a curva padrão.

5.2.3 Açúcares solúveis por cromatografia líquida

Após a extração etanólica, os eppendorfs com o sobrenadante foram colocados no concentrador à vácuo por 6h para o etanol 80% evaporar. Depois, foi adicionado 2 ml de água milliQ para solubilizar os açúcares, em seguida foi agitada no vortex e centrifugadas a 17.000g por 30 min para remover partículas. As amostras foram diluídas no tubo de High-performance liquid chromatography (HPLC) ou Cromatografia líquida de alta eficiência para permitir a quantificação dos açúcares utilizando a curva padrão.

Para a curva padrão foi feita uma mistura a partir de soluções estoques (1mg/ml) com os seguintes açúcares: glicose, frutose, sacarose, rafinose e estaquiose. A partir da concentração inicial de 40 µg/ml foram feitas sete diluições seriadas.

A separação dos açúcares foi feita usando um cromatógrafo de íons (Dionex ICS 3000) equipada com uma coluna de troca iônica e um detector eletroquímico, onde passa uma mistura de água e NaOH 200 mM a 0,2 ml/min na temperatura de 27°C. A separação foi feita utilizando um gradiente de NaOH entre 30 mM e 90 mM ao longo de 40 minutos. Os açúcares foram quantificados e identificados através da curva padrão (Silva, 2021).

5.2.4 Carbono total e Nitrogênio total

Para a análise de carbono e nitrogênio por combustão foi utilizado o equipamento LECO CN628. Em um eppendorf foram pesados 100 mg do material vegetal e estes foram secados na estufa a 60°C overnight. Antes de analisar as amostras, foi feita a pesagem de cada uma na própria balança do equipamento em folhas de estanho. Após a pesagem formamos uma “trouxa” e colocamos no amostrador. À medida que as trouxas eram pesadas, a identificação era feita diretamente no Software do equipamento. A combustão foi feita com oxigênio puro a 950°C e o hélio foi usado como gás de arraste. Para quantificar as amostras foi usado

uma curva padrão construída utilizando padrões certificados pelo fabricante: folha de pomar e fenilalanina.

5.2.5 Ácidos graxos por cromatografia gasosa

Para fazer a análise de ácidos graxos foram pesados 10 mg do material vegetal em vials de vidro. Foi utilizado o método descrito por (Oliveira e Silva, 2021). Primeiro, foi feita a preparação dos reagentes. Para preparar 5% v/v HCl foi adicionado 6.8 ml de HCl concentrado em um balão volumétrico onde foi completado com metanol até 50 mL e ficou armazenado em 4°C. Segundo, foi feita uma mistura de 1:2 (v/v) com metanol:clorofórmio. E por último, como padrão interno, foi preparado um estoque de gliceril-triundecanoato 1 mg/ml em 1:2 (v/v) metanol:clorofórmio num tubo de vidro e ficou guardado a -20°C. Esses reagentes foram adicionados na seguinte ordem: 200 µl de metanol/clorofórmio, 25 µl do padrão interno, 300 µl de 5% HCl em metanol. Logo após, cada vial foi incubado em dri-block por 1h em 85°C, depois desse tempo, os vials foram retirados para esfriar até chegar na temperatura ambiente. Uma vez resfriados, as amostras receberam 1 ml de hexano para solubilizar os ésteres metílicos de ácidos graxos das amostras, dessa forma formou-se duas fases, sendo assim, a fase apolar (superior) que foi transferida para outro vial. Para preparar o branco, foi usado um vial sem amostra e ele recebeu o mesmo tratamento que as amostras propriamente ditas. Após o tratamento, os vials foram colocados no amostrador do equipamento e assim começaram as análises.

Depois da transesterificação, os ácidos graxos foram analisados no CG-EM (Agilent Technologies 6890-5975), onde foi usado uma coluna capilar de 30 m tipo INNOWAX. Para isso, foi injetado 1 µl de amostra no modo Split com uma temperatura de 250°C no injetor e com o hélio como gás de arraste. As amostras foram separadas usando um fluxo constante de 1 ml/min na temperatura de 70°C, depois essa temperatura aumentou para 130°C e posteriormente para 260°C, antes de manter a temperatura final por 5 min. A curva padrão foi feita a partir de uma mistura de ésteres metílicos de ácidos graxos corrigindo para a recuperação do padrão interno e a quantificação foi realizada no software Agilent ChemStation.

5.2.6 Quantificação de aminoácidos por cromatografia líquida

O extrato que foi usado para quantificar carboidratos também foi usado para quantificar aminoácidos, sendo diluído no próprio tubo de HPLC para que a concentração dos aminoácidos ficasse dentro da curva padrão.

Para a curva padrão foi feita uma mistura de soluções estoque (10mg/mL) com os seguintes aminoácidos: arginina (Arg), lisina (Lys), glutamina (Gln), leucina (Leu), triptofano (Trp), alanina (Ala), glicina (Gly), valina (Val), isoleucina (Iso), fenilalanina (Phe), cisteína (Cys), treonina (Thr), asparagina (Asn), histidina (His), metionina (Met), serina (Ser), prolina (Pro), ácido glutâmico (Glu), ácido aspártico (Asp) e tirosina (Tyr). E foram feitas 8 diluições seriadas cujo a concentração inicial era de 80 $\mu\text{mol/mL}$.

A separação dos aminoácidos foi feita de acordo com o protocolo descrito por Silva (2020). Foi utilizado uma coluna de troca iônica (Dionex, 2x250mm) e um detector eletroquímico onde passa uma mistura de água ultrapura, hidróxido de sódio (NaOH) na concentração de 200 mM e acetato de sódio (NaO_2CCH_3) na concentração de 1 M a 0,25 mL/min na temperatura de 30°C. Durante a separação foi usado essa mistura ao longo de 1h15min e a quantificação foi feita de acordo com a curva padrão.

5.3 Material vegetal de 2023

No dia 18 de maio de 2023, o genótipo PF020037 foi semeado na área experimental da Embrapa Cerrado - Planaltina DF. Utilizou uma semeadora de 5 linhas e a mesma densidade de semeadura, profundidade, adubação do ano anterior e com o mesmo modelo de irrigação, entretanto, a adubação nitrogenada foi feita na dose de 80 kg ha⁻¹ N, na forma de ureia. No dia 20 de junho deu-se início ao estresse hídrico. Foi realizada avaliação de fotossíntese.

5.3.1 Avaliação da fotossíntese

A fotossíntese foi avaliada em diferentes estágios de vida da planta usando o IRGA, modelo LI-6400xt LI-COR Inc., Lincoln, NE, EUA. A avaliação foi feita somente no ano de 2023 no dia 7 de julho durante o perfilhamento, 20 de julho durante o alongamento e 1 de agosto durante o florescimento. Para isso, foi avaliada três folhas bandeiras de cada tratamento entre 11h30 e 12h30 com irradiância de 1200 μmol

fótons $\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ e concentração externa de CO_2 (C_a) de 400 ppm com um buffer acoplado para ajustar a umidade, e assim avaliar as trocas gasosas.

Para avaliar a EUA (eficiência instantânea do uso da água) foi feita uma divisão entre A (taxa fotossintética) e E (transpiração). E para calcular a EIUA (eficiência intrínseca do uso da água) foi feita uma divisão entre a A e a g_s (condutância estomática).

5.4 Análises estatísticas

Para as análises estatísticas usamos a ANOVA para analisar os diferentes níveis de tratamento para cada coleta, o Teste Tukey para realizar a comparação das médias e, o Teste T para analisar a diferença entre as duas coletas.

6. Resultados

6.1 Massa seca foi pouco afetado pelo déficit hídrico

Não foi observado variação significativa na massa seca entre os níveis de irrigação, exceto na folha total da coleta 2 de 2022 onde teve uma redução entre 83% e 30% (tabela 1). Foi observado uma diferença significativa entre as coletas nos grãos submetidos ao tratamento de 100%, 83% e 50% e no colmo foi observado uma diferença entre as coletas apenas no tratamento de 50%. Sendo que na coleta 2 houve um aumento na massa seca dos grãos e do colmo nestes tratamentos comparado com a coleta 1.

Tabela 1: Massa seca de colmo, folha total, folha bandeira e grãos em % de massa seca, da genótipo PF020037 submetida a diferentes níveis de irrigação (100%, 83%, 50% e 30% da reposição da evapotranspiração da cultura).

	coleta 1				coleta 2			
	100%	83%	50%	30%	100%	83%	50%	30%
Colmo	1,6 ± 0,6	1,3 ± 0,3	1,4 ± 0,3*	1,2 ± 0,4	2,1 ± 0,9	2,0 ± 0,7	2,3 ± 0,6*	1,5 ± 0,6
Folha total	1,2 ± 0,6	1,2 ± 0,3	1,4 ± 0,3	1,1 ± 0,5	1,1 ± 0,3a	1,2 ± 0,3b	1,6 ± 0,1ab	1,1 ± 0,2a
Folha bandeira	0,2 ± 0,0	0,2 ± 0,1	0,2 ± 0,1	0,1 ± 0,0	0,2 ± 0,1	0,1 ± 0,0	0,1 ± 0,0	0,2 ± 0,4
Espiga	0,3 ± 0,1*	0,3 ± 0,2*	0,4 ± 0,2*	0,4 ± 0,2	1,3 ± 0,6*	1,0 ± 0,5*	1,1 ± 0,3*	0,6 ± 0,5

Valores representam média e desvio padrão. Valores seguidos da mesma letra, nas linhas, não diferem conforme teste de Tukey ($p < 0,05$). Os (*) significam que há diferença entre as coletas de acordo com o teste T ($p < 0,05$).

6.2 A quantidade de amido aumenta durante o déficit hídrico

Apesar do amido ser abundante nos grãos de trigo durante a fase reprodutiva, que compreende a fase de espigamento, não foi possível detectá-lo em grandes quantidades nas duas coletas que foram realizadas. Não houve diferença significativa na quantidade de amido entre os níveis de irrigação para folha total, folha bandeira e grãos (tabela 2). Entretanto, foi observado no campo, que as plantas de maior estresse (30% da reposição) aceleram o seu ciclo, ou seja, enquanto as plantas sem estresse e menor estresse (100 e 83%, respectivamente) ainda estavam na fase de espigamento, as de maior estresse já estavam iniciando a fase de maturação.

Não houve diferença significativa entre os tratamentos, com exceção do colmo da coleta 2 que apresentou um aumento da abundância de amido comparando o

tratamento de 30% com os demais. Todavia, neste presente estudo, constatamos que à medida que a planta se aproxima do estágio de enchimento de grãos, começa a ocorrer um aumento da quantidade de amido no colmo, principalmente durante o estresse hídrico, e isto fica mais evidente na coleta 2 (tabela 2). Além disso, houve um aumento entre as coletas em todos os regimes hídricos para o colmo e folha total e para grãos em 100%, 83% e 50%. Na folha bandeira, por outro lado, houve uma redução de amido em 100%, 83% e 30% entre as coletas (tabela 2).

Tabela 2: Abundância de amido em % de massa seca em colmo, folha total, folha bandeira e grãos, do genótipo PF020037 submetida a diferentes níveis de irrigação (100%, 83%, 50% e 30% da reposição da evapotranspiração da cultura).

	coleta 1				Coleta 2			
	100%	83%	50%	30%	100%	83%	50%	30%
Colmo	0,4 ± 0,2*	0,2 ± 0,2*	0,3 ± 0,2*	0,1 ± 0,2*	0,9 ± 0,1a*	0,9 ± 0,1a*	1,0 ± 0,1a*	1,4 ± 0,2b*
Folha total	0,4 ± 0,0*	0,4 ± 0,0*	0,4 ± 0,0*	0,4 ± 0,0*	0,8 ± 0,2*	0,7 ± 0,1*	0,7 ± 0,1*	0,7 ± 0,0*
Folha bandeira	1,1 ± 0,1*	1,3 ± 0,5*	1,2 ± 0,9	1,0 ± 0,1*	0,7 ± 0,1*	0,6 ± 0,1*	0,6 ± 0,1	0,6 ± 0,1*
Grãos	0,9 ± 0,8*	0,8 ± 0,7*	0,7 ± 0,3*	2,4 ± 1,9	5,1 ± 1,6*	4,5 ± 2,3*	5,5 ± 2,4*	6,6 ± 5,8

Valores representam média e desvio padrão. Valores seguidos da mesma letra, nas linhas, não diferem conforme teste de Tukey ($p < 0,05$). Os (*) significam que há diferença entre as coletas de acordo com o teste T ($p < 0,05$).

