

**MARCELA LÚCIA BARBOSA**

**OS EFEITOS POSITIVOS DA APLICAÇÃO DO SILÍCIO SOBRE A PRODUÇÃO E  
DESEMPENHO FOTOSSINTÉTICO DE PLANTAS DE ARROZ SÃO ANULADOS  
COM O AUMENTO DA [CO<sub>2</sub>]**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal para obtenção do título de *Doctor Scientiae*

Orientador: Fábio Murilo DaMatta

**VIÇOSA- MINAS GERAIS  
2019**

**Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca Central da Universidade  
Federal de Viçosa - Campus Viçosa**

T

B238e  
2019  
Barbosa, Marcela Lúcia, 1989-  
Os efeitos positivos da aplicação do silício sobre a produção  
e desempenho fotossintético de plantas de arroz são anulados  
com o aumento da [CO<sub>2</sub>] / Marcela Lúcia Barbosa. – Viçosa,  
MG, 2019.  
41 f. : il. ; 29 cm.

Orientador: Fábio Murilo DaMatta.  
Tese (doutorado) - Universidade Federal de Viçosa.  
Referências bibliográficas: f. 36-41.

1. *Oryza sativa*. 2. Troca gasosa em plantas. 3. Floema.  
I. Universidade Federal de Viçosa. Departamento de Biologia  
Vegetal. Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal.  
II. Título.

CDD 22. ed. 633.1858

**MARCELA LÚCIA BARBOSA**

**OS EFEITOS POSITIVOS DA APLICAÇÃO DO SILÍCIO SOBRE A PRODUÇÃO E  
DESEMPENHO FOTOSSINTÉTICO DE PLANTAS DE ARROZ SÃO ANULADOS  
COM O AUMENTO DA [CO<sub>2</sub>]**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal para obtenção do título de *Doctor Scientiae*

APROVADA: 24 de outubro de 2019.

Assentimento:

  
\_\_\_\_\_  
Marcela Lúcia Barbosa  
Autora

  
\_\_\_\_\_  
Fábio Murilo DaMatta  
Orientador

## AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus pelo dom da vida e pela sabedoria que me deu para chegar até aqui.

À Universidade Federal de Viçosa, ao Departamento de Biologia Vegetal e ao Programa de Pós-Graduação em Fisiologia vegetal, pelo suporte, auxílio e pela oportunidade.

Ao meu orientador, professor Fábio DaMatta, pela oportunidade de fazer parte do seu seletivo grupo de pesquisa, por todo o apoio, ensinamentos, competência exemplar, pela sua amizade e pela confiança em mim depositada.

Aos professores do Programa em Fisiologia Vegetal, pelos ensinamentos transmitidos, especialmente, o professor Raimundo (pelos cafés e caixas de chocolate).

Ao Samuel (pós doc e professor), por toda a ajuda com os experimentos e processamento dos dados de trocas gasosas, pelo apoio em infinitos momentos e por sua amizade.

Aos colegas de laboratório: Martielly, Rodrigo, Amanda, Marco, Wellington, Kleiton, Raylla, Pedro, Carlos, Lucas, Dinorah, Danilo, William, Júnior Pastor e Priscila, pelo companheirismo, amizade, excelente convivência em grupo e os imensos auxílios na condução dos experimentos.

Aos colegas da Fisiologia vegetal, pela convivência prazerosa nos dias de trabalho.

Aos funcionários/técnicos da Fisiologia vegetal, em especial ao Toninho, Mercês, Gabriel, Carlos Raimundo, Luciene, Geraldo Marreco e Guilherme, pelo suporte e auxílio.

À Danielle Brito e Roberto Neri, pela imensa ajuda na realização das análises laboratoriais.

Aos técnicos de laboratório da fitotecnia Itamar e Edimaldo, pela imensa ajuda nas análises de quantificação de nutrientes, pelo auxílio prestado, paciência e pelos ensinamentos.

Ao professor Sérgio Zolnier, meu orientador no mestrado, pelo apoio e auxílio cedendo os seus equipamentos para a realização das minhas análises.

À Graça, secretária do programa de Pós-graduação em Meteorologia Aplicada, pelo carinho, apoio, auxílio e por ser uma “mãe” em Viçosa.

Aos meus amigos pessoais (a lista é grande) por todo o apoio e suporte ao longo desses anos, por serem luz na minha vida nos momentos mais difíceis e pela compreensão nos momentos ausentes.

Às amigas da República “TSQ” Cris, Raquel e Thaynara, por todo o apoio, pelos momentos incríveis que vivemos juntas, pela amizade, conversas infinitas, companheirismo e por terem sido a minha família em Viçosa.

Aos amigos do Ministério de Universidades Renovadas (MUR) pelo convívio fraterno, pela amizade e pelo apoio nos momentos difíceis.

Ao meu namorado, Diogo, pela compreensão, apoio nos momentos difíceis e por todo o companheirismo.

Aos meus sogros, Vânia e Zé Geraldo, e meus cunhados, Valéria e Bruno, por serem a minha família em Minas Gerais, por todo apoio e incentivo.

A todos aqueles que, de alguma forma, contribuíram para a realização deste trabalho, os meus profundos e sinceros agradecimentos.

Ao CNPq, pela concessão de bolsas de estudos.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001.

## RESUMO

BARBOSA, Marcela Lúcia, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, outubro de 2019. **Os efeitos positivos da aplicação do silício sobre a produção e desempenho fotossintético de plantas de arroz são anulados com o aumento da [CO<sub>2</sub>]**. Orientador: Fábio Murilo DaMatta.

O silício (Si) e a elevada [CO<sub>2</sub>] proporcionam, isoladamente, maiores taxas fotossintéticas, que resultam em maiores rendimentos das plantas de arroz, por promoverem incrementos na capacidade da fonte e na força do dreno. Contudo, possuem respostas divergentes sobre as condutâncias estomática e mesofílica, na medida em que o Si atua aumentando essas condutâncias, observa-se o oposto sob elevada [CO<sub>2</sub>]. No entanto, não são conhecidas as respostas de plantas de arroz fertilizadas com Si em um cenário de aumento da [CO<sub>2</sub>] sobre aspectos de trocas gasosas e de produção. Dessa forma, analisaram-se os efeitos da combinação do aumento da [CO<sub>2</sub>] com a suplementação com Si sobre o desempenho fotossintético, metabólico, nutricional e produtivo de plantas de arroz. Utilizaram-se plantas de arroz do cv. 'Oochikara' (WT) e seu mutante defeituoso para a absorção de silício (*lsi1*), cultivadas em câmaras de topo aberto, com [CO<sub>2</sub>] de 700 e 400 ppm, na presença ou ausência de silício. Verificou-se que o Si e a alta [CO<sub>2</sub>] promoveram, isoladamente, aumentos nas taxas fotossintéticas. No entanto, o Si aumentou a condutância estomática e a taxa transpiratória (maiores nas plantas WT), ocorrendo o oposto sob elevada [CO<sub>2</sub>], independentemente do genótipo. Não foi verificado o fenômeno de aclimação fotossintética nas plantas cultivadas sob elevada [CO<sub>2</sub>]. Foi demonstrado que o Si, em [CO<sub>2</sub>] ambiente e na ausência de estresses, incrementou o rendimento das plantas WT. Semelhantemente, com o incremento da [CO<sub>2</sub>], evidenciou-se o aumento da produção, com maior número de grãos por planta e maior índice de colheita, independentemente do genótipo e da fertilização com Si. O teor do Si foi maior nas plantas WT+Si e reduziu-se em 41% nas folhas das plantas WT sob alta [CO<sub>2</sub>]. Os metabólitos analisados foram minimamente afetados pelos tratamentos e verificou-se redução no teor da maioria dos nutrientes das folhas das plantas cultivadas sob elevada [CO<sub>2</sub>]. Constatou-se menor expressão dos genes que codificam para os transportadores de Si sob elevada [CO<sub>2</sub>]. A ausência de resposta do Si sobre a produção com o aumento da [CO<sub>2</sub>] pode ser atribuída ao fato de o Si ter sido menos absorvido sob [CO<sub>2</sub>] de 700 ppm, devido a menores taxas transpiratórias e pela menor expressão dos seus transportadores nessa condição.