6.3 Somente nos grãos teve diferença significativa na quantidade de carboidratos durante o déficit hídrico

Com o aumento do déficit hídrico ocorre uma diminuição de glicose e frutose nos grãos (tabela 3). O contrário acontece com a sacarose, já que ela aumentou com o aumento do estresse hídrico. Há também diferenças significativas entre as coletas. A glicose aumentou em todos os tratamentos, a sacarose também aumentou nos diferentes tratamentos, exceto no mais estressado (30%) em que ela diminuiu, e a frutose diminuiu nos tratamentos de 50% e 30%.

Não houve diferença significativa entre os diferentes níveis de irrigação em folha bandeira, porém houve entre as coletas (tabela 4). Nos tratamentos de 83% e 50% houve um aumento de frutose. Em folha total, não houve diferença significativa entre os tratamentos e nem entre as coletas, exceto entre as coletas do mais estressado (tabela 5), onde houve uma redução de frutose.

Apesar de não ter tido uma diferença significativa entre os tratamentos no colmo (tabela 6), houve uma diferença entre as coletas. No tratamento de 100%

ocorreu um aumento de glicose e uma redução de frutose, já no de 83% ocorreu uma diminuição tanto de glicose como de frutose, assim como o de 50% que teve uma redução de glicose, o mesmo acontece no 30% que teve uma redução de glicose e frutose.

Tabela 3: Abundância de carboidratos (glicose, frutose e sacarose) em % de massa seca de grãos do genótipo PF020037 submetida a 4 níveis de irrigação (100%, 83%, 50% e 30% da reposição da evapotranspiração da cultura).

	Coleta 1			Coleta 2		
	Glicose	Frutose	Sacarose	Glicose	Frutose	Sacarose
100%	2,8 ± 0,9*	1,2 ± 0,4	0,3 ± 0,2 a*	1,5 ± 0,3 a*	1,4 ± 0,3 a	0,5 ± 0,2*
83%	3,0 ± 1,4*	1,4 ± 0,6	0,4 ± 0,2 a*	1,2 ± 0,7 ab*	0,9 ± 0,3 ab	0,7 ± 0,2*
50%	3,4 ± 0,6*	1,6 ± 0,3*	0,5 ± 0,2 a*	1,1 ± 0,6 ab*	0,9 ± 0,4 ab*	0,9 ± 0,3*
30%	3,0 ± 0,7*	1,1 ± 0,1	1,1 ± 0,2 b*	0,5 ± 0,5 b*	0,5 ± 0,5 b*	0,8 ± 0,1*

Valores representam média e desvio padrão. Valores seguidos da mesma letra, nas colunas, não diferem conforme teste de Tukey ($p < 0,05$). Os (*) significam que há diferença entre as coletas de acordo com o teste T ($p < 0,05$).

Tabela 4: Abundância de carboidratos (glicose, frutose e sacarose) em % de massa seca em folha bandeira do genótipo PF020037 submetida a 4 níveis de irrigação (100%, 83%, 50% e 30% da reposição da evapotranspiração da cultura).

	Coleta 1			Coleta 2		
	Glicose	Frutose	Sacarose	Glicose	Frutose	Sacarose
100%	1,9 ± 0,7	1,2 ± 0,8	1,6 ± 1,5	2,0 ± 0,4	2,1 ± 0,5	0,3 ± 0,4
83%	1,6 ± 0,8	1,1 ± 0,9*	1,6 ± 1,4	1,8 ± 1,1	1,6 ± 1,4*	0,4 ± 0,5
50%	1,3 ± 0,9	1,2 ± 0,7*	1,6 ± 1,6	2,0 ± 1,4	2,5 ± 1,2*	2,4 ± 0,8
30%	1,5 ± 0,9	1,1 ± 0,8	1,8 ± 1,8	2,9 ± 0,9	2,4 ± 1,6	0,5 ± 0,8

Valores representam média e desvio padrão. As médias, na coluna, não são diferentes de acordo com a ANOVA. Os (*) significam que há diferença entre as coletas de acordo com o teste T ($p < 0,05$).

Tabela 5: Abundância de carboidratos (glicose, frutose e sacarose) em % de massa seca em folha total do genótipo PF020037 submetida a 4 níveis de irrigação (100%, 83%, 50% e 30% da reposição da evapotranspiração da cultura).

	Coleta 1			Coleta 2		
	Glicose	Frutose	Sacarose	Glicose	Frutose	Sacarose
100%	0,4 ± 0,5	0,2 ± 0,3	0,3 ± 0,6	0,5 ± 0,5	0,3 ± 0,3	0,9 ± 0,5
83%	0,4 ± 0,5	0,3 ± 0,4	0,4 ± 0,3	0,8 ± 0,4	0,4 ± 0,2	1,0 ± 0,5
50%	0,4 ± 0,4	0,4 ± 0,2	0,2 ± 0,5	0,2 ± 0,2	0,2 ± 0,2	0,5 ± 0,5
30%	0,3 ± 0,5	0,6 ± 0,2*	0,2 ± 0,5	0,2 ± 0,3	0,2 ± 0,1*	0,3 ± 0,2

Valores representam média e desvio padrão. As médias, na coluna, não são diferentes de acordo com a ANOVA. (*) significa que há diferença entre as coletas de acordo com o teste T ($p < 0,05$).

Tabela 6: Abundância de carboidratos (glicose, frutose e sacarose) em % de massa seca em colmo do genótipo PF020037 submetida a 4 níveis de irrigação (100%, 83%, 50% e 30% da reposição da evapotranspiração da cultura).

	Coleta 1			Coleta 2		
	Glicose	Frutose	Sacarose	Glicose	Frutose	Sacarose
100%	6,1 ± 0,9*	3,6 ± 0,8*	5,2 ± 1,3	1,7 ± 1,6*	1,9 ± 1,0*	5,2 ± 2,6
83%	7,4 ± 1,6*	3,8 ± 0,8*	5,7 ± 0,5	3,8 ± 2,5*	2,0 ± 1,4*	4,7 ± 3,2
50%	6,7 ± 1,5*	4,4 ± 0,7	6,0 ± 0,8	2,3 ± 2,0*	2,4 ± 2,1	4,6 ± 2,6
30%	7,7 ± 1,7*	4,6 ± 1,0*	5,4 ± 1,9	2,7 ± 2,1*	2,0 ± 1,2*	6,2 ± 2,6

Valores representam média e desvio padrão. As médias, na coluna, não são diferentes de acordo com a ANOVA. (*) significa que há diferença entre as coletas de acordo com o teste T ($p < 0,05$).

6.4 Carbono e nitrogênio

Neste estudo não houve diferença significativa no percentual de carbono entre os diferentes níveis de irrigação na primeira e na segunda coleta de colmo, porém houve uma diferença significativa no tratamento de 83% entre as duas coletas (Figura 1). Já nas folhas houve uma diferença significativa do percentual de carbono entre os tratamentos e entre as duas coletas (Figura 2). Os grãos da coleta 2 submetidos ao tratamento de 30% apresentaram maior percentual de carbono do que as que foram submetidas ao tratamento de 50%. Não houve diferença estatística para carbono em grãos (figura 3).

Houve uma diminuição na porcentagem de nitrogênio nos tratamentos de 50% e 30% em folha total e colmo (Figuras 4 e 5), sendo que em colmo houve uma diferença significativa entre as coletas nos tratamentos de 100% e 83% e já em folha total a diferença entre as coletas foi nos regimes hídricos de 100% e 50%. Houve também uma diferença significativa entre as coletas ao passo que, em grãos não houve diferença estatística entre os tratamentos, porém houve um aumento significativo entre as coletas no tratamento de 30% (figura 6).

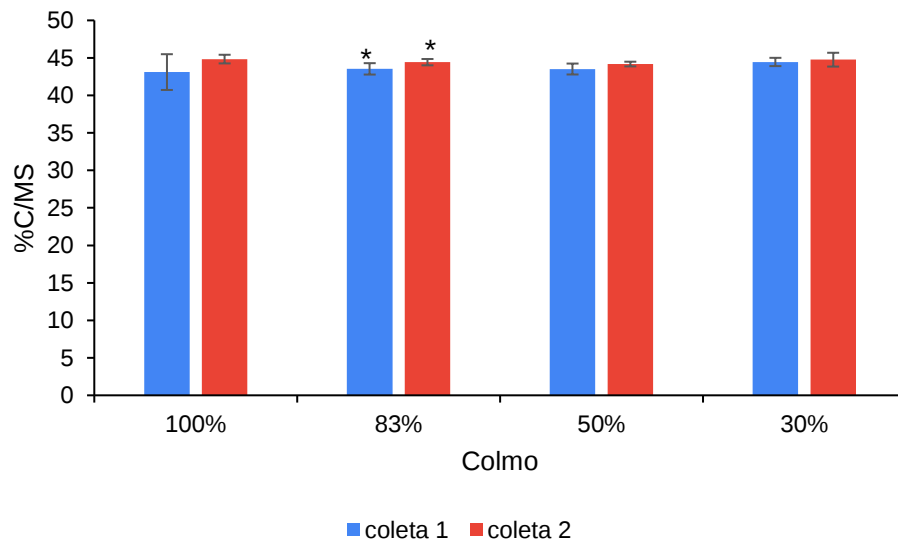


Figura 1: Percentual de carbono no colmo (% massa seca) nas duas coletas de 2022, do genótipo PF020037, submetida a 4 níveis de irrigação (100%, 83%, 50% e 30% Etc). Os valores no eixo y representam média e desvio padrão. As médias não são diferentes de acordo com a ANOVA. Os (*) significam que há diferença entre as coletas de acordo com o teste T ($<0,05$).

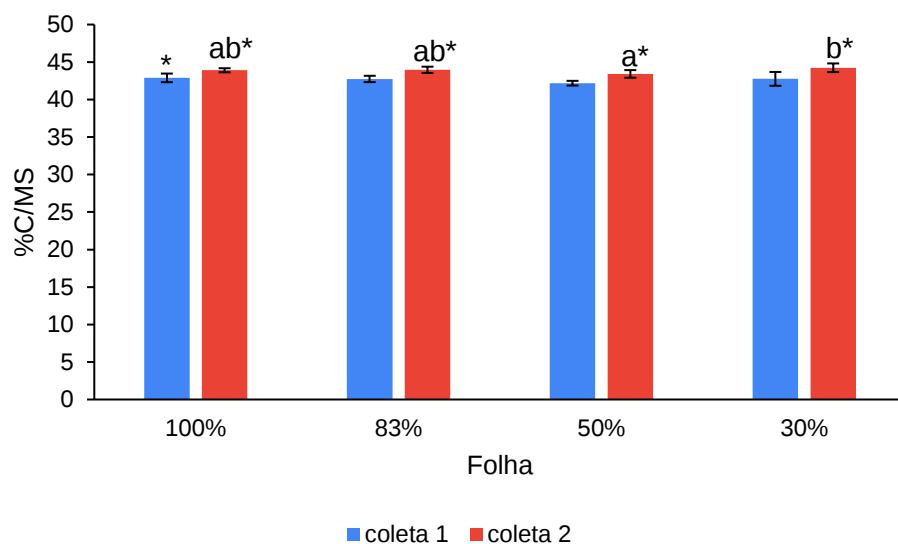


Figura 2: Percentual de carbono nas folhas das duas coletas de 2022, do genótipo PF020037, submetida a diferentes 4 níveis de irrigação (100%, 83%, 50% e 30% da ETc). Os valores no eixo y representam média e desvio padrão. As médias, em cada coleta, que compartilham a mesma letra não são diferentes de acordo com ANOVA seguido por teste Tukey ($p < 0,05$). Os (*) significam que há diferença entre as coletas de acordo com o teste T ($p < 0,05$).

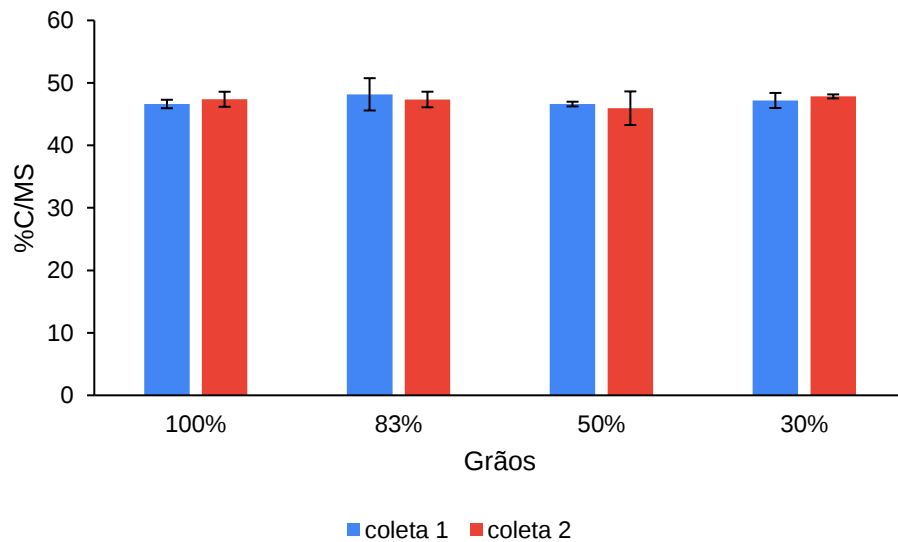


Figura 3: Percentual de carbono em grãos das duas coletas de 2022, do genótipo PF020037, submetida a diferentes 4 níveis de irrigação (100%, 83%, 50% e 30% ETC). Os valores no eixo y representam média e desvio padrão. Não há diferença estatística de acordo com a ANOVA.