Palavras-chave: *Oryza sativa*. Trocas gasosas. Fonte. Dreno.

## ABSTRACT

BARBOSA, Marcela Lúcia, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, October, 2019. **The positive effects of silicon application on rice photosynthetic performance and grain yield are cancelled by enhanced [CO<sub>2</sub>]**. Adviser: Fábio Murilo DaMatta.

Both silicon (Si) and enhanced CO<sub>2</sub> concentration [CO<sub>2</sub>] are associated with higher photosynthetic rates, which result in greater yields in rice plants by promoting increases in source-sink relationships. However, there are contrasting effects of Si and [CO<sub>2</sub>] on the stomatal and mesophyll conductances: Si increases these conductances while elevated [CO<sub>2</sub>] decreases them. In any case, nothing is known about gas exchange parameters and productivity when rice plants are grown under Si application and elevated [CO<sub>2</sub>]. Thus, we here investigated the effects on photosynthetic, metabolic, nutritional and productive performance in rice plants supplemented with Si grown under two [CO<sub>2</sub>]. Plants from two genotypes of rice (*Oryza sativa* L.), cv 'Oochikara' (wild type -WT) and its mutant deficient in the expression of *lsi1* (Si carrier), were grown in controlled chambers with 700 or 400 ppm [CO<sub>2</sub>], in the presence or absence of Si. Our results showed that Si or [CO<sub>2</sub>], separately, improved photosynthetic rates. These improvements were accompanied by increased stomatal conductance and transpiration rates in Si-treated plants, (higher in WT plants) while the opposite was observed in plants grown under enhanced [CO<sub>2</sub>] regardless of genotypes. Photosynthetic downregulation under elevated [CO<sub>2</sub>] was not detected. We demonstrated that Si *per se* led to increased grain yield of WT plants, but only under 400 ppm [CO<sub>2</sub>]. Similarly, enhanced [CO<sub>2</sub>] *per se* led to a high crop yield associated with higher number of grains per plant and higher harvest index, regardless of genotype and Si application. Higher Si amounts were observed in Si-treated WT plants under 400 ppm [CO<sub>2</sub>]; in contrast, these plants displayed a reduction of (41%) of Si contents under 700 ppm [CO<sub>2</sub>]. The metabolites analyzed (*e.g.*, starch, glucose, fructose, sucrose) were affected minimally, if at all, by the treatments. In addition, we observed decreased leaf contents of a range of major nutrients under elevated [CO<sub>2</sub>]. The expression of *lsi1* gene was lower in the plants under Si supplementation and elevated [CO<sub>2</sub>]. We suggest that the lack of Si effects on crop yields in WT plants under 700 ppm [CO<sub>2</sub>] can be explained by the lower Si concentrations that were in turn associated with lower transpiration rates and lower Si uptake due to lower expression of Si carriers in a condition of enhanced [CO<sub>2</sub>].

Keywords: *Oryza sativa*. Gas exchange. Source. Sink.

## SUMÁRIO

<b>1. Introdução</b> .....	8
<b>2. Materiais e Métodos</b> .....	11
2.1 Material vegetal e condições de cultivo .....	11
2.2 Medições de trocas gasosas .....	11
2.3 Transpiração .....	13
2.4 Proteínas .....	13
2.5 Quantificação de carboidratos .....	13
2.6 Composição mineral de grãos.....	13
2.7 Quantificação do Si em folhas e grãos .....	14
2.8 Expressão de genes.....	14
2.9 Biomassa e rendimento.....	14
2.10 Análises estatísticas .....	15
<b>3. Resultados</b> .....	15
3.1 Trocas gasosas .....	15
3.2 Expressão gênica .....	16
3.3 Silício em folhas e grãos.....	18
3.4 Metabólitos .....	19
3.5 Análise nutricional.....	20
3.6 Crescimento e Produção .....	23
<b>4. Discussão</b> .....	24
<b>5. Conclusão</b> .....	36
<b>Referências</b> .....	36



## 1. Introdução

Os níveis globais de CO<sub>2</sub> atmosférico têm aumentado progressivamente, conforme consta nos registros iniciados no final da década de 1950 no Observatório em Mauna Loa, Havai (Keeling et al. 1976), alcançando 410 ppm em outubro de 2019 (NOAA, 2019). Esse aumento da [CO<sub>2</sub>] influencia os padrões de trocas gasosas das plantas, mais contundentemente para as espécies C3 (Ainsworth & Long 2005). Dentre essas alterações, estudos comumente demonstram a redução da condutância estomática com o aumento da [CO<sub>2</sub>] (Ainsworth & Long 2005; Chen et al. 2005), indicando menor transpiração e maior eficiência do uso da água (DaMatta et al. 2019). Outra resposta associada com a elevada [CO<sub>2</sub>] é o estímulo às taxas fotossintéticas, favorecidas pelo aumento da atividade carboxilativa da ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase (RuBisCO), com redução da oxigenação da ribulose-1,5-bisfosfato (RuBP) (Seneweera et al. 2011). Ainsworth & Rogers (2007), utilizando de estudos em meta-análises, verificaram redução em torno de 22% na condutância estomática e incremento de 31% na taxa de fotossíntese líquida de plantas C3. O arroz, alimento básico para mais da metade da população mundial, teve aumento em torno de 20% da sua taxa de fotossíntese, quando cultivado sob elevada [CO<sub>2</sub>] (Ainsworth, 2008).

Diversos estudos têm demonstrado que o incremento dos níveis de CO<sub>2</sub> atmosférico proporciona melhoria no rendimento de grãos de arroz. Yang et al. (2006), por exemplo, verificaram incremento superior a 10% na produção de grãos de arroz cultivado sob elevada [CO<sub>2</sub>], associado ao aumento de aproximadamente 20 e 30% dos números de panículas e de perfilhos, respectivamente. Esse aumento no rendimento das plantas, com incremento na massa de grãos, caracteriza um aumento na força do dreno dessas plantas (Kim et al. 2003; Ainsworth, 2008; Cai et al. 2016). Dessa forma, nota-se que a elevada [CO<sub>2</sub>] altera as relações fonte-dreno em plantas de arroz, por promover aumentos na capacidade da fonte, por meio de ganhos fotossintéticos, e na força do dreno, resultando no aumento da produção (Ainsworth & Long 2005; Adachi et al. 2014; Zhu et al. 2014). No entanto, uma exposição prolongada a níveis elevados de CO<sub>2</sub> pode ocasionar um processo chamado de aclimação fotossintética, i.e. maiores incrementos na [CO<sub>2</sub>] ambiente não se traduzem em iguais ganhos em termos de taxas fotossintéticas. Esse fenômeno é associado à diminuição de dois parâmetros bioquímicos: as taxas máximas de transporte de elétrons ( $J_{max}$ ) e de carboxilação da RuBisCO ( $V_{cmax}$ ), levando a decréscimos na carboxilação da RuBP, bem como na sua regeneração

(Zhang et al. 2008; Cai et al. 2018). Como consequência, pode haver acúmulo de produtos finais da fotossíntese, na medida em que a demanda por assimilados é inferior à sua produção (Ainsworth & Long 2005). Seneweera et al. (2011) verificaram redução dos parâmetros  $V_{\text{cmax}}$  e  $J_{\text{max}}$  da ordem de 20 e 30%, respectivamente, em plantas de arroz cultivadas sob elevada  $[\text{CO}_2]$ . No entanto, tem-se demonstrado que cultivares mais produtivas, num cenário de elevação da  $[\text{CO}_2]$ , são menos suscetíveis à ocorrência da aclimatação fotossintética.