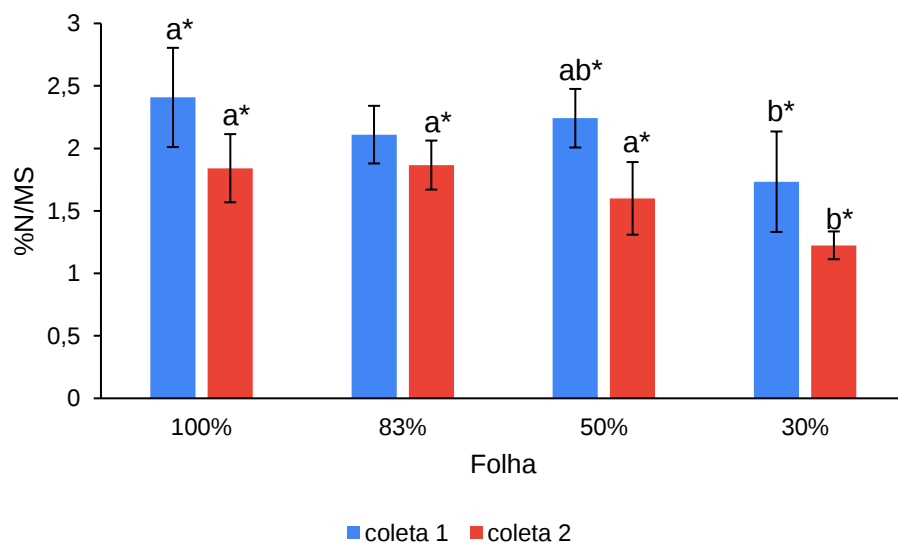


Figura 4: Percentual de nitrogênio nas folhas das duas coletas de 2022, do genótipo PF020037, submetida a 4 diferentes níveis de irrigação (100%, 83%, 50% e 30% ETC). Os valores no eixo y representam média e desvio padrão. As médias, em cada coleta, que compartilham a mesma letra não são diferentes de acordo com ANOVA seguido por teste Tukey ($p < 0,05$). Os (*) significam que há diferença entre as coletas de acordo com o teste T ($p < 0,05$).

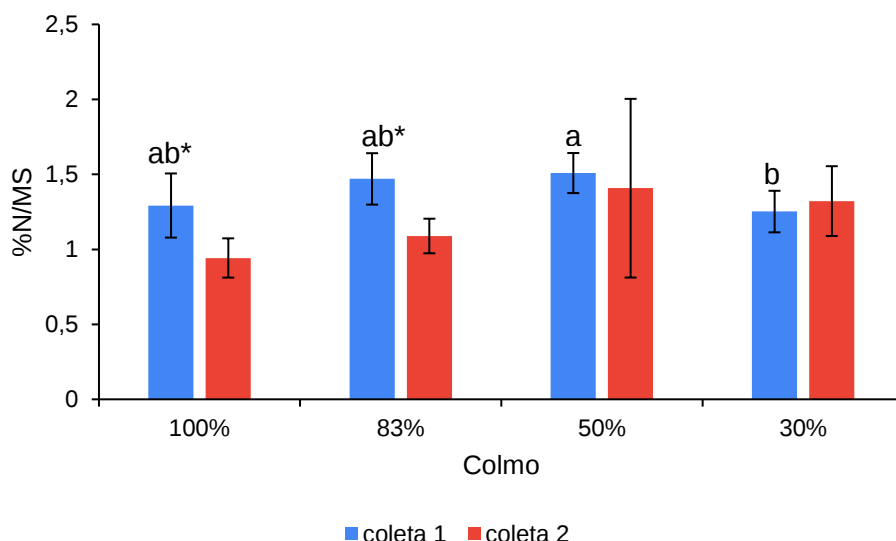


Figura 5: Percentual de nitrogênio em colmo das duas coletas de 2022, do genótipo PF020037, submetida a 4 diferentes níveis de irrigação (100%, 83%, 50% e 30% ETc). Os valores no eixo y representam média e desvio padrão. As médias, em cada coleta, que compartilham a mesma letra não são diferentes de acordo com ANOVA seguido por teste Tukey ($< 0,05$). Os (*) significam que há diferença entre as coletas de acordo com o teste T ($p < 0,05$).

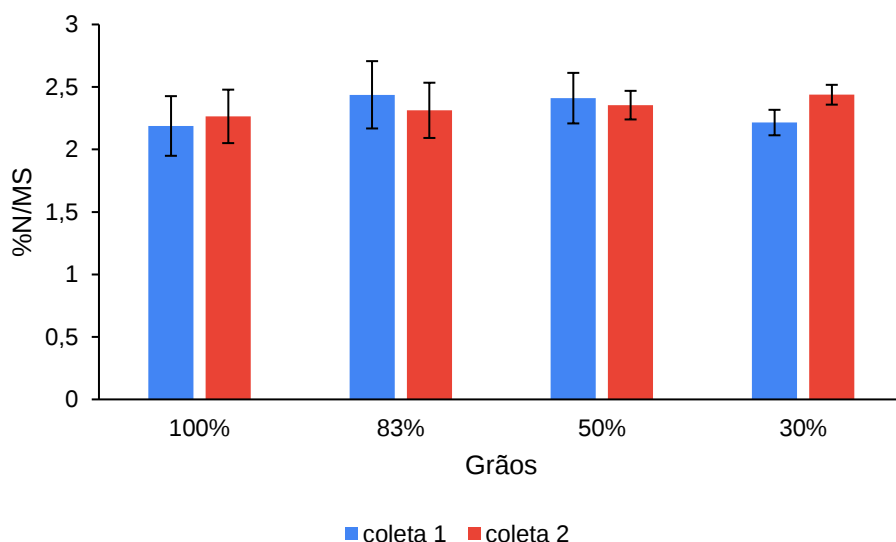


Figura 6: Percentual de nitrogênio em grãos das duas coletas de 2022, do genótipo PF020037, submetida a 4 diferentes níveis de irrigação (100%, 83%, 50% e 30% ETc). Os valores no eixo y representam média e desvio padrão. Não há diferença estatística de acordo com a ANOVA ($p < 0,05$).

7.5 Durante o estresse hídrico os ácidos graxos se acumulam nos grãos

À medida que o estresse hídrico aumenta a abundância de ácidos graxos diminui tanto na folha total como na folha bandeira (figura 7 e 8). Assim como na folha total, os grãos da coleta 1 também não apresentam diferença significativa entre os

tratamentos, ao passo que os da segunda coleta aumentam durante o estresse hídrico (figura 9), além disso, na coleta 2, houve um aumento de ácidos graxos à medida que o estresse hídrico aumenta. Já na folha bandeira (figura 8) há uma diminuição da abundância de ácidos graxos à medida que o déficit hídrico aumenta. Não houve diferença significativa entre os tratamentos nos colmos de ambas as coletas (figura 10), entretanto houve uma diferença estatística entre as coletas no tratamento de 83%.

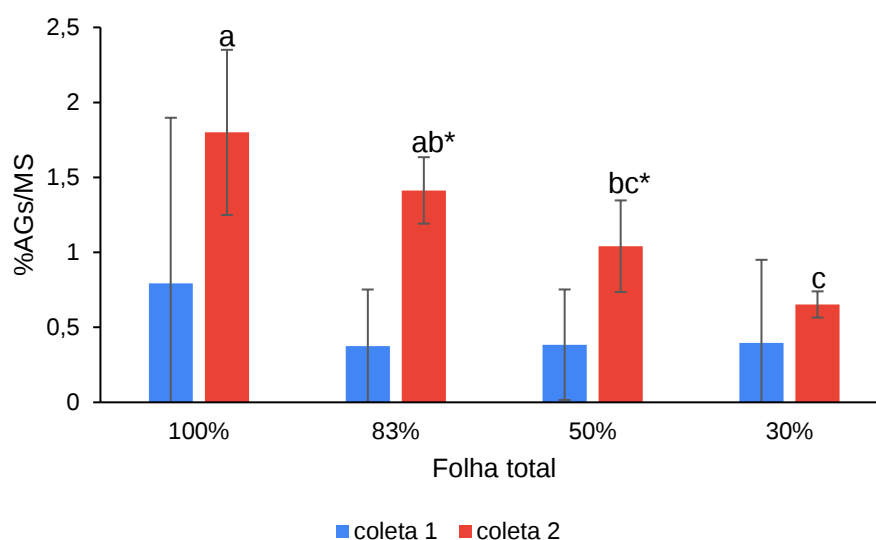


Figura 7: Abundância de ácidos graxos em folha total do genótipo PF020037 submetidas a diferentes níveis de irrigação (100%, 83%, 50% e 30% ETC) em 2022. Valores representam média e desvio padrão. Médias que compartilham a mesma letra não são diferentes de acordo com ANOVA seguido por teste Tukey ($p < 0,05$). Os (*) significam que há diferença entre as coletas de acordo com o teste T ($p < 0,05$).

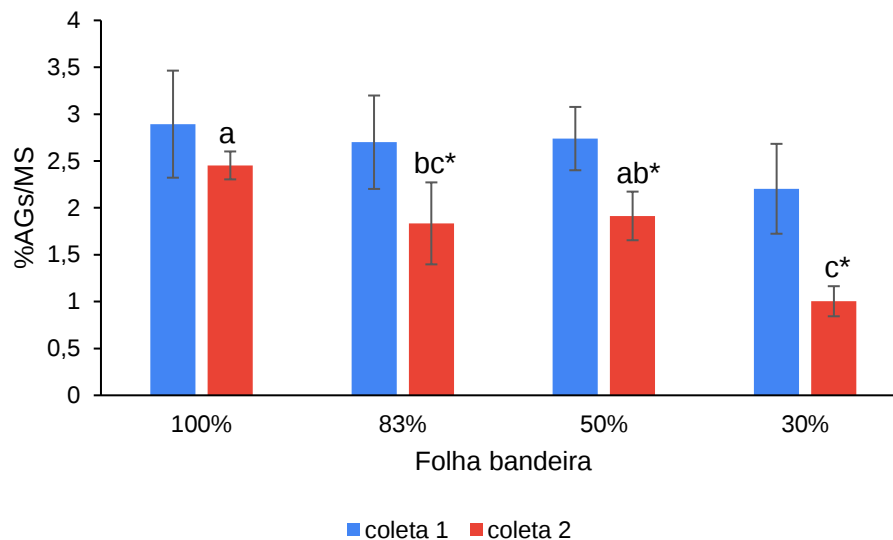


Figura 8: Abundância de ácidos graxos em folha bandeira do genótipo PF020037 submetidas a diferentes níveis de irrigação (100%, 83%, 50% e 30% ETC) em 2022. Valores representam média e desvio padrão. Médias que compartilham a mesma letra não são diferentes de acordo com ANOVA seguido por teste Tukey ($p < 0,05$).

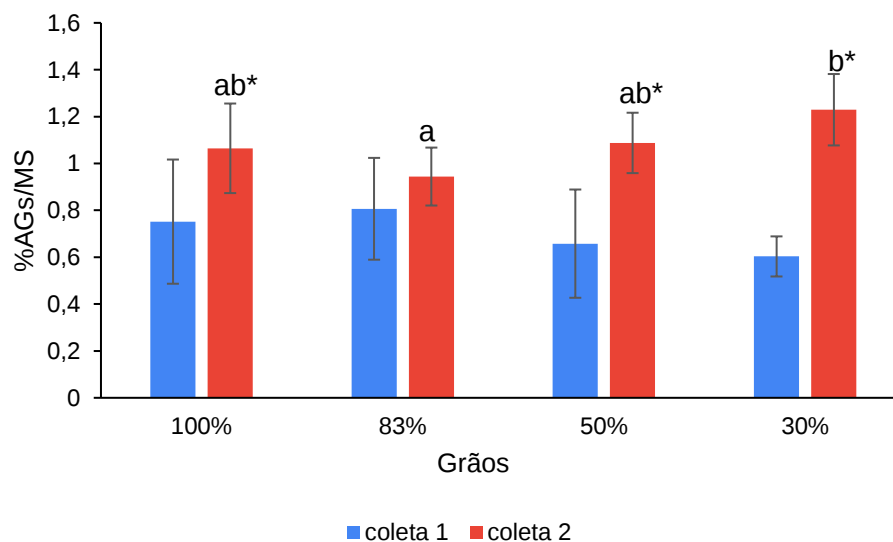


Figura 9: Abundância de ácidos graxos em grãos do genótipo PF020037 submetidas a diferentes níveis de irrigação (100%, 83%, 50% e 30% ETC) em 2022. Valores representam média e desvio padrão. Médias que compartilham a mesma letra não são diferentes de acordo com ANOVA seguido por teste Tukey ($p < 0,05$).

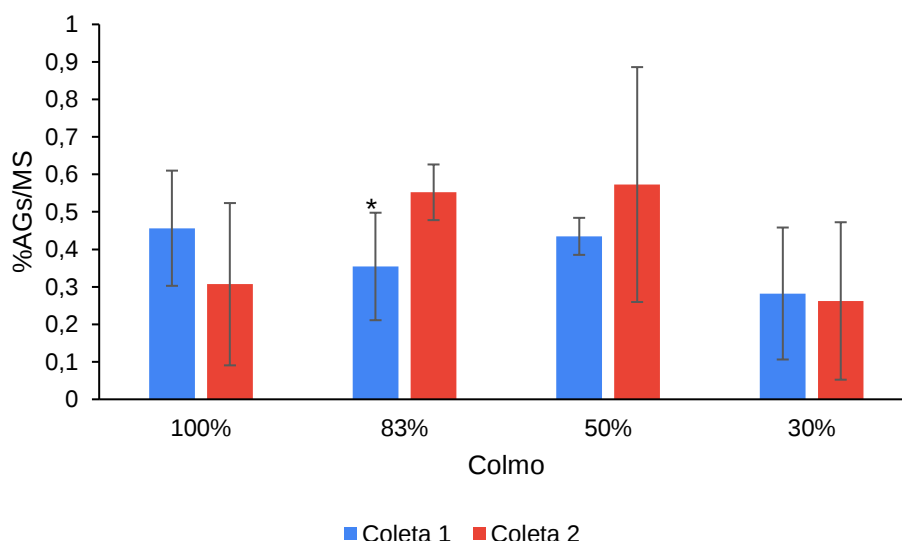


Figura 10: Abundância de ácidos graxos em colmos do genótipo PF020037 submetidas a diferentes níveis de irrigação (100%, 83%, 50% e 30% ETc) em 2022. Valores representam média e desvio padrão. Médias que compartilham a mesma letra não são diferentes de acordo com ANOVA seguido por teste Tukey ($< 0,05$)

Foi encontrado uma diferença significativa na porcentagem de abundância de ácidos graxos em colmo entre as coletas do tratamento de 30% para ácido dodecanoico (C12:0) e myristic acid (C14:0) e no tratamento de 100% para ácido erúcico (C22:1) (tabela 7). Entretanto, não há diferença significativa entre os regimes hídricos em ambas as coletas. Já em folha total (tabela 8), o ácido dodecanoico (C12:0), ácido mirístico, (C14:0), ácido pentadecanoico (C15:0), ácido eicosanoico (C20:0), ácido estearico (C18:0) e ácido beénico (C22:0) aumentou com a diminuição do nível de irrigação na coleta 2, além disso, quase todos os ácidos graxos apresentaram diferença significativa entre as coletas, exceto erucic acid (C22:1). Nos grãos (tabela 9) também houve um aumento dos seguintes ácidos graxos com o aumento do estresse hídrico; ácido estearico (C18:0), ácido oleico (C18:1), ácido linoleico (C18:3) e ácido erucico (C22:1), o contrário acontece com o ácido alfa-linolênico (C18:3) que diminuiu com o aumento do estresse hídrico. Todos esses casos citados para grãos ocorreram somente na coleta 2.

Já em folha bandeira houve uma diferença entre as médias dos tratamentos de ambas as coletas. No geral, o percentual de ácidos graxos da coleta 1 (tabela 10) aumentou à medida que o estresse hídrico aumenta, principalmente no caso do myristic acid (C14:0), ácido pentadecanoico (C15:0) e ácido margárico (C17:0). Na

coleta 2 é possível observar o aumento do percentual do ácido dodecanoico (C12:0), ácido eicosanoico (C20:0) e ácido eicosanoico cis (C20:1) com o aumento do déficit hídrico, no entanto, o inverso ocorreu com methyl stearate (C18:0) e ácido alfa-linolênico (C18:3), pois com a diminuição dos níveis de irrigação ocorreu também a redução destes ácidos graxos.

Tabela 7: Porcentagem da abundância de ácidos graxos nas duas coletas em colmo de trigo do genótipo PF020037 submetido a 4 níveis de irrigação (100%, 83%, 50% e 30% ETc).

	Coleta 1				Coleta 2			
	100%	83%	50%	30%	100%	83%	50%	30%
C12:0	N.D	N.D	N.D	N.D	1,4 ± 1,9	0,3 ± 0,2	0,5 ± 0,2	2,6 ± 3,3
C14:0	1,3 ± 0,3	2,0 ± 0,9	1,4 ± 0,1	1,6 ± 0,6	7,9 ± 10,4	1,2 ± 0,2	1,7 ± 1	8,5 ± 9,1
C16:0	49,0 ± 9,4	56,3 ± 16,6	49,3 ± 2,1*	57,4 ± 13,9	39,6 ± 1,7	40,2 ± 5,8	38,6 ± 4,1*	42, 3 ± 5,6
C17:0	0,2 ± 0,1	0,3 ± 0,1	0,3 ± 0,1	0,3 ± 0,2	N.D	N.D	N.D	N.D
C18:0	3,1 ± 2,5	8,8 ± 2,1	2,8 ± 1,0	3,4 ± 1,6	10,3 ± 13,4	1,8 ± 0,4	2,4 ± 1,4	11,2 ± 12,1
C18:1	2,3 ± 0,5	2,4 ± 0,2	2,6 ± 0,3	2,5 ± 0,3	N.D	N.D	N.D	N.D
C18:2	15,2 ± 3,1	11,6 ± 5,4*	14,60 ± 1,2*	10,2 ± 4,5*	18,4 ± 2,1	19,4 ± 2,6*	19,8 ± 2,2*	25,5 ± 4,1*
C18:3	24,1 ± 7,5*	27,8 ± 23,9	22,7 ± 2,5	17,5 ± 9,2	35,0 ± 2,1*	33,5 ± 4,6	41,8 ± 18,4	51,8 ± 32,1
C20:0	0,9 ± 0,1	1,4 ± 1,1	1,0 ± 0,1	1,1 ± 0,2	4,3 ± 5,5	0,8 ± 0,2	1,1 ± 0,8	5,0 ± 5,5
C20:1	0,7 ± 0,2	0,8 ± 0,3	0,7 ± 0,3	1,3 ± 0,9	N.D	N.D	N.D	N.D
C22:0	2,0 ± 0,3	3,0 ± 2,4	2,0 ± 0,2	1,9 ± 0,5	9,1 ± 11,8	1,7 ± 0,4	2,0 ± 1,5	9,2 ± 10,4
C22:1	1,6 ± 0,3	1,5 ± 0,5	1,6 ± 0,3	1,4 ± 0,3	N.D	N.D	N.D	N.D

Valores representam média e desvio padrão. Médias que compartilham a mesma letra não são diferentes de acordo com teste Tukey ($p < 0,05$). Os (*) significam que há diferença entre as coletas de acordo com o teste T ($p < 0,05$). N.D (Não detectado)

Tabela 8: Porcentagem da abundância de ácidos graxos nas duas coletas em folha total de trigo do genótipo PF020037 submetido a 4 níveis de irrigação (100%, 83%, 50% e 30% ETc).

	Coleta 1				Coleta 2			
	100%	83%	50%	30%	100%	83%	50%	30%
C12:0	3,4 ± 2,3*	3,2 ± 1,8*	3,1 ± 2,7	5,8 ± 1,4*	0,6 ± 0,2 a*	0,6 ± 0,2 a*	1,0 ± 0,3 b	1,7 ± 0,2 c*
C14:0	7,6 ± 5,5*	6,3 ± 3,5*	5,6 ± 4,5	10,3 ± 2,3*	1,0 ± 0,2 a*	1,1 ± 0,3 a*	1,7 ± 0,5 b	2,9 ± 0,2 c*
C14:1	4,8 ± 3,4*	4,5 ± 2,8*	3,1 ± 2,7	4,1 ± 1,0*	0,3 ± 0,0 a*	0,3 ± 0,0 a*	0,3 ± 0,2 b	0,4 ± 0,1 c*
C16:0	N.D	N.D	N.D	N.D	22,5 ± 2,1 a	23,8 ± 1,6 a	29,1 ± 5,2 b	41,1 ± 1,3 c
C18:0	16,3 ± 10,6*	17,3 ± 10,2*	15,4 ± 11,2	21,7 ± 4,7*	2,6 ± 0,7 a*	2,9 ± 0,4 a*	4,0 ± 1,0 a	6,4 ± 0,8 b*
C18:2	N.D	N.D	N.D	N.D	9,4 ± 0,8 a	9,9 ± 1,1 a	10,3 ± 0,8 ab	11,6 ± 1,5 b
C18:3	N.D	N.D	N.D	N.D	58,4 ± 4,8 a	56,1 ± 2,5 ab	47,5 ± 8,8 b	25,1 ± 4,0 c
C20:0	10,9 ± 7,4*	12,1 ± 7,0*	9,0 ± 7,0	14,5 ± 2,6*	1,6 ± 0,4 a*	1,7 ± 0,2 ab*	2,2 ± 0,6 b	3,9 ± 0,3 c*
C22:0	21,6 ± 14,5*	24,3 ± 14,3*	18,0 ± 14,5	26,9 ± 4,6*	2,7 ± 0,6 a*	2,8 ± 0,4 a*	3,4 ± 0,9 a	5,7 ± 0,5 b*
C22:1	2,4 ± 2,0	2,2 ± 1,4	2,2 ± 1,9	4,5 ± 4,1	0,3 ± 0,0	0,3 ± 0,1	0,3 ± 0,1	0,5 ± 0,1

Valores representam média e desvio padrão. Médias que compartilham a mesma letra, nas linhas, não são diferentes de acordo com teste Tukey ($p < 0,05$). Os (*) significam que há diferença entre as coletas de acordo com o teste T ($p < 0,05$). N.D (Não detectado)

Tabela 9: Porcentagem da abundância de ácidos graxos nas duas coletas em grãos de trigo do genótipo PF020037 submetido a 4 níveis de irrigação (100%, 83%, 50% e 30% ETc).

	Coleta 1				Coleta 2			
	100%	83%	50%	30%	100%	83%	50%	30%
C14:0	1,2 ± 0,7	1,0 ± 0,7	1,1 ± 0,4	1,12 ± 0,3*	0,8 ± 0,2	0,7 ± 0,2	0,8 ± 0,1	0,7 ± 0,1
C16:0	57,5 ± 11,3*	51,6 ± 5,53*	58,8 ± 10,1*	52,1 ± 8,4*	35,6 ± 5,8*	34,7 ± 2,3*	34,5 ± 1,5*	33,8 ± 2,2*
C17:0	0,8 ± 0,1	0,2 ± 0,12*	0,2 ± 0,1	0,3 ± 0,1	0,4 ± 0,1	0,4 ± 0,1	0,3 ± 0,0	0,3 ± 0,1
C18:0	2,4 ± 1,3	1,8 ± 1,2	2,3 ± 0,9	2,8 ± 0,4	2,2 ± 0,3	2,2 ± 0,2	2,3 ± 0,2	2,4 ± 0,3
C18:1	7,7 ± 4,1	10,0 ± 5,6	7,9 ± 3,4	5,0 ± 1,4*	5,3 ± 1,4 a	5,6 ± 1,8 a	6,3 ± 1,4 a	10,8 ± 2,3 b
C18:2	25,1 ± 8,7	23,8 ± 7,3	18,4 ± 4,6*	20,9 ± 2,7*	24,6 ± 4,9 a	25,6 ± 3,3 ab	28,2 ± 4,7 ab	32,9 ± 4,9 b
C18:3	9,8 ± 1,6	10,0 ± 4,1*	13,6 ± 8,1	17,3 ± 9,9	28,4 ± 3,5 a	28,0 ± 4,9 a	24,8 ± 4,9 a	15,6 ± 3,6 b
C20:0	1,2 ± 0,3	1,1 ± 0,2	1,1 ± 0,2	1,3 ± 0,3	0,7 ± 0,1	0,7 ± 0,1	0,6 ± 0,0	0,7 ± 0,2
C20:1	0,8 ± 0,2*	0,7 ± 0,2*	0,7 ± 0,2*	0,7 ± 0,2*	0,3 ± 0,1*	0,3 ± 0,0*	0,3 ± 0,0*	0,4 ± 0,1*
C22:0	1,5 ± 0,3*	1,4 ± 0,2*	1,5 ± 0,2*	1,5 ± 0,3*	0,9 ± 0,1	0,9 ± 0,1*	0,8 ± 0,1*	0,7 ± 0,1*
C22:1	1,4 ± 0,3	1,3 ± 0,2	1,4 ± 0,3	1,3 ± 0,5	N.D	N.D	N.D	N.D

Valores representam média e desvio padrão. Médias que compartilham a mesma letra, nas linhas, não são diferentes de acordo teste Tukey ($p < 0,05$). Os (*) significam que há diferença entre as coletas de acordo com o teste T ($p < 0,05$). N.D (Não detectado)

Tabela 10: Porcentagem da abundância de ácidos graxos nas duas coletas em folha bandeira de trigo do genótipo PF020037 submetido a 4 níveis de irrigação (100%, 83%, 50% e 30% ETc).