O silício (Si) é o segundo elemento mais abundante da crosta terrestre e está presente nos tecidos de todas as plantas (Exley, 1998). Embora não seja considerado um elemento essencial, o Si proporciona diversos benefícios, como melhor desempenho nas trocas gasosas e maior produção em espécies como o arroz (Detmann et al. 2012). Ademais, plantas fertilizadas com Si, tornam-se mais resistentes a pragas e a doenças (Debona et al. 2017), a estresses por metais pesados (Sanglard et al. 2016), ao déficit hídrico (Chen et al. 2018), à salinidade (Imtiaz et al. 2016) e ao estresse térmico (Ma & Yamaji, 2006), dentre outros. As plantas monocotiledôneas acumulam muito mais silício na parte aérea quando comparadas com as dicotiledôneas. Essa diferença está relacionada à presença de transportadores específicos de Si (Ma & Yamaji, 2006). O arroz é uma típica planta acumuladora de Si, que pode representar até 10% da massa seca da sua parte aérea (Ma et al. 2006). A absorção do Si, pelo arroz, na forma de ácido monossilícico ( $\text{H}_4\text{SiO}_4$ ), ocorre por meio de transportadores, *Low silicon rice 1 (Lsi1)* e *Low silicon rice 2 (Lsi2)*, do subgrupo da família NIP de aquaporinas, ambos localizados na membrana plasmática de células da endoderme e da exoderme radicular (Ma et al. 2007). Há um terceiro transportador, *Lsi6*, responsável por exportar o  $\text{H}_4\text{SiO}_4$  do xilema para órgãos laterais, preferencialmente para as panículas (Ma et al. 2011).

Em condições não estressantes, demonstrou-se que o Si induziu aumentos nas condutâncias estomática (Lavinsky et al. 2016) ou mesofílica (Detmann et al. 2012), favorecendo, assim, a fotossíntese, por melhorar a difusão do  $\text{CO}_2$  do ambiente até o interior da folha e, deste, ao sítio carboxilativo da RuBisCO. A fertilização com Si na fase reprodutiva, mais especificamente na fase de formação e enchimento dos grãos, promoveu o incremento na produção do arroz, levando ao aumento do número de grãos e porcentagem de grãos cheios (Lavinsky et al. 2016). Esse incremento na produção pode chegar a cerca de 50% (Detmann et al. 2012). Isso ocorre pela alteração na relação fonte-dreno proporcionada pelo Si; além de aumentar o número de grãos por planta (Ma et al. 1989), caracterizando estímulo

à força do dreno, o Si pode promover maior remobilização de fotoassimilados para os órgãos-dreno, favorecendo o maior enchimento dos grãos. Dessa forma, esse incremento na força do dreno gera um estímulo às taxas fotossintéticas, proporcionando aumento na força da fonte. Como resultado, há o incremento da produção (Detmann et al. 2012).

A fertilização com Si, além de promover aumento do número de grãos, proporciona melhoria na sua qualidade (Ma et al. 1989). Diversos estudos têm buscado compreender os fatores que podem atuar na redução da qualidade nutricional dos grãos. Tem-se demonstrado que o aumento no nível do CO<sub>2</sub> atmosférico levará à redução da absorção de certos nutrientes e impactará na perda da qualidade nutricional dos grãos de arroz, assim como no decréscimo no teor de proteínas (Ainsworth, 2008; Zhang et al. 2013; Zhang et al. 2015). Zhu et al. (2018) verificaram redução de proteínas e minerais essenciais, como ferro e zinco, nos grãos de arroz com o aumento da [CO<sub>2</sub>], bem como declínio nos níveis das vitaminas B1, B2, B5 e B9. Os autores relataram que essa redução na qualidade nutricional dos grãos de arroz, com o incremento da [CO<sub>2</sub>], pode gerar impactos sobre a saúde de milhões de pessoas que utilizam o arroz como fonte básica de fornecimento de nutrientes. Assim, diante dos fatores, bióticos e abióticos, que reduzem a produtividade do arroz, devem-se buscar meios de produzir de forma a evitar declínios na qualidade dos grãos de arroz. Neste contexto, a fertilização com Si tem sido amplamente descrita na literatura como um meio de conciliar a produção com tais adversidades.

Em suma, observa-se que a elevada [CO<sub>2</sub>] e o Si, isoladamente, acarretam maiores rendimentos das plantas de arroz, por promoverem incrementos na capacidade da fonte e na força do dreno (Kim et al. 2003; Ainsworth. 2008; Detmann et al. 2012; Cai et al. 2016; Lavinsky et al. 2016; Chaturvedi et al. 2017). No entanto, não são conhecidas as respostas da produção de plantas de arroz fertilizadas com Si em um cenário de aumento da [CO<sub>2</sub>]. Dessa forma, analisaram-se os efeitos da combinação do aumento da [CO<sub>2</sub>] com a suplementação com Si sobre o desempenho fotossintético, metabólico, nutricional e produtivo de plantas de arroz. Pretendeu-se, portanto, (i) investigar se o Si, que simultaneamente estimula a força do dreno e a capacidade da fonte, acarretará num estímulo ainda maior das taxas fotossintéticas, com reflexos na produção, com o aumento da [CO<sub>2</sub>]; (ii) ou, se com a alta [CO<sub>2</sub>], que promove incrementos na capacidade da fonte e força do dreno, *per se*, os benefícios proporcionados pelo Si seriam mitigados; (iii) e se o silício, por aumentar a remobilização de

fotoassimilados para os órgãos-dreno, poderia levar à redução da aclimatação fotossintética, fato comumente observado em plantas crescidas em elevado CO<sub>2</sub>.

## 2. Materiais e Métodos

### 2.1 Material vegetal e condições de cultivo

Dois experimentos independentes foram conduzidos em Viçosa (660 m de altitude, 20°45'20"S e 42°52'40"N), Minas Gerais, Brasil, de dezembro de 2017 a março de 2018 (experimento 1), e de agosto a dezembro de 2018 (experimento 2). Plantas de arroz (*Oryza sativa* L.) da cultivar "Oochikara" e seu mutante defectivo para a absorção de Si (*Low silicon rice 1 - lsi1*) (Ma et al., 2006) foram cultivadas em casa de vegetação. A temperatura no interior da casa de vegetação foi controlada, variando entre 30-25°C (dia/noite); a radiação fotossinteticamente ativa (PAR) flutuou conforme as condições naturais, com PAR máxima de 1500  $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  dentro da casa de vegetação ao meio-dia (hor\u00e1rio solar). As plantas foram cultivadas em hidroponia, sem aera\u00e7\u00e3o, em vasos com capacidade para 5 L, contendo solu\u00e7\u00e3o nutritiva de Hoagland e Arnon (1950) com modifica\u00e7\u00f5es, constitu\u00edda de: 1,0 mmol L<sup>-1</sup>; KNO<sub>3</sub>; 0,25 mmol L<sup>-1</sup> NH<sub>4</sub>H<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>; 0,1 mmol L<sup>-1</sup> NH<sub>4</sub>Cl; 0,5 mmol L<sup>-1</sup> MgSO<sub>4</sub>.7H<sub>2</sub>O; 1,0 mmol L<sup>-1</sup>; Ca (NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub>; 0,30  $\mu\text{mol L}^{-1}$  CuSO<sub>4</sub>.5H<sub>2</sub>O; 0,33  $\mu\text{mol L}^{-1}$ ; ZnSO<sub>4</sub>.7H<sub>2</sub>O; 11,5  $\mu\text{mol L}^{-1}$ ; H<sub>3</sub>BO<sub>3</sub>; 3,5  $\mu\text{mol L}^{-1}$  MnCl<sub>2</sub>. 4H<sub>2</sub>O; 0,1  $\mu\text{mol L}^{-1}$  (NH<sub>4</sub>)<sub>6</sub> Mo<sub>7</sub>O<sub>24</sub>.4H<sub>2</sub>O; 25  $\mu\text{mol L}^{-1}$  FeSO<sub>4</sub>.7H<sub>2</sub>O e 25  $\mu\text{mol L}^{-1}$  EDTA diss\u00f3dico. As plantas foram fertilizadas com Si (ao longo de todo o experimento), nas concentra\u00e7\u00f5es de 0 (-Si) ou 2 mmol L<sup>-1</sup> (+Si). O Si foi fornecido como \u00e1cido monossil\u00edcico (H<sub>4</sub>SiO<sub>4</sub>), obtido pela passagem do silicato de pot\u00e1ssio atrav\u00e9s de uma coluna trocadora de c\u00e1tions (AMBERLITE IR-120B; H<sup>+</sup> form; Sigma- Aldrich, S\u00e3o Paulo, Brasil).