	Coleta 1				Coleta 2			
	100%	83%	50%	30%	100%	83%	50%	30%
C12:0	0,2 ± 0,0*	0,2 ± 0,1*	0,2 ± 0,0*	0,2 ± 0,1*	0,2 ± 0,0 a	0,2 ± 0,1 a	0,2 ± 0,0 ab	0,2 ± 0,1 b
C14:0	0,4 ± 0,1 a*	0,5 ± 0,1 a*	0,5 ± 0,1 a*	0,8 ± 0,2 b*	0,4 ± 0,1 a	0,5 ± 0,1 a	0,5 ± 0,1 ab	0,8 ± 0,2 b
C14:1	0,2 ± 0,03	0,2 ± 0,1	0,2 ± 0,1	0,2 ± 0,1*	0,2 ± 0,0	0,2 ± 0,1	0,2 ± 0,1	0,2 ± 0,1
C16:0	15,1 ± 0,7*	16,9 ± 1*	17,7 ± 2,2	20,0 ± 2,2	15,1 ± 0,7	16,9 ± 1,0	17,7 ± 2,2	20,0 ± 2,2
C16:1	0,7 ± 0,2	0,7 ± 0,3	0,8 ± 0,3	0,9 ± 0,1	0,7 ± 0,2	0,7 ± 0,3	0,8 ± 0,3	0,9 ± 0,1
C17:0	0,1 ± 0,0 a*	0,2 ± 0,0 a	0,2 ± 0,0 a	0,3 ± 0,1 b	0,1 ± 0,0	0,2 ± 0,0	0,2 ± 0,0	0,3 ± 0,1
C18:0	N.D	N.D	N.D	N.D	1,4 ± 0,3	1,7 ± 0,4	1,9 ± 0,3	2,0 ± 0,3
C18:1	1,1 ± 0,9	1,5 ± 0,8	1,9 ± 1,9	1,3 ± 0,2	1,1 ± 0,9	1,5 ± 0,8	1,9 ± 1,9	1,3 ± 0,2
C18:2	10,0 ± 1,1	10,3 ± 1,4	10,7 ± 1,7	10,6 ± 1,0	10,0 ± 1,1	10,3 ± 1,3	10,7 ± 1,7	10,6 ± 1,0
C18:3	68,0 ± 3,5	65,2 ± 3,2	62,8 ± 5,9	59,8 ± 3,1*	68,0 ± 3,6	65,0 ± 3,2	62,8 ± 5,9	59,8 ± 3,1
C20:0	0,5 ± 0,1	0,5 ± 0,1*	0,6 ± 0,1	0,8 ± 0,1*	0,5 ± 0,1 a	0,5 ± 0,1 a	0,6 ± 0,0 ab	0,8 ± 0,1 b
C20:1	0,4 ± 0,1	0,4 ± 0,1	0,5 ± 0,1	0,6 ± 0,1*	0,4 ± 0,1 a	0,4 ± 0,1 a	0,5 ± 0,1 ab	0,6 ± 0,1 b
C22:0	0,8 ± 0,2	0,8 ± 0,2*	0,9 ± 0,1	1,1 ± 0,1*	0,8 ± 0,2 a	0,8 ± 0,2 a	0,9 ± 0,1 ab	1,1 ± 0,1 b
C22:1	0,8 ± 0,2	0,9 ± 1,9*	0,9 ± 0,1	1,2 ± 0,1*	0,8 ± 0,2	0,9 ± 0,2	0,9 ± 0,1	1,2 ± 0,1

Valores representam média e desvio padrão. Médias que compartilham a mesma letra, nas linhas, não são diferentes de acordo com teste Tukey ($p < 0,05$). Os (*) significam que há diferença entre as coletas de acordo com o teste T ($p < 0,05$). N.D (Não detectado)

6.6 Aminoácidos

Em folha bandeira foram identificados os seguintes aminoácidos: arginina, lisina, glutamina, glicina, treonina, proline+serine (picos sobrepostos), isoleucina, histidina, fenilalanina, glutamato, aspartato, tirosina e triptofano. Somente a histidina

apresentou uma diferença significativa entre os diferentes níveis de irrigação da coleta 2, sendo que o de 50% apresentou a maior porcentagem entre os tratamentos (tabela 11). A tirosina diminuiu entre as coletas nos tratamentos de 100%, 83% e 50%, a glicina também diminuiu entre as coletas de 50%, o contrário acontece com a histidina, ela diminui no de 50%. Já a treonina aumentou entre as coletas nos 4 tratamentos, assim como a treonina que aumentou somente no sob a irrigação de 83%. Não foi possível detectar o glutamato na coleta 2.

Em grãos foram identificados os seguintes aminoácidos: arginina, lisina, isoleucina, leucina, histidina, fenilalanina e glutamato. Com o aumento do estresse, o percentual de histidina também aumentou (tabela 12). Entre as coletas, a lisina diminuiu no tratamento de 100% enquanto a isoleucina aumenta sob o mais irrigado. Já a fenilalanina também aumentou entre as coletas sob os regimes hídricos de 100% e 50%. Enquanto a histidina aumentou somente entre as coletas de 83%. Não foi possível detectar leucina e glutamato na coleta 2.

Em folha total foram identificados os seguintes aminoácidos: arginina, treonina, Pro+Ser, isoleucina, histidina, fenilalanina e triptofano. A treonina diminuiu com o aumento do estresse hídrico (tabela 13). A arginina diminui entre as coletas de menor déficit hídrico, assim como a histidina que também diminuiu entre as coletas de 100% e 50%. Não foi possível detectar Pro+Ser, isoleucina e triptofano na coleta 2.

Tabela 11: Porcentagem da abundância de aminoácidos nas duas coletas em folha bandeira de trigo do genótipo PF020037 submetido a 4 níveis de irrigação (100%, 83%, 50% e 30% ETc).

	Coleta 1				Coleta 2			
	100%	83%	50%	30%	100%	83%	50%	30%
Arg	0,7 ± 0,6	1,0 ± 0,7	1,0 ± 0,7	1,2 ± 0,6	1,3 ± 0,2	1,3 ± 0,7	1,1 ± 0,	1,2 ± 0,6
Lys	0,1 ± 0,1	0,2 ± 0,1	0,1 ± 0,1	0,1 ± 0,2	0,1 ± 0,0	0,2 ± 0,1	0,1 ± 0,1	0,2 ± 0,1
Gln	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,1	0,0 ± 0,0	0,1 ± 0,1	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,1 ± 0,1
Gly	0,1 ± 0,0	0,1 ± 0,0	0,2 ± 0,0*	0,1 ± 0,1	0,1 ± 0,0	0,1 ± 0,0	0,1 ± 0,0*	0,2 ± 0,1
Thr	1,4 ± 1,1*	1,54 ± 1,0*	1,8 ± 0,6*	1,4 ± 1,0*	2,9 ± 1,0*	3,7 ± 1,2*	4,6 ± 1,9*	3,8 ± 1,2*
Pro+Ser	0,3 ± 0,2*	0,3 ± 0,0*	0,4 ± 0,2	0,5 ± 0,4	0,3 ± 0,0	0,4 ± 0,1*	0,6 ± 0,1	0,7 ± 0,6
Ile	0,1 ± 0,1	0,1 ± 0,1	0,1 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,1 ± 0,1	0,1 ± 0,1	0,1 ± 0,0	0,1 ± 0,1
His	0,1 ± 0,1	0,1 ± 0,1	0,0 ± 0,0*	0,1 ± 0,1	0,1 ± 0,0 a	0,1 ± 0,1 ab	0,2 ± 0,2 b*	0,2 ± 0,1 ab
Phe	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,1 ± 0,1	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,1 ± 0,1
Glu	0,2 ± 0,0	0,3 ± 0,1	0,2 ± 0,2	0,1 ± 0,0	N.D	N.D	N.D	N.D
Asp	0,1 ± 0,0	0,1 ± 0,0	0,2 ± 0,2	0,1 ± 0,0	0,1 ± 0,0	0,2 ± 0,1	0,1 ± 0,0	0,1 ± 0,1
Tyr	0,9 ± 0,2*	0,7 ± 0,3*	0,8 ± 0,3*	19,0 ± 27,3	0,0 ± 0,0*	0,0 ± 0,0*	0,0 ± 0,0*	0,0 ± 0,0
Trp	0,0 ± 0,0	0,3 ± 0,3	0,0 ± 0,0	0,1 ± 0,3	0,4 ± 0,4	0,4 ± 0,4	0,2 ± 0,3	0,0 ± 0,0

Valores representam média e desvio padrão. Médias que compartilham a mesma letra, nas linhas, não são diferentes de acordo com teste Tukey ($p < 0,05$). Os (*) significam que há diferença entre as coletas de acordo com o teste T ($p < 0,05$). N.D (Não detectado)

Tabela 12: Porcentagem da abundância de aminoácidos nas duas coletas em grãos de trigo do genótipo PF020037 submetido a 4 níveis de irrigação (100%, 83%, 50% e 30% ETc).

	Coleta 1				Coleta 2			
	100%	83%	50%	30%	100%	83%	50%	30%
Arg	1,9 ± 0,7	1,8 ± 0,6	1,3 ± 0,5	1,6 ± 0,6	1,6 ± 1,1	2,3 ± 0,6	1,3 ± 1,1	1,6 ± 0,9
Lys	0,2 ± 0,1*	0,2 ± 0,1	0,1 ± 0,0	0,2 ± 0,7	0,1 ± 0,0*	0,1 ± 0,1	0,1 ± 0,2	0,1 ± 0,1
Ile	0,1 ± 0,0*	0,2 ± 0,1	0,2 ± 0,1	0,2 ± 0,1	0,3 ± 0,1*	0,2 ± 0,1	0,2 ± 0,1	0,2 ± 0,1
Leu	0,1 ± 0,0	0,1 ± 0,1	0,1 ± 0,0	0,1 ± 0,1	N.D	N.D	N.D	N.D
His	1,2 ± 2,0	0,1 ± 0,1*	0,2 ± 0,2	1,4 ± 2,6	0,2 ± 0,2a	0,4 ± 0,1 ab*	0,5 ± 0,3 ab	0,7 ± 0,2b
Phe	0,2 ± 0,1*	0,3 ± 0,1	0,2 ± 0,2*	0,2 ± 0,2	0,5 ± 0,1*	0,6 ± 0,3	0,6 ± 0,3*	0,3 ± 0,3
Glu	0,1 ± 0,0	0,1 ± 0,0	0,1 ± 0,0	0,2 ± 0,1	N.D	N.D	N.D	N.D

Valores representam média e desvio padrão. Médias que compartilham a mesma letra, nas linhas, não são diferentes de acordo com teste Tukey ($p < 0,05$). Os (*) significam que há diferença entre as coletas de acordo com o teste T ($p < 0,05$). N.D (Não detectado)

Tabela 13: Porcentagem da abundância de aminoácidos nas duas coletas em folha total de trigo do genótipo PF020037 submetido a 4 níveis de irrigação (100%, 83%, 50% e 30% ETc).

	Coleta 1				Coleta 2			
	100%	83%	50%	30%	100%	83%	50%	30%
Arg	0,7 ± 0,1*	0,5 ± 0,2	0,4 ± 0,3	0,7 ± 0,4	0,2 ± 0,0*	0,7 ± 0,1	0,5 ± 0,2	0,7 ± 0,4
Thr	1,2 ± 0,9	1,4 ± 0,5	1,6 ± 0,5	1,9 ± 0,7	1,5 ± 0,5 a	1,3 ± 0,2 a	1,0 ± 0,3 a	0,6 ± 0,3 b
Pro+Ser	0,2 ± 0,1	0,4 ± 0,5	0,7 ± 1,2	0,1 ± 0,1	N.D	N.D	N.D	N.D
Ile	0,1 ± 0,0	0,1 ± 0,0	0,1 ± 0,0	0,1 ± 0,0	N.D	N.D	N.D	N.D
His	0,3 ± 0,2*	0,5 ± 0,3*	0,3 ± 0,4*	0,4 ± 0,4	0,2 ± 0,1*	0,8 ± 0,5*	0,2 ± 0,1*	0,3 ± 0,1
Phe	0,2 ± 0,1	0,2 ± 0,1	0,2 ± 0,1	0,3 ± 0,2	0,1 ± 0,0	0,2 ± 0,0	0,2 ± 0,0	0,2 ± 0,1
Trp	0,6 ± 0,2	0,7 ± 0,1	1,0 ± 0,4	0,3 ± 0,4	N.D	N.D	N.D	N.D

Valores representam média e desvio padrão. Médias que compartilham a mesma letra, nas linhas, não são diferentes de acordo com teste Tukey ($p < 0,05$). Os (*) significam que há diferença entre as coletas de acordo com o teste T ($p < 0,05$). N.D (Não detectado)

6.7 A taxa fotossintética diminui com o aumento do estresse hídrico

De acordo com as tabelas 14 e 15 a fotossíntese apresentou uma diferença significativa entre os grupos, principalmente o tratamento de menor nível de irrigação, pois na fase de alongação ele já apresentava maior estresse em relação ao trigo dos outros tratamentos. Apesar de não haver muita alteração entre as duas primeiras análises, na terceira análise, as plantas submetidas ao tratamento mais estressado (30% ETc), praticamente, já não tinham trocas gasosas. A condutância estomática (g_s) tende a diminuir no tratamento menos irrigado (tabelas 15 e 16). Dessa forma, foi constatado uma redução da EUA (Eficiência do Uso da Água) em condições de estresse hídrico.

Tabela 14: Perfilhamento. Avaliação de trocas gasosas do genótipo PF020037 na fase de perfilhamento, submetido a 4 níveis de irrigação (100%, 83%, 50% e 30% ETc).

	100%	83%	50%	30%
Fotossíntese (A) ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	23,7 $\pm$ 4,9 ab	26,1 $\pm$ 2,9 a	23,4 $\pm$ 6,0 ab	16,4 $\pm$ 8,2 b
Condutância (g_s) ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	0,2 $\pm$ 0,1 ab	0,3 $\pm$ 0,1 a	0,3 $\pm$ 0,1 a	0,1 $\pm$ 0,0 b
Ci ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$)	315,9 $\pm$ 79,4	394,1 $\pm$ 130,9	434,2 $\pm$ 124,9	N.D
Transpiração (E) ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	6,5 $\pm$ 1,5 ab	7,9 $\pm$ 1,3 a	7,6 $\pm$ 1,5 a	4,9 $\pm$ 1,7 b
Ci_Pa	28,7 $\pm$ 7,2	35,8 $\pm$ 11,9	39,4 $\pm$ 11,3	25,2 $\pm$ 35,3
Ci/Ca	0,8 $\pm$ 0,2	1,0 $\pm$ 0,3	1,1 $\pm$ 0,3	0,7 $\pm$ 1,0

Valores representam média e desvio padrão. Médias que compartilham a mesma letra, na linha, não são diferentes de acordo com o teste Tukey ($p < 0,05$). N.D: não detectado.

Tabela 15: Elongação Avaliação de trocas gasosas do genótipo PF020037 na fase de elongação, submetido a 4 níveis de irrigação (100%, 83%, 50% e 30% ETc).

	100%	83%	50%	30%
Fotossíntese (A) ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	21,6 $\pm$ 2,8 a	21,4 $\pm$ 3,9 a	20,9 $\pm$ 3,9 a	13,9 $\pm$ 2,7 b
Condutância (g_s) ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	0,3 $\pm$ 0,1 a	0,3 $\pm$ 0,1 a	0,3 $\pm$ 0,1 a	0,1 $\pm$ 0,0 b
Ci ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$)	467,9 $\pm$ 73,2	436,9 $\pm$ 68,9	485,8 $\pm$ 50,8	445,7 $\pm$ 121,1
Transpiração (E) ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	5,5 $\pm$ 1,1 a	5,2 $\pm$ 1,5 a	5,1 $\pm$ 1,9 a	2,4 $\pm$ 0,9 b
Ci_Pa	41,6 $\pm$ 6,7	41,0 $\pm$ 6,3	44,3 $\pm$ 4,6	40,8 $\pm$ 11,0
Ci/Ca	1,2 $\pm$ 1,9	1,1 $\pm$ 0,2	1,3 $\pm$ 0,1	1,1 $\pm$ 0,3

Valores representam média e desvio padrão. Médias que compartilham a mesma letra, nas linhas, não são diferentes de acordo com o teste Tukey ($p < 0,05$).

Tabela 16: Florescimento. Avaliação de trocas gasosas do genótipo PF020037 na fase de florescimento, submetido a 4 níveis de irrigação (100%, 83%, 50% e 30% ETc).

	100%	83%	50%	30%
Fotossíntese (A) ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	$0,1 \pm 0,0$	$0,1 \pm 0,0$	$0,1 \pm 0,0$	$0,1 \pm 0,1$
Condutância (gs) ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	$0,2 \pm 0,1$	$0,2 \pm 0,1$	$0,1 \pm 0,1$	$0,1 \pm 0,1$
Ci ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$)	$304,6 \pm 57,4$	$277,0 \pm 46,7$	$263,7 \pm 113,3$	$289,2 \pm 158,3$
Transpiração (E) ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	$5,3 \pm 2,2$	$4,9 \pm 1,9$	$4,1 \pm 2,6$	$3,4 \pm 2,9$
Ci_Pa	$52,9 \pm 9,3 \text{ a}$	$46,1 \pm 7,1 \text{ a}$	$53,1 \pm 6,6 \text{ ab}$	$62,5 \pm 6,1 \text{ b}$
Ci/Ca	$1,5 \pm 0,2 \text{ ab}$	$1,3 \pm 0,2 \text{ a}$	$1,5 \pm 0,2 \text{ ab}$	$1,7 \pm 0,2 \text{ b}$

Valores representam média e desvio padrão. Médias que compartilham a mesma letra, nas linhas, não são diferentes de acordo com o teste Tukey ($p < 0,05$).

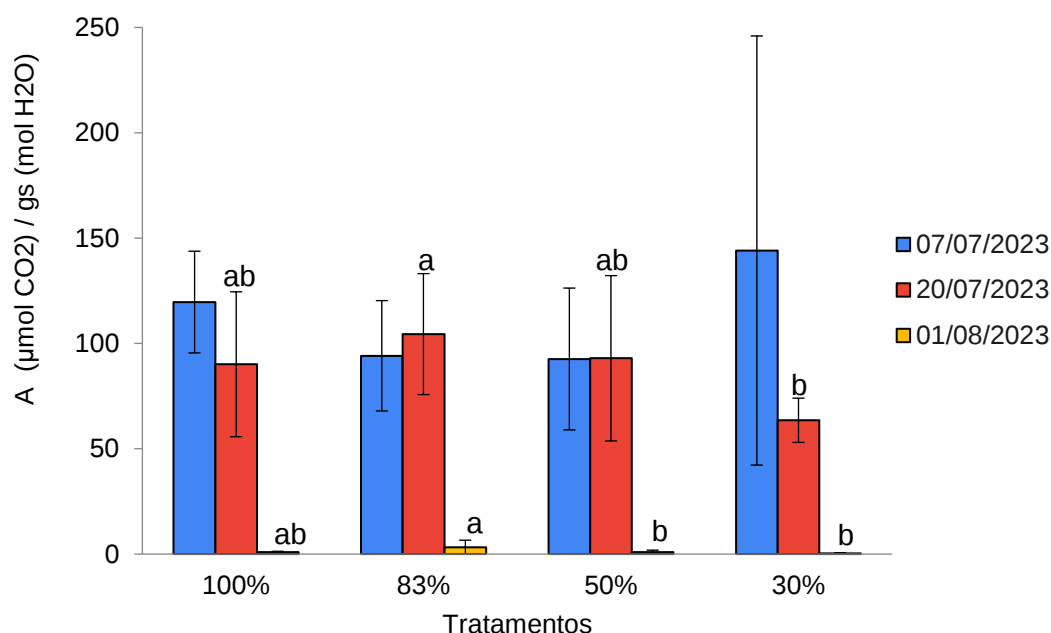


Figura 11: Eficiência intrínseca do uso da água (EIUA) do genótipo PF020037 submetida a diferentes níveis de irrigação em 2023 (100, 83, 50 e 30% de reposição da ETc). Valores representam média e desvio padrão. Médias que compartilham a mesma letra não são diferentes de acordo com o teste Tukey ($p < 0,05$).

7. Discussão

7.1 A redução da fotossíntese afeta o crescimento e o desenvolvimento da planta

Quando a planta está sob déficit hídrico, um dos mecanismos para escapar dessa situação é diminuir a área foliar (Hu, 2015). Apesar de afetar o desenvolvimento e o crescimento da planta, isso ajuda ela a tolerar o estresse por mais tempo, já que a planta vive um dilema de abrir os estômatos para o CO_2 entrar e também de fechar os estômatos para evitar a perda de água.

Somente as folhas da segunda coleta apresentaram diferença significativa entre os tratamentos (tabela 1), ou seja, com o aumento do estresse hídrico há também uma diminuição da massa seca das folhas do trigo. Um estudo parecido, feito com trigo de inverno, observou maior biomassa do trigo nos tratamentos de menor estresse o que foi justificado pelo fato de que as plantas que sofrem maior estresse tiveram a fotossíntese reduzida devido ao menor desenvolvimento das folhas o que afetou a biomassa e a altura da planta (Zhao, 2020). A redução observada na folha total da coleta 2 de 2022 pode ser explicada devido ao fato de que as plantas ficaram sob a irrigação de 30% da ET_c fixaram menos carbono por fotossíntese, o que reduziu o crescimento foliar, junto com o fato que a falta de água reduz a expansão celular. Um outro estudo, também feito com trigo, obteve esse mesmo resultado de redução da área foliar em situação de déficit hídrico, devido a diminuição da A e da g_s (Hu, 2015).

A fotossíntese também foi reduzida nas plantas submetidas a maior déficit hídrico (tabela 14, 15 e 16) em 2023, pois o estresse hídrico causa redução da concentração intracelular de CO_2 (C_i), limitando a fotossíntese, devido à restrição estomática (Hura, 2007). Já em um estudo feito com feijão de corda observou-se um aumento de C_i em condições de seca, além disso, a taxa de transpiração (E) foi reduzida nessas condições (Anyia e Herzog, 2004), assim como em um outro estudo feito com trigo de inverno (Van Den Boogaard, 1997). No presente estudo também foi observado uma diminuição da E principalmente durante os estágios de alongação e florescimento (tabela 15 e 16). Bello (2022) estudando cevada observou que as plantas que eram mais irrigadas durante a fase do perfilhamento eram maiores do que as que foram pouco irrigadas. Isso também ocorreu nos grãos, onde os grãos de

plantas que foram submetidos ao estresse hídrico durante a antese tinham menor massa do que os grãos de plantas que foram mais irrigados.

A condutância estomática (g_s) também diminuiu durante o estresse hídrico, sendo que na fase de alongação houve uma diferença significativa do tratamento mais estressado com os demais (tabela 15). Outros estudos relataram os mesmos efeitos de redução de g_s em condições de seca (Van Den Boogaard (1997); Gulias (2012); Zhao (2020); Anyia e Herzog (2004)).

A eficiência intrínseca do uso da água (EIUA) diminuiu drasticamente no estágio de florescimento (figura 11), pois a EIUA está relacionada com a capacidade da planta limitar a perda de água através do fechamento dos estômatos, além de ser influenciada pela quantidade de água no solo (Zhao, 2020). Um estudo feito com trigo de inverno mostrou um resultado diferente, eles observaram que a EUA foi maior na planta mais estressada do que na mais irrigada e a que teve o melhor WUE foi a do estresse moderado (Hu, 2015). Estas plantas tinham menor transpiração (E) e maior capacidade de acessar a água do solo, pois tinham a raiz mais robusta do que as dos outros tratamentos.