C\u00e2maras de topo aberto, com 1,15 m de di\u00e2metro e 1,40 m de altura, foram inseridas dentro da casa de vegeta\u00e7\u00e3o para criar um ambiente de elevada concentra\u00e7\u00e3o atmosf\u00e9rica de CO<sub>2</sub>. O CO<sub>2</sub> foi fornecido das 6:00 \u00e0s 18:00 horas, sob controle de v\u00e1lvulas solenoides. Os tratamentos de CO<sub>2</sub> inclu\u00edam duas concentra\u00e7\u00f5es: ambiente (~ 400 ppm) e elevado CO<sub>2</sub> (~ 700 ppm), obtidas por meio de CO<sub>2</sub> puro contido em cilindros. Dentro de cada c\u00e2mara foram acondicionados 10 vasos, casualizando as plantas do WT, do mutante *lsi1* e a fertiliza\u00e7\u00e3o do Si.

### 2.2 Medi\u00e7\u00f5es de trocas gasosas

Os parâmetros de trocas gasosas foliares foram quantificados nas folhas-bandeira, no estádio de enchimento dos grãos, simultaneamente às medições da fluorescência da clorofila *a*, utilizando-se de um sistema de trocas gasosas de fluxo aberto (LI-6400XT, LI-COR Inc., Lincoln, NE, EUA) equipado com fluorômetro (LI-6400-40, LI-COR Inc.). A taxa de assimilação de CO<sub>2</sub> (*A*) e a condutância estomática (*g<sub>s</sub>*) foram medidas em folhas-bandeira completamente expandidas, das 10:00 às 13:00 (horário solar), sob uma densidade de fluxo de fótons fotossintéticos de 1000 μmol de fótons m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, com nível de CO<sub>2</sub> foliar de 400 ou 700 ppm, a depender do tratamento.

A eficiência fotoquímica do fotossistema II ( $\phi_{PSII}$ ) foi determinada pela medição do estado estável da fluorescência (*F<sub>s</sub>*) e da fluorescência máxima (*F<sub>m</sub>'*), utilizando-se de um pulso de luz saturante de aproximadamente 8000 μmol fótons m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, seguindo procedimentos descritos por Genty et al. (1989). A taxa de transporte de elétrons (*J*) foi calculada como  $J = \phi_{PSII} \times \beta \times \alpha \times RFA$ , em que  $\alpha$  é a absortância da folha e  $\beta$  reflete o particionamento dos pacotes de energia entre os fotossistemas I e II, determinado conforme Valentini et al. (1995), a partir da relação entre *A* e RFA x  $\phi_{PSII}/4$ , obtidos pela variação da intensidade de luz sob condições não-fotorrespiratórias. Estimativas da condutância mesofilica (*g<sub>m</sub>*) foram realizadas usando o método de Harley et al. (1992), como segue:

$$g_m = A / (C_i - (\Gamma^* (J + 8 (A + R_l)) / (J - 4 (A + R_l)))$$

em que, *A*, *C<sub>i</sub>* e *J* foram obtidos por meio das medições das trocas gasosas e fluorescência da clorofila sob luz saturante, *R<sub>l</sub>* é a taxa de respiração mitocondrial à luz, obtida mediante a construção de curvas *A/C<sub>i</sub>* sob condições não-fotorrespiratórias em uma atmosfera contendo menos de 1% de O<sub>2</sub>, e  $\Gamma^*$  é o ponto de fotocompensação luminoso na ausência de respiração em nível cloroplastídico. O parâmetro conservado  $\Gamma^*$  foi determinado para o arroz por Li et al. (2009).

Para converter as curvas *A/C<sub>i</sub>* em curvas *A/C<sub>c</sub>*, *C<sub>c</sub>* foi calculado de acordo com Flexas et al. (2007). A taxa máxima de carboxilação (*V<sub>cmax</sub>*) e a taxa máxima de carboxilação limitada pelo transporte de elétrons (*J<sub>max</sub>*) foram estimadas pelo ajuste de modelo mecanístico de assimilação de CO<sub>2</sub> proposto por Farquhar et al. (1980). As constantes cinéticas da RuBisCO foram utilizadas conforme Bernacchi et al. (2002). O ajuste dos modelos envolveu a otimização dos valores dos parâmetros ajustando-os para minimizar as somas de resíduos entre os valores de assimilação observados e modelados para uma determinada faixa de *C<sub>c</sub>*. Para este procedimento, foi utilizado um pacote de software Solver no Microsoft Excel.

### 2.3 Transpiração

Foi determinado o peso de cada vaso no início da manhã e ao final do dia e, por diferença, quantificou-se a água perdida por transpiração em cada vaso, nesse intervalo de tempo. Os dados de transpiração foram corrigidos pela área foliar, em cada tratamento.

### 2.4 Proteínas

A concentração de proteínas solúveis nas folhas e nos grãos foi determinada conforme Bradford (1976), utilizando-se BSA como padrão.

### 2.5 Quantificação de carboidratos

Amostras de folhas-bandeira foram coletadas ao meio-dia, imediatamente congeladas em nitrogênio líquido e então armazenadas a  $-80^{\circ}\text{C}$ . Essas amostras foram posteriormente liofilizadas a  $-48^{\circ}\text{C}$  e, então, maceradas utilizando-se de esferas metálicas em um disruptor celular tipo *Mini Bead Beater*. Amostras de grãos maduros secos também foram maceradas por meio do uso de disruptor. Foi adicionado metanol 100% a 10 mg de amostra (folhas e grãos) e a mistura foi incubada a  $70^{\circ}\text{C}$ , por 30 min. Na sequência, foram centrifugadas ( $13000 \times g$ , 5 min) e o sobrenadante foi utilizado para determinação das hexoses (glicose e frutose) e sacarose; o amido foi quantificado na fração insolúvel ao metanol, no pellet (Praxedes et al. 2006; Ronchi et al. 2006).

### 2.6 Composição mineral de grãos

Folhas-bandeira e grãos (separados em casca e endosperma) foram lavados em água deionizada, secos em estufa a  $60^{\circ}\text{C}$  por 72 h, e moídos finamente. Os minerais das plantas foram extraídos via digestão nitroperclórica a  $95^{\circ}\text{C}$  (P, K, Ca, Mg, Fe, Zn e Cu), digestão sulfúrica, usando ácido sulfúrico concentrado em ebulição (N), ou digestão alcalina usando hidróxido de sódio mais peróxido de hidrogênio (Si). Os teores dos minerais das plantas foram determinados da seguinte forma: Ca, Mg, Fe e Zn via espectrometria de absorção atômica; P via colorimetria usando o método da vitamina C (Malavolta et al., 1989); K via fotometria de chama; Cu via colorimetria de tiocarbomato; N seguindo o método de micro Kjeldahl (Lang et al., 1958); e Si via colorimetria usando molibdato de amônio como agente complexador de Si (Korndörfer et al., 2004).

## 2.7 Quantificação do Si em folhas e grãos

Folhas completamente expandidas e grãos foram coletados e secos em estufa com circulação forçada de ar a 60°C, até obtenção de peso constante. Após secagem, o material vegetal foi triturado e a concentração de Si nesses órgãos foi determinada colorimetricamente, de acordo com Dallagnol et al. (2011).