7.2 Os carboidratos são fontes carbono sob estresse hídrico

O metabolismo de carboidratos desempenha um papel importante para o ajuste osmótico, pois além de ser um esqueleto de carbono atuando na produção e na manutenção de energia para as células, os carboidratos também regulam o crescimento, o desenvolvimento das plantas e a respostas ao estresse (Keunen, 2013).

Durante o déficit hídrico, o amido se acumula no colmo (tabela 2). Entretanto, há um estudo que mediu a quantidade de amido no colmo do trigo por 35 dias antes da antese e constatou baixos níveis de amido, cerca de 0,4%, que não se alteram ao longo do tempo (Sild, 1999).

Nos diferentes órgãos do trigo foram identificadas glicose, frutose, sacarose, estaquiose e rafinose, sendo que este último em baixas quantidades, pois já é de conhecimento geral que, a rafinose é praticamente ausente nos grãos de cereais (McIntyre et al., 2012; Van den Ende, 2013). Para produzir as reservas do grão em situação de déficit hídrico ocorre a remobilização de carboidratos e assimilação de fotossintatos em genótipos tolerantes à seca (Fahad, 2017).

Na tabela 3 a quantidade de glicose e frutose diminui à medida que o estresse hídrico aumenta na coleta 2, e o contrário acontece com a sacarose nos grãos na coleta 1, isto é, a sacarose aumentou com o aumento do estresse hídrico. A sacarose é o principal fotoassimilado sendo produzido principalmente nos tecidos fotossintetizantes e é translocado para estocagem via floema antes da senescência foliar (Troncoso-Ponce, 2013). Apesar de não apresentar diferença significativa entre os regimes hídricos no colmo (tabela 4), é possível observar que há uma abundância maior de carboidratos neste órgão, principalmente sob condições de déficit hídrico, pois esses carboidratos servem como fonte de carbono para o enchimento dos grãos durante o estresse hídrico (Yang, 2007).

Contudo, há um estudo que afirma que não há relação entre o rendimento dos grãos e a mobilização de reservas a partir do colmo, já que este órgão seria sensível às condições ambientais (Evans e Wardlaw, 1996). Porém, o que foi observado neste presente estudo é que durante o estresse hídrico há um acúmulo de frutose e glicose nos grãos que pode ter sido remobilizado a partir dos carboidratos presente no colmo, uma vez que a fotossíntese na folha bandeira fica comprometida. Além disso, há um outro estudo que relata que o colmo é, sim, a principal fonte de carbono para o enchimento de grãos em situação de estresse hídrico (Schnyder, 1993).

Não é somente o colmo que atua como fonte de carbono para os grãos, as folhas também remobilizam os seus nutrientes para o acúmulo de reservas durante a senescência. A figura 2 mostra que durante o estresse hídrico ocorre o aumento da porcentagem de carbono presente nas folhas, principalmente no tratamento de 30% (mais estressado). O contrário acontece com o nitrogênio (figura 4 e 5), que apresentou uma redução nas folhas e nos caules, sendo que em folha total houve uma diferença significativa entre os dois últimos tratamentos das duas coletas (figura 4), e o outro também teve uma diferença significativa dos dois últimos tratamentos, porém somente na coleta 1 (figura 5). Essa redução de nitrogênio durante o estresse hídrico ocorre devido a um menor nível de Rubisco, consequentemente, diminui a assimilação de carbono (Makino, 2011). Durante a senescência induzida pelo estresse hídrico, ocorre a degradação de clorofilas e proteínas e a remobilização de nitrogênio para os grãos na forma de aminoácidos.

7.3 A taxa fotossintética é reduzida devido aos danos dos AGs de membranas

Os ácidos graxos (AGs) compõem os lipídeos da membrana, sendo o C18:3 um dos principais deles, quaisquer alterações nos níveis desses AGs polinsaturados afeta a fluidez da membrana (Wang, 2010; Zhang, 2005). A inserção de AGs insaturados na membrana promove estabilidade fotossintética, assim como o crescimento e o desenvolvimento da planta (Falcone, 2004).

É possível observar na tabela 11, 12 e 13 que a taxa fotossintética diminui com o tempo e com o aumento do déficit hídrico. E isto pode estar relacionado com os danos da membrana dos tilacóides causados por esse estresse hídrico. Um estudo feito com trigo testou os efeitos de alta temperatura durante a antese e o estágio de enchimento de grãos. Eles mostraram que essas plantas submetidas a altas temperaturas tiveram danos na membrana dos tilacóides o que aumentou o ROS (espécies reativas de oxigênio) e diminuiu o NADPH, que consequentemente afetou a fixação de carbono o que levou a uma taxa fotossintética reduzida (Djanaguiraman, 2020). Além disso, eles observaram que em altas temperaturas há uma prevalência maior de AGs saturados do que os AGs insaturados.

Os AGs em grãos aumentaram durante o estresse hídrico (figura 10), entretanto a porcentagem de AGs em folha total e folha bandeira (figura 8 e 9) foi maior no tratamento mais irrigado. Contudo estes órgãos apresentaram maior porcentagem de AGs saturados como ácido eicosanóico e methyl stearate em condições de maior déficit hídrico (tabela 8 e 10). Um estudo feito com gergelim também apresentou maior porcentagem de AGs no mais irrigado, sendo que os AGs saturados são mais presentes no tratamento de maior estresse hídrico (Gholinezhad, 2021). Estudos realizados com canola também mostraram que os AGs saturados são mais abundantes sob o estresse hídrico e os AGs insaturados possuem uma abundância maior quando estão sob o tratamento mais irrigado, isso ocorre pois sob o estresse hídrico os AGs insaturados tendem a ser degradado primeiro (Moghadam, 2011; Troncoso-Ponce, 2013).

7.4 Assim como os carboidratos, os aminoácidos atuam contra o déficit hídrico

Os aminoácidos costumam ter efeitos positivos no crescimento da planta atuando como mitigador de estresses abióticos, inclusive em situações de déficit hídrico (Kowvalczyk e Zielony, 2008). Eles são osmólitos que se acumulam no interior

da célula ajudando-a a manter a sua turgidez e assim tornando essa planta tolerante ao estresse hídrico (Ibraim, 2001; Navari-Izzo, 1990). Tanto os aminoácidos como os carboidratos são compostos que se acumulam durante o déficit hídrico (Bhuto, 2023). Neste estudo foi mostrado que a sacarose (tabela 3) e a histidina (tabela 12) acumulam no grão durante o estresse hídrico, e esse ajuste osmótico ajuda a manter a função celular sob o déficit hídrico (Templer, 2017).

Um estudo feito com trigo de pão mostrou que sob o estresse hídrico e salínico ocorre um acúmulo de alguns aminoácidos como prolina, lisina, ácido glutâmico, glutamina e histidina (Bhuto, 2023). Entretanto, neste estudo somente a histidina aumentou sob o estresse hídrico (tabela 11 e 12), apesar de que houve um aumento de Pro+Ser entre as coletas de 83% (tabela 11). O aumento de histidina pode estar relacionado com o processo de tolerância à seca (Itam, 2020), assim como acontece com a prolina. Já que a prolina é um aminoácido que é sintetizado, também, em situação de estresse, pois ele age na defesa antioxidante e na sinalização molecular (Hayat, 2012). Além disso, em situação de estresse, a planta acumula prolina para ajudar a manter o balanço osmótico com o intuito de evitar o extravasamento de eletrólitos (Delauney, 1993).

8. Conclusão

A redução da disponibilidade hídrica (ou o estresse hídrico) afetou negativamente a taxa fotossintética, a transpiração, a condutância estomática e a EUA (intrínseca e instantânea). Além disso, resultou na aceleração da senescência conforme indicado pelo aumento de amido no colmo e de carbono nas folhas e diminuição de nitrogênio nas folhas e no colmo, assim como a redução de AGs nas folhas e no colmo. Apesar de haver uma redução de glicose e frutose em grãos, houve um aumento de AGs que sugere alterações no estágio de enchimento de grãos em plantas sob estresse hídrico. Essas alterações metabólicas, provavelmente, são associadas com a diminuição do rendimento de grãos por consequência do estresse hídrico. Os dados obtidos nesse estudo serão usados para construir um modelo metabólico em escala genômica para futuras análises *in silico*.

9. Plano de publicação

A partir dos resultados obtidos pretendemos submeter um artigo intitulado “Analysis of metabolic reserves of wheat (*Triticum aestivum*, L) under water deficit stress” para a revista: Theoretical and Experimental Plant Physiology.

10. Bibliografia

Ahmed, HGMuhu-Din; Zeng, Y; Yang, X; Anwaar, HA; Mansha, MZ; Hanif, ChMS; Ikram, K; Ullah, A; Alghanem, SS (2020) Conferring drought-tolerant wheat genotypes through morpho-physiological and chlorophyll indices at seedling stage. Saudi Journal of Biological Sciences, p. 2116-2123

Amaral, LIV; Gaspar, M; Costa, PMF; Aidar, MPM; Buckeridge, MS. (2007) Novo método enzimático rápido e sensível de extração e dosagem de amido em materiais vegetais. Hoehnea, p. 425-431.

Andersen, MN; Asch, F; Wu, Y; Jensen, CR; Næsted, H; Mogensen, VO (2002). Soluble invertase expression is an early target of drought stress during the critical, abortion-sensitive phase of young ovary development in maize Plant Physiol.p 591–604

Anyia AO; Herzog, H. (2004). Water-use efficiency, leaf area and leaf gas exchange of cowpeas under mid-season drought. **European Journal of Agronomy.**

Anwaar, HA; Perveen, R; Mansha, MZ; Abid, M; Sarwar, ZM; Aatif, HM; Umar, UUD; Sajid, M; Aslam, HM; Alam, MM (2020) Assessment of grain yield indices in response to drought stress in wheat (*Triticum aestivum* L.). Saudi Journal Of Biological Sciences, p. 1818-1823

Assad, ED; Vctoria, DC; Cuadra, SV; Puglierio, VS; Zanetti, MR (2020) Efeito das mudanças climáticas na agricultura do Cerrado, p 213227

Baptista, JM; et al. (2001) Programa nacional para o uso eficiente da água. Lisboa: Instituto Superior de Agronomia, p. 212

Bello, ZA; Van Rensburg, LD.; Dlamini, P; Tfwala, CM.; Tesfuhuney, We. (2022) Characterisation and Effects of Different Levels of Water Stress at Different Growth Stages in Malt Barley under Water-Limited Conditions. p. 578

Berganaschi, H. et al. (2006) Déficit hídrico e produtividade na cultura do milho. Pesquisa Agropecuária Brasileira, p. 243-249.

Boogaard, RVD; Alewijnse D; Alewijnse EJ; Lambers H. (1997) Growth and water-use efficiency of 10 Triticum aestivum genótipos at different water availability in relation to allocation of biomass. Plant, Cell & Environment. v. 20, p 200-210.

Carlesso, R. (1995) Absorção de água pelas plantas: água disponível versus extraível e a produtividade das culturas. Ciência Rural, p.183-188.

Daryanto, S; Wang, L; Jacinthe, PA (2016) Global Synthesis of Drought Effects on Maize and Wheat Production. Plos One

Delauney AJ; Verma DPS. (1993) Proline biosynthesis and osmoregulation in plants. The Plant Journal, p 215-223.

Djanaguiraman, M., Narayanan, S., Erdayani, E. et al. (2020) Effects of high temperature stress during anthesis and grain filling periods on photosynthesis, lipids and grain yield in wheat. BMC Plant Biol 20, 268.

Ende, WVD. (2013) Multifunctional fructans and raffinose family oligosaccharides. Frontiers In Plant Science, p. 1-11

Evans, LT; Wardlaw IF. (1996) Wheat in Photoassimilate Distribution in Plants and Crops: Source-Sink Relationships, p. 501–518.

Fadoul HE; Rivas FJM; Neumann K; Balazadeh S; Fernie AR; Alseekh S. (2021) Comparative molecular and metabolic profiling of two contrasting wheat genótipos under drought stress. International Journal of Molecular Science, p 13287

Fahad, S; Bajwa, AA; Nazir, U; Anjum, SA; Farooq, A; Zohaib, A; Sadia, S; Nasim, W; Adkins, S; Saud, S; Ihsan, M Z; Alharby, H; Wu, C; Wang, D; Huang, J. (2017) Crop Production under Drought and Heat Stress: Plant Responses and Management Options. Frontiers in Plant Science, p. 1-17.