## 2.8 Expressão de genes

Foram analisadas as expressões dos genes que codificam os transportadores de silício (*Low silicon rice* - *Lsi1*, *Lsi2* e *Lsi6*). Para isso, o RNA total foi extraído utilizando-se o reagente Trizol, seguindo recomendações do fabricante. A integridade do RNA obtido foi avaliada por meio da eletroforese em gel de agarose 2% (*m/v*) em condições desnaturantes, enquanto a quantidade de RNA destinada à síntese do cDNA foi mensurada utilizando o NanoDrop™ 2000 (Thermo Scientific™). A síntese de cDNA foi realizada com 1 µg do RNA total, pré-tratado com 10 µL de DNase (50 U µL<sup>-1</sup>, *Amplification Grade DNase I*, Invitrogen), incubada a 37°C, por 15 min, a fim de remover possíveis contaminantes por DNA genômico. A reação de PCR em tempo real foi realizada usando um StepOnePlus™ Real-Time PCR System (Applied Biosystems <http://www.appliedbiosystems.com/>) e iTaq™ Universal SYBR® Green SuperMix ROX como fluorescente. Os níveis relativos dos transcritos foram calculados pela quantificação relativa CT ( $\Delta\Delta CT$ ). Os *primers* utilizados podem ser verificados na Tabela 1.

**Tabela 1.** Sequências dos *primers* utilizados para quantificação da expressão dos genes

Gene	Foward	Reverse
<i>Lsi1</i>	5'- AGAACATCCAAGTGTGATGGACGA-3'	5' - ACACACACAAAGACGTAGCTAGTGAT -3'
<i>Lsi2</i>	5'- CCGTATATGTGCTGTGTGGTGTATG -3'	5'- CATGCATGCAAGCAAGGCCAATTCA -3'
<i>Lsi6</i>	5'- ATGGACCCACACCGTACTGCTATA -3'	5'- CGATCGTACAAACAATGGCTTCCC -3'
Actina	5'- CATTGTCCGGTGGCTGCTGTAT-3'	5'-CCTAGGTAGTGGGTACATCTCC-3'

## 2.9 Biomassa e rendimento

Ao final do experimento, as plantas foram colhidas e separadas em colmos, folhas, raízes e partes reprodutivas. A área foliar total foi medida com o auxílio de um medidor de área. Todos os tecidos vegetais foram secos em estufa a 60°C durante 72 h, e os pesos secos

das partes vegetativas e reprodutivas foram determinadas. A área específica das folhas foi determinada, bem como o rendimento total de grãos, número de panículas, porcentagem de espiguetas cheias, peso de 1000 grãos e índice de colheita.

### 2.10 Análises estatísticas

As plantas foram distribuídas conforme um delineamento inteiramente casualizado, formando um fatorial triplo, composto por dois genótipos, dois níveis de Si e duas concentrações de CO<sub>2</sub>, com cinco repetições. Um vaso contendo 4 plantas foi considerado como unidade experimental. Os dados foram submetidos à análise de variância (ANOVA) e as comparações entre as médias dos tratamentos foram realizadas por meio do teste F. As análises foram realizadas utilizando-se o programa Genes (Versão 1990.2018.25).

## 3. Resultados

### 3.1 Trocas gasosas

O Si e a elevada [CO<sub>2</sub>] promoveram aumentos nas taxas fotossintéticas das plantas, de forma independente. A taxa de fotossíntese líquida (*A*) foi 28% maior nas plantas cultivadas em elevada [CO<sub>2</sub>], independentemente da suplementação com Si (Figura 1, A, Tabela 2). Por sua vez, as plantas WT supridas com Si, e cultivadas em [CO<sub>2</sub>] ambiente, tiveram um aumento de 25% em *A*, não se diferenciando daquelas cultivadas em alta [CO<sub>2</sub>]. As plantas WT exibiram valores de *A* 11% maiores que os das plantas *lsi1*, à [CO<sub>2</sub>] ambiente. No entanto, essas diferenças deixaram de existir quando ambos os genótipos cresceram sob elevada [CO<sub>2</sub>].

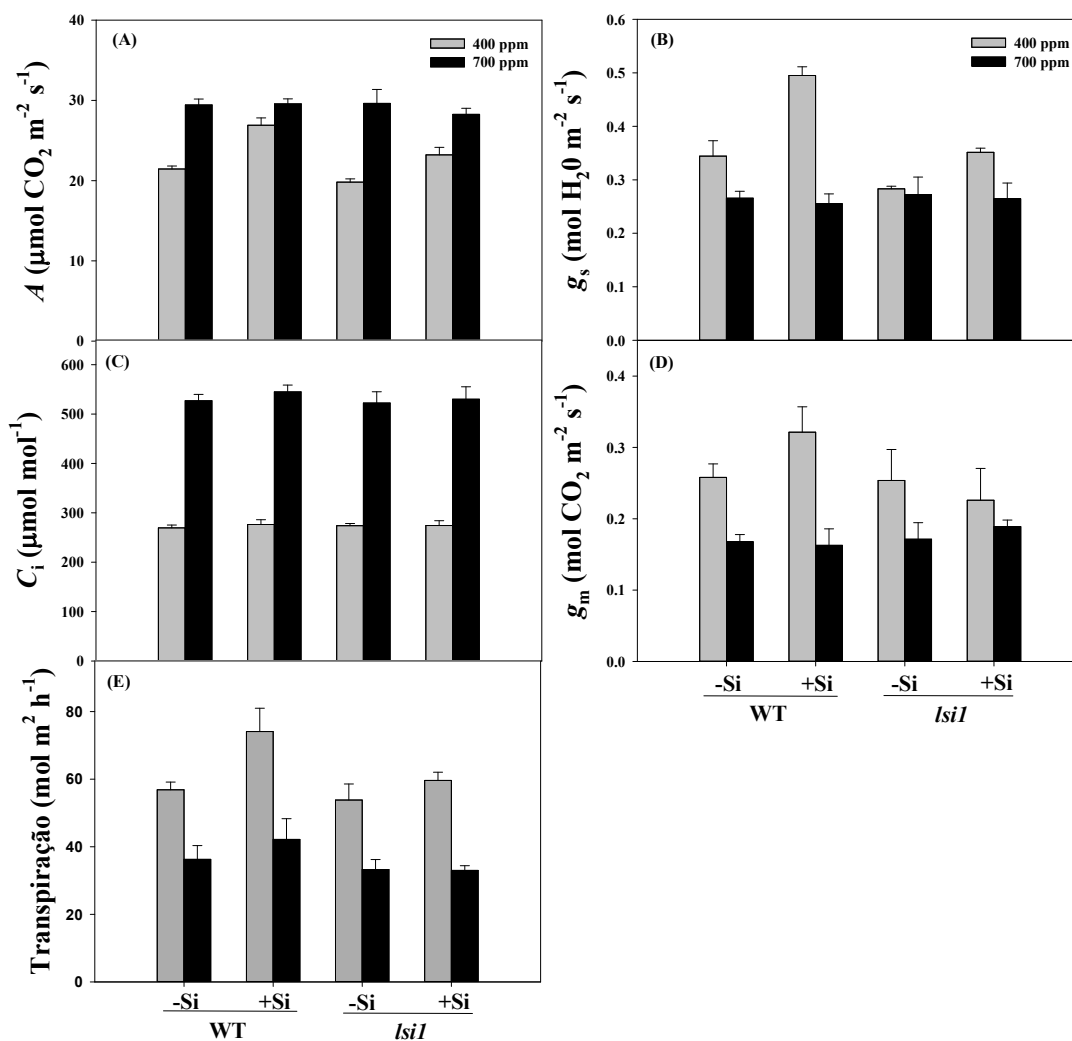
A condutância estomática (*g<sub>s</sub>*) foi menor nas plantas crescidas em elevada [CO<sub>2</sub>] (Figura 1, B), com uma redução de 28%, independentemente do genótipo e da suplementação com o Si. Contudo, a *g<sub>s</sub>* foi maior nas plantas WT+Si, à [CO<sub>2</sub>] ambiente. A condutância mesofílica (*g<sub>m</sub>*) apresentou resposta semelhante à de *g<sub>s</sub>* à elevada [CO<sub>2</sub>] ( $P < 0,001$ ), com redução de 35% nas plantas cultivadas sob elevada [CO<sub>2</sub>] (Tabela 2), sem efeito, contudo, do Si ( $P = 0,561$ ) e do genótipo (Ge) ( $P = 0,400$ ). O padrão de transpiração da planta inteira (Figura 1, E) foi similar ao de *g<sub>s</sub>*, com magnitude maior nas plantas WT supridas com Si em [CO<sub>2</sub>] ambiente (16%), e redução de 40% com o aumento da [CO<sub>2</sub>], comparadas às suas contrapartes sob [CO<sub>2</sub>] ambiente.



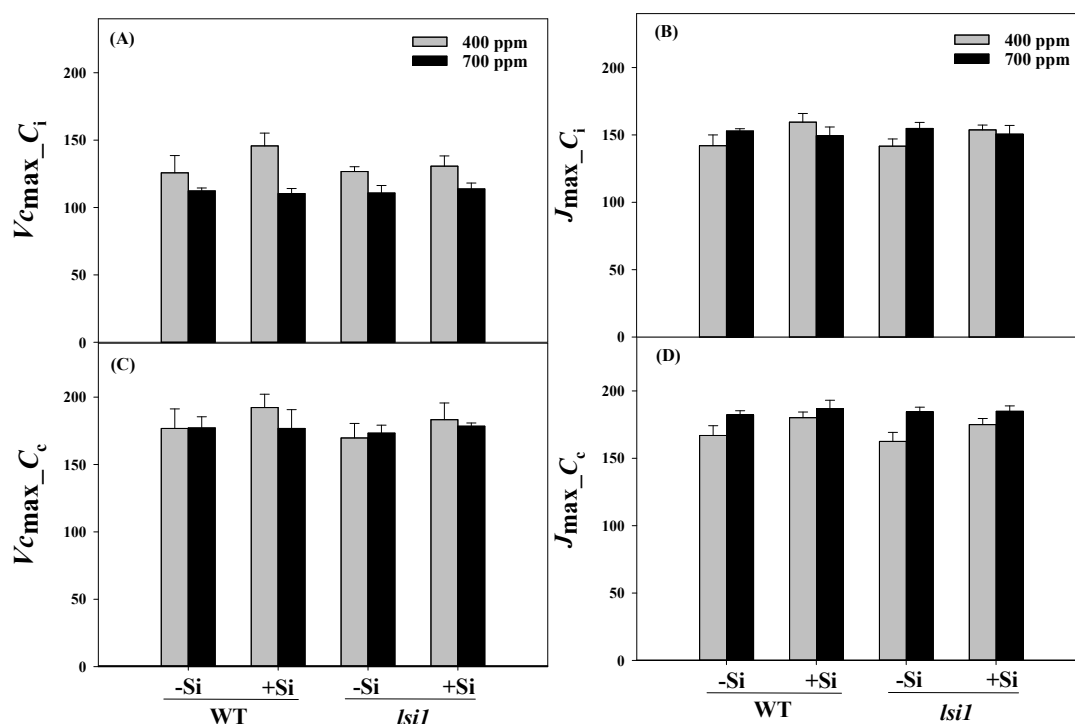
Registra-se que os aumentos em  $A$  foram acompanhados por aumento na taxa máxima de transporte de elétrons ( $J_{\max}$ ) (Figura 2) em base  $C_i$  e  $C_c$  para as plantas sob elevada  $[\text{CO}_2]$  e nas plantas supridas com Si em  $[\text{CO}_2]$  de 400 ppm (Figura 2, Tabela 2). Em contraste, a velocidade máxima de carboxilação ( $V_{\text{cmax}}$ ) em base  $C_i$  foi menor nas plantas crescidas em elevada  $[\text{CO}_2]$ , quando comparadas às plantas sob  $[\text{CO}_2]$  ambiente, sem efeito do Si ( $P = 0,214$ ) e do genótipo ( $P = 0,540$ ). Contudo,  $V_{\text{cmax}}$  em base  $C_c$  não foi influenciada pelos tratamentos.

### 3.2 Expressão gênica

A expressão do gene *Lsi6*, nas folhas, foi reduzida com o aumento da  $[\text{CO}_2]$ , na ordem de 28% (Figura 3, Tabela 3). Não se verificaram alterações na sua expressão com a suplementação do Si e entre os genótipos. O silício reduziu a expressão do gene *Lsi1* nas raízes, com magnitudes diferentes em resposta aos tratamentos de  $\text{CO}_2$ . Nas plantas cultivadas em  $[\text{CO}_2]$  ambiente, essa redução foi de 75%, enquanto na  $[\text{CO}_2]$  de 700 ppm foi de 36%. Não se verificaram diferenças de expressão do gene *Lsi1* entre os genótipos. A expressão do gene *Lsi2*, nas raízes, foi 16% menor nas plantas sob  $[\text{CO}_2]$  de 700 ppm. Semelhantemente à expressão do gene *Lsi1*, também houve menor expressão do gene *Lsi2* nas plantas cultivadas na presença do Si e apresentaram magnitudes diferentes, a depender da  $[\text{CO}_2]$ . Enquanto o percentual de redução da expressão do gene *Lsi2* foi de 69% para as plantas +Si em  $[\text{CO}_2]$  ambiente, nas plantas +Si cultivadas sob elevada  $[\text{CO}_2]$  essa redução foi de 53%. Diferenças de expressão do gene *Lsi2* entre os genótipos também foram verificadas. As plantas WT, quando cultivadas sob elevada  $[\text{CO}_2]$ , tiveram uma redução de 29% na expressão do gene *Lsi2*, em relação à sua contraparte crescida em  $[\text{CO}_2]$  ambiente. Não se verificaram, contudo, diferenças de expressão do gene *Lsi2* no mutante, em função das  $[\text{CO}_2]$  testadas.



**Figura 1.** Efeitos do silício, Si (0 ou 2 mmol L<sup>-1</sup>: -Si ou +Si, respectivamente) e da concentração de CO<sub>2</sub> (400 ppm, barras cinzas; e 700 ppm, barras pretas) na taxa líquida de assimilação de CO<sub>2</sub>, *A* (A), condutância estomática, *g<sub>s</sub>* (B), concentração intercelular de CO<sub>2</sub>, *C<sub>i</sub>* (C), condutância mesofílica, *g<sub>m</sub>* (D) e taxa de transpiração (E) em dois genótipos de arroz, cv. ‘Oochikara’ (WT) e seu mutante defectivo para a absorção de silício (*lsi1*).



**Figura 2.** Efeitos do silício, Si (0 ou 2 mmol L<sup>-1</sup>: -Si ou +Si, respectivamente) e da concentração de CO<sub>2</sub> (400 ppm, barras cinzas; e 700 ppm, barras pretas) na velocidade máxima de carboxilação da RuBisCO em base C<sub>i</sub>,  $V_{cmax\_C_i}$  (A) (C<sub>i</sub> = concentração intercelular de CO<sub>2</sub>) e em base C<sub>c</sub>,  $V_{cmax\_C_c}$  (C) (C<sub>c</sub> = concentração de CO<sub>2</sub> no cloroplasto) e na taxa máxima de transporte de elétrons em base J<sub>max\_Ci</sub> (B) em base C<sub>c</sub>, J<sub>max\_Cc</sub> (D) em dois genótipos de arroz, cv. ‘Oochikara’ (WT) e seu mutante defectivo para a absorção de silício (*lsi1*).