Falcone, DL; Ogas, JP; Somerville, CR. (2004) Regulation of membrane fatty acid composition by temperature in mutants of Arabidopsis with alterations in membrane lipid composition, p. 4-17.

Farooq, M; Hussain, M; Siddique, Kadambot, HM. (2014) Drought Stress in Wheat during Flowering and Grain-filling Periods. Critical Reviews in Plant Sciences, p. 331-349.

Farooq, M; Wahid, A; Kobayashi, N; Fujita, D; Basra, SMA. (2009) Plant drought stress: effects, mechanisms and management. Agronomy For Sustainable Development, p. 185-212.

Gholinezhad, E; Darvishzadeh, R. (2021) Influence of arbuscular mycorrhiza fungi and drought stress on fatty acids profile of sesame (*Sesamum indicum* L.). Field Crops Research, p.108035.

Ghosh, A; Agarwal, M; Agarwal, SB. (2020) Effect of water deficit stress on an Indian wheat genótipo (*Triticum aestivum* L. HD 2967) under ambient and elevated level of ozone. Science Of the Total Environment, p. 136837.

Gulías, J; Seddaiu, G; Cifre, J; Salis, M; Ledda, L. (2012) Leaf and Plant Water Use Efficiency in Cocksfoot and Tall Fescue Accessions under Differing Soil Water Availability. Crop Science, p. 2321-2331.

Grover, A; Kapoor, A; Lakshmi, OS; Agarwal, S; Sahi, C; Katyar-Agarwal, S. Agarwal, M; Dubey, H. (2001) Understanding molecular alphabets of the plant abiotic stress responses. Current Science, p. 206 – 216.

Hanks RJ; Keller J; Rasmussen VP; Wilson GD (1976), Line Source Sprinkler for Continuous Variable Irrigation-crop Production Studies. Soil Science Society of America Journal, p. 426-429.

Hayat, S; Hayat, Q; Alyemeni, MN; Wani, AS; Pichtel, J; Ahmad, A. (2012) Role of proline under changing environments. *Plant Signaling & Behavior*, p. 1456-1466.

Hu, M; Shi, Z; Xu, P; Li, H; Zhang, Z. (2015) Wheat acclimate to water deficit by modifying carbohydrates metabolism, water use efficiency, and growth. *Brazilian Journal of Botany*, p. 505-515

Hura, T; Hura, K; Grzesiak, M; Rzepka, A. (2007) Effect of long-term drought stress on leaf gas exchange and fluorescence parameters in C3 and C4 plants. *Acta Physiologiae Plantarum*, p. 103-113

Itam, M; Mega, R; Tadano, S. (2020) Metabolic and physiological responses to progressive drought stress in bread wheat. *Sci Rep* 10, 17189

Joshi, R; Wani, SH; Singh, B; Bohra, A; Dar, ZA; Lone, AA; Pareek, A; Singla-Pareek, S.L. (2016) Transcription factors and plants response to drought stress: Current understanding and future directions. *Frontiers in Plant Science*, p.1029.

Kaiser, W. M. (1979) Reversible inhibition of the Calvin cycle and activation of oxidative pentose phosphate cycle in isolated intact chloroplasts by hydrogen peroxide. *Planta*, p.377-382.

Keunen E; Peshev D; Vangronsveld J; Ende WVD; Cuypers A. (2013) Plant sugars are crucial players in the oxidative challenge during abiotic stress: extending the traditional concept. *Plant, Cell Environ* p. 1242-1255

Koch, G; Rolland, G; Dautat, M; Bédier, A; Baldazzi, V.; Bertin, N; Guédon, Y; Granier, C. (2019) Leaf production and expansion: A generalized response to drought stresses from cells to whole leaf biomass—a case study in the tomato compound leaf. *Plants*, p.409

Levy, A; Feldman, M. (2022) Evolution and origin of bread wheat. *The Plant Cell*, p. 2549-2567.

Li, TH; Li, SH. (2005) Leaf responses of micropropagated apple plants to water stress: nonstructural carbohydrate composition and regulatory role of metabolic enzymes. *Tree Physiology*, p.495-504.

Lim PO; Kim HJ; Nam HG. (2007). Leaf Senescence. *Annual. Review of Plant Biology*, p 115-136.

Masclaux C; Valadier MH; Brugiere N; Morot-Gaudry JF; Hirel B. (2000). Characterization of the sink/source transition in tobacco (*Nicotiana tabacum* L) shoots in relation to nitrogen management and leaf senescence. *Plant*, p 510-518.

Majid, SA; Majid M; Asghar R; Murtaza G (2007) Yield stability analysis conferring adaptation of wheat to pre- and post-anthesis drought conditions. *Pakistan Journal of Botany*, p 1-16

Makino, A. (2011). Photosynthesis, grain yield, and nitrogen utilization in rice and wheat. *Plant Physiol.* 155, 125–129.

Mattos, JLS; Gomide, JA; Huaman, CAM. (2005) Crescimento de espécies do gênero *Brachiaria*, sob déficit hídrico, em casa de vegetação. *Revista Brasileira de Zootecnia*, p.746-754.

Mazoyer, M; Roudart, L. História das agriculturas no mundo: do neolítico à crise contemporânea. São Paulo: Editora UNESP, 2010. 568 p.

Mcintyre, CL; Seung, D; Casu, RE; Rebetzke, GJ.; Shorter, R; Xue, GP. (2012) *Functional Plant Biology*, p. 560, 2012

Moghadam, HRT; Zahedi, H; Ghooshchi, F (2011). Oil quality of canola genótipos in response to water stress and super absorbent polymer application. *Pesq. Agropec. Trop.*, Goiânia, p. 579-586.

Moreira, JAA; Stone, L.F; Trindade, MG; Canóvaz, AD. (2004) Manejo da irrigação para o trigo no sistema plantio direto. *Comunicado técnico*. p. 8

Moreira, JCS.; Sousa, CNA. (1999) Resultados da 26ª elite durum wheat yield trial, Passo Fundo, RS, em 1996. Passo Fundo: Embrapa Trigo, (Embrapa Trigo. Comunicado Técnico Online, 6).

Navari-Izzo, F; Quartacci MF; Izzo MF. (1990) Water-stress induced changes in protein and free amino acids in field grown maize and sunflower. Plant Physiol. & Biochem. P. 531-537

Niu, Y; Xiang, Y (2018) An Overview of Biomembrane Functions in Plant Responses to High-Temperature Stress. Frontiers In Plant Science, p. 1-18

Pacheco, FV; Lazzarini, LES; Alvarenga IC (2021) Metabolismo relacionado à fisiologia dos estômatos. Enciclopédia Biosfera, p. 186

Pasinato, A; Cunha, G R; Fontana, DC; Monteiro, JEBA; Nakai, AM; Oliveira, AF. (2018) Potential area and limitations for the expansion of rainfed wheat in the Cerrado biome of Central Brazil. Pesquisa Agropecuária Brasileira, p. 779-790.

Radzikowska D; Sulewska H; Bandurska H; Ratajczak K; Szymanska G; Kowalczewski PL; Glowicka-Woloszyn R. (2022) Analysis of physiological status in response to water deficit of spelt (*Triticum aestivum* ssp. *spelta*) genótipos in reference to common wheat (*Triticum aestivum* ssp. *vulgare*). Agronomy, p 1822.

Ribeiro, JF; Walter, BMT (2008). As principais fitofisionomias do Bioma Cerrado. In Cerrado: ecologia e flora. Embrapa Cerrados, Planaltina. p.151 -212

Sanzonowicz, C. 2021. Solos. Bioma Cerrado. Embrapa <<https://www.embrapa.br/agencia-de-informacao-tecnologica/tematicas/bioma-cerrado/solo>> acesso em 01 de fevereiro de 2024

Schnyder, H. (1993) The role of carbohydrate storage and redistribution in the source-sink relations of wheat and barley during grain filling — a review. New Phytologist, p. 233-245

Sehgal, A; Sita, K; Siddique, KHM; Kumar, R; Bhogireddy, S; Varshney, RK; Hanumantharao, B; Nair, RM; Prasad, PVV; Nayyar, H (2018) Drought or/and Heat-Stress Effects on Seed Filling in Food Crops: impacts on functional biochemistry, seed yields, and nutritional quality. *Frontiers In Plant Science*, p 1-19

Sicher, R (2015) Temperature Shift Experiments Suggest That Metabolic Impairment and Enhanced Rates of Photorespiration Decrease Organic Acid Levels in Soybean Leaflets Exposed to Supra-Optimal Growth Temperatures. *Metabolites*, p. 443-454

Singh, M; et al. (2015) Roles of osmoprotectants in improving salinity and drought tolerance in plants: a review. *Review in Environmental Science and Bio /Technology*, p. 407-426.

Sild, E; Younis, S; Pleijel, H; Sellden, G. (1999) Effect of CO₂ enrichment on non-structural carbohydrates in leaves, stems and ears of spring wheat. *Physiologia Plantarum*: p. 60–67.

Silva, DB; Guerra, AF; Rein, TA; Anjos, JJRN; Alves, RT; Rodrigues, GC; Silva, IAC. (1996) Trigo para o abastecimento familiar: do plantio à mesa. Brasília: Embrapa. 176 p.

Silva, KFO; Melo, BCV; Moreira, TB; Williams, TCR. (2021) Darkness and low-light alter reserve mobilization during the initial growth of soybean (*Glycine max* (L.) Merrill). *Theoretical And Experimental Plant Physiology*, p 55-68

Soares, GF; Ribeiro J; Walter Q; Pereira, LF; Lima, CA; Soares, D; Muller, O; Rascher, U; Ramos, MLG (2020) Characterization of wheat genotypes for drought tolerance and water use efficiency. *Scientia Agricola*, p. 1-11

Souza, TC. (2012). Aplicação de Ácido Abscísico (ABA) e caracterização fisiológica e anatômica em dois híbridos contrastantes ao estresse de seca. Tese de doutorado. Universidade Federal de Lavras. Lavras-MG.

Taiz, L; Zeigher, E; Moller, IM; Murphy, A. (2017) Fisiologia e Desenvolvimento Vegetal. 6ª ed. Porto Alegre: Artmed, 848p.

Templer, SE; Ammon, A; Pscheidt, D; Ciobotea, O; Schuy, C; McCollum, C; Sonnewald, U; Hanemann, A; Forster, J; Ordon, F. (2017) Metabolite profiling of barley flag leaves under drought and combined heat and drought stress reveals metabolic QTLs for metabolites associated with antioxidant defense. Journal Of Experimental Botany, p. 1697-1713.

Troncoso-Ponce, MA; Cao, X; Yang, Z; Ohlrogge, JB. (2013) Lipid turnover during senescence. Plant Science, p. 13-19

Yang, De-Long; Jing, Rui-Lian; Chang, Xiao-Ping; Li, W. (2007) Identification of Quantitative Trait loci and Environmental Interactions for Accumulation and Remobilization of Water-Soluble Carbohydrates in Wheat (*Triticum aestivum* L.) Stems. Genetics, p. 571-584

Yi, XP; Zhang, YL; Yao, HS; Luo, HH; Gou, L; Chow, WS; Zhang, W. F. (2016) Rapid recovery of photosynthetic rate following soil water deficit and re-watering in cotton plants (*Gossypium herbaceum* L.) is related to the stability of the photosystems. Journal of plant physiology, p.23-34.

Wang, GP; Li, F; Zhang, J; Zhao, MR; Hui, Z; Wang, W. (2010) Overaccumulation of glycine betaine enhances tolerance of the photosynthetic apparatus to drought and heat stress in wheat. Photosynthetica, p. 30–41, 2010.

Woo, HR; Masclaux-Daubresse, C; Lim, PO. (2018) Plant senescence: how plants know when and how to die. Journal Of Experimental Botany, p. 715-718

Wu, CA; Lowry, DB; Nutter, LI; Willis, JH. (2010) Natural variation for drought response traits in the *Mimulus guttatus* species complex. Oecologia, p.23- 33.

Zhang, M; Barg, R; Yin, MG; Gueta-Dahan, Y; Leikin-Frenkel, A; Salts, Y; Shabtai, S; Ben-Hayyim, G. (2005) Modulated fatty acid desaturation via overexpression of

two distinct omega-3 desaturases differentially alters tolerance to various abiotic stresses in transgenic tobacco cells and plants. *The Plant Journal*, West Sussex, p. 361–371.

Zhao, W; Liu, L; Shen, Q; Yang, J; Han, X; Tian, F; Wu, J. (2020). Effects of Water Stress on Photosynthesis, Yield, and Water Use Efficiency in Winter Wheat. *Water*. p. 19.