### 3.3 Silício em folhas e grãos

O teor do Si foi maior quando houve a adição deste elemento à solução de cultivo (Figura 6, A e B, Tabela 5). Notavelmente, as maiores diferenças quanto ao teor do Si foram observadas nas folhas. A concentração de Si nas folhas das plantas WT+Si, à [CO<sub>2</sub>] ambiente, foi 42% maior quando comparada à do mutante na mesma condição de Si e [CO<sub>2</sub>] (*lsi1* +Si - 400 ppm). Por sua vez, quando cultivadas em elevada [CO<sub>2</sub>], o teor do Si nas folhas das plantas WT foi 41% inferior ao observado por sua contraparte (WT) em [CO<sub>2</sub>] ambiente. Contudo, o teor de Si das plantas WT+Si sob [CO<sub>2</sub>] elevada pouco diferiu do teor observado no mutante *lsi1* suplementado com Si em [CO<sub>2</sub>] ambiente (1%) ou sob elevada [CO<sub>2</sub>] (6%).

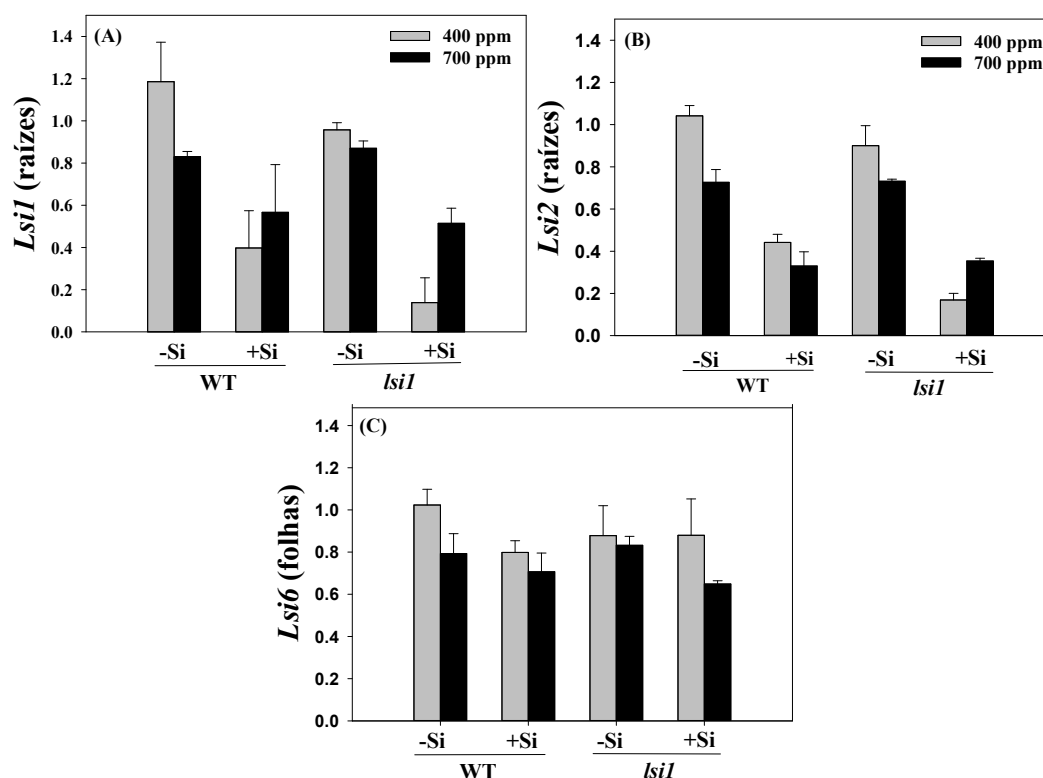
**Tabela 2.** Resultados (significância) da ANOVA (ns = não significativo; \*P<0.05; \*\*P<0.01; \*\*\*P<0.001) para os efeitos do CO<sub>2</sub> (CO<sub>2</sub>), Silício (Si) e genótipo de arroz (Ge), e suas interações, para os dados de trocas gasosas (taxa fotossintética (*A*), condutância estomática (*g<sub>s</sub>*), concentração intercelular de CO<sub>2</sub> (*C<sub>i</sub>*), taxa transpiratória (*E*), condutância do mesofilo (*g<sub>m</sub>*), velocidade máxima de carboxilação em base *C<sub>i</sub>* e em base *C<sub>c</sub>* (*V<sub>cmax\_Ci</sub>* e *V<sub>cmax\_Cc</sub>*, respectivamente), taxa máxima de transporte de elétrons em base *C<sub>i</sub>* e em base *C<sub>c</sub>* (*J<sub>max\_Ci</sub>* e *J<sub>max\_Cc</sub>*, respectivamente).

	CO <sub>2</sub>	Ge	Si	CO <sub>2</sub> x Ge	CO <sub>2</sub> x Si	Ge x Si	CO <sub>2</sub> x Si x Ge
<i>A</i>	***	*	**	ns	***	ns	ns
<i>g<sub>s</sub></i>	***	ns	*	ns	ns	ns	ns
<i>C<sub>i</sub></i>	***	ns	ns	ns	ns	ns	ns
<i>E</i>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
<i>g<sub>m</sub></i>	***	ns	ns	ns	ns	ns	ns
<i>V<sub>cmax_Cc</sub></i>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
<i>J<sub>max_Cc</sub></i>	***	ns	*	ns	ns	ns	ns
<i>V<sub>cmax_Ci</sub></i>	***	ns	ns	ns	ns	ns	ns
<i>J<sub>max_Ci</sub></i>	ns	ns	ns	ns	*	ns	ns

As maiores concentrações do Si foram verificadas nas cascas dos grãos do arroz, apresentando valores médios de 32 g kg<sup>-1</sup>, nas plantas WT+Si. Não se verificaram diferenças estatísticas na concentração de Si nas cascas dos grãos em resposta à [CO<sub>2</sub>]. Sob [CO<sub>2</sub>] ambiente, o teor do Si nas plantas supridas com este elemento (+Si), foi apenas 6% maior do que o observado pelas suas contrapartes (+Si) sob elevada [CO<sub>2</sub>]. As plantas WT cultivadas em [CO<sub>2</sub>] ambiente tiveram teor de Si nas cascas 10% superior ao mutante na mesma [CO<sub>2</sub>]. O teor do Si no endosperma do grão não foi alterado pelos tratamentos.

### 3.4 Metabólitos

As concentrações dos metabólitos analisados nas folhas foram minimamente afetadas pelos tratamentos (Figura 4, Tabela 4). Não houve efeito da [CO<sub>2</sub>] e da adição do Si nas concentrações de amido e proteínas nas folhas, independentemente dos genótipos. Contudo, as concentrações de glicose e frutose foram maiores nas plantas crescidas em elevada [CO<sub>2</sub>]. O Si, por sua vez, reduziu a concentração de glicose nas folhas, sem alterar, no entanto, os conteúdos de frutose e sacarose.



**Figura 3.** Os efeitos do silício (Si) (0 ou 2 mmol L<sup>-1</sup>: -Si ou +Si, respectivamente) e da concentração de CO<sub>2</sub> (400 ppm, barras cinzas; e 700 ppm, barras pretas) na expressão relativa dos genes que codificam os transportadores *Lsi1* (A), *Lsi2* (B) e *Lsi6* (C) em folhas-bandeira ou raiz de arroz. Os dados foram normalizados com as plantas WT-Si em [CO<sub>2</sub>] de 400 ppm. Quatro replicatas biológicas independentes foram utilizadas.

Nos grãos, não foram verificadas alterações pelos tratamentos nas concentrações de sacarose, amido e proteínas (Figura 4, Tabela 4). A elevada [CO<sub>2</sub>] proporcionou um aumento de 51% na concentração de frutose e 119% na concentração de glicose nos grãos. As plantas do mutante *lsi1* apresentaram um aumento de 15% na concentração de glicose. A concentração de frutose, contudo, não foi influenciada em função dos genótipos. O Si, por sua vez, não alterou a concentração dos metabólitos analisados nos grãos.

### 3.5 Análise nutricional

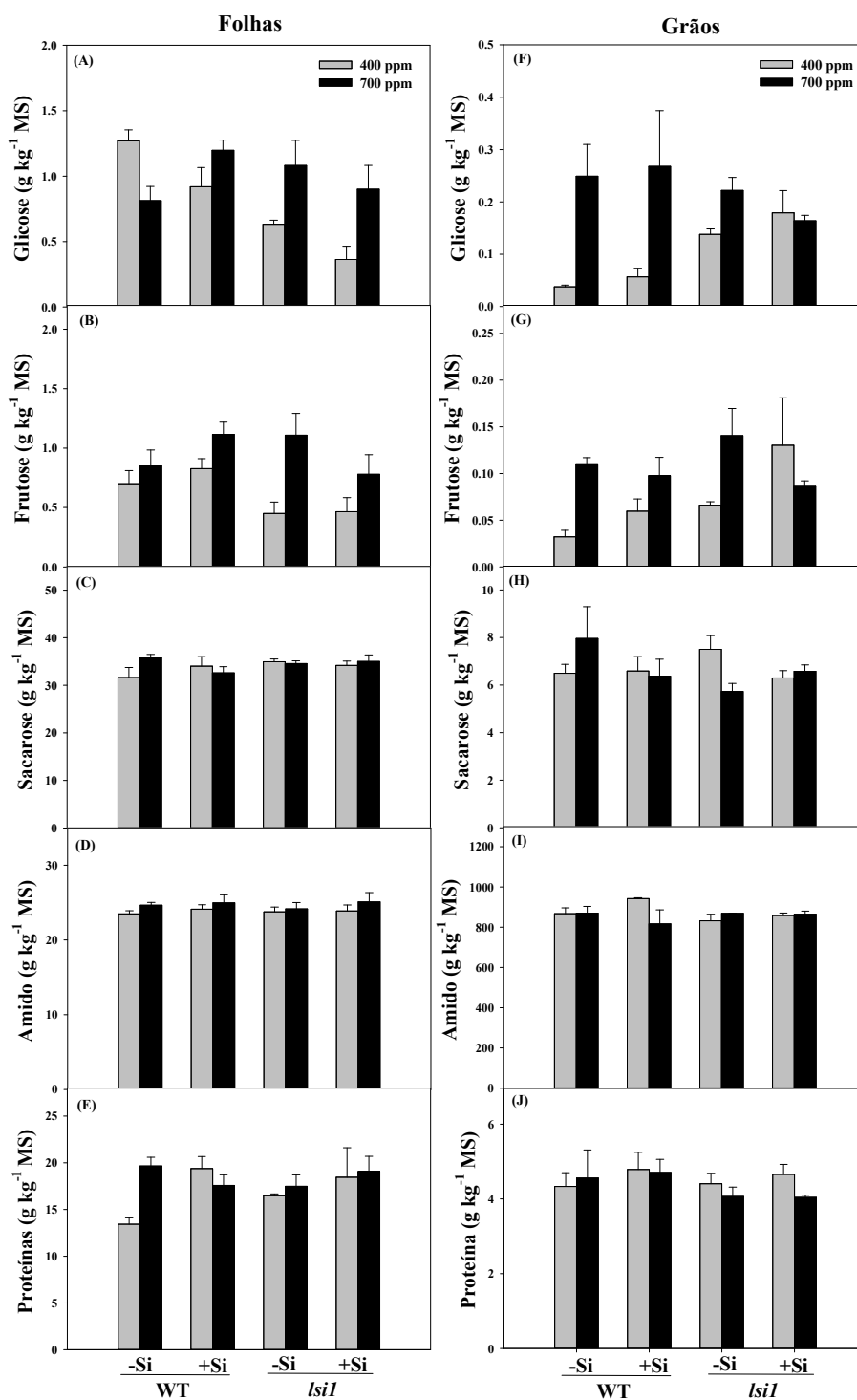
A maioria dos nutrientes teve o seu teor reduzido nas folhas sob aumento da [CO<sub>2</sub>] (Figura 5 e Figura 6, Tabela 5). Essa redução foi de 6% para o nitrogênio, 21% para o cálcio, 12% para o fósforo, 26% para o ferro e de 17% para o zinco. O Si, por sua vez, aumentou em 31% o teor de ferro nas folhas e acarretou uma redução de 25% no teor de fósforo.

O incremento da [CO<sub>2</sub>] acarretou um aumento de 14% no teor de nitrogênio, de 10% no teor de magnésio e de 35% no teor de cálcio nas cascas dos grãos. No entanto, verificaram-se reduções nos teores do potássio (17%) e do ferro nas plantas do genótipo *lsi1* nessas estruturas. Nas plantas suplementadas com o Si, por sua vez, verificou-se aumento no teor de cálcio, nitrogênio e do ferro nas cascas dos grãos. Contudo, nessas estruturas, houve redução do teor de fósforo (19%) e de magnésio (30%).

**Tabela 3.** Resultados (significância) da ANOVA (ns = não significativo; \*P<0.05; \*\*P<0.01; \*\*\*P<0.001) para os efeitos do CO<sub>2</sub> (CO<sub>2</sub>), Silício (Si) e genótipo de arroz (Ge), e suas interações, para a expressão relativa dos genes *Lsi6* (folha), *Lsi1* (raiz) e *Lsi2* (raiz)

	CO <sub>2</sub>	Si	Ge	CO <sub>2</sub> x Si	CO <sub>2</sub> x Ge	Ge x Si	CO <sub>2</sub> x Si x Ge
<b><i>Lsi6</i> (folha)</b>	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns
<b><i>Lsi1</i> (raiz)</b>	ns	***	ns	*	***	***	ns
<b><i>Lsi2</i> (raiz)</b>	*	***	*	**	**	ns	ns

Os teores dos macronutrientes e dos micronutrientes no endosperma dos grãos foram minimamente afetados pelos tratamentos impostos. Houve redução no teor de potássio no endosperma nos dois genótipos com o aumento da [CO<sub>2</sub>], e redução da concentração do zinco nas plantas do mutante *lsi1* cultivadas sob elevada [CO<sub>2</sub>]. O Si, por sua vez, aumentou apenas o teor de cálcio no endosperma, independentemente do genótipo ou da [CO<sub>2</sub>].



**Figura 4.** Efeitos do silício, Si (0 ou 2 mmol L<sup>-1</sup>: -Si ou +Si, respectivamente) e da concentração de CO<sub>2</sub> (400 ppm, barras cinzas; e 700 ppm, barras pretas) na concentração de glicose (A e F), frutose (B e G), sacarose (C e H), amido (D e I) e proteínas (E e J) em folhas e grãos de dois genótipos de arroz, cv. ‘Oochikara’ (WT) e seu mutante defeituoso para a absorção de silício (*lsi1*).

### 3.6 Crescimento e Produção

De modo geral, o Si e a alta [CO<sub>2</sub>] melhoraram a produção das plantas de arroz, de forma independente, e poucas respostas foram atribuídas aos genótipos. Sob elevada [CO<sub>2</sub>] os efeitos benéficos do Si sobre os parâmetros de produção (Figuras 7 e 8, Tabela 6) não foram observados. A área foliar (AF) e a área foliar específica (AFE) aumentaram em resposta à elevada [CO<sub>2</sub>], com percentuais de 37 e 5%, respectivamente (Figura 7, Tabela 6). A AFE, contudo, foi menor nas plantas suplementadas com Si (+Si), o que pode estar associado à maior massa de folhas verificada nessas plantas, sem alterações, contudo, na AF. A altura da planta, por sua vez, à [CO<sub>2</sub>] ambiente, foi superior nas plantas WT+Si, sem diferenciar-se, contudo, das plantas cultivadas em elevada [CO<sub>2</sub>] (independentemente do genótipo ou da suplementação com Si).

O número de perfilhos foi incrementado nas plantas cultivadas sob elevada [CO<sub>2</sub>] ( $P < 0,001$ ), não havendo efeito do Si. O número de panículas por planta, por sua vez, foi aumentado tanto pela elevada [CO<sub>2</sub>] quanto pelo Si, mas sem interação entre eles ( $P = 0,979$ ).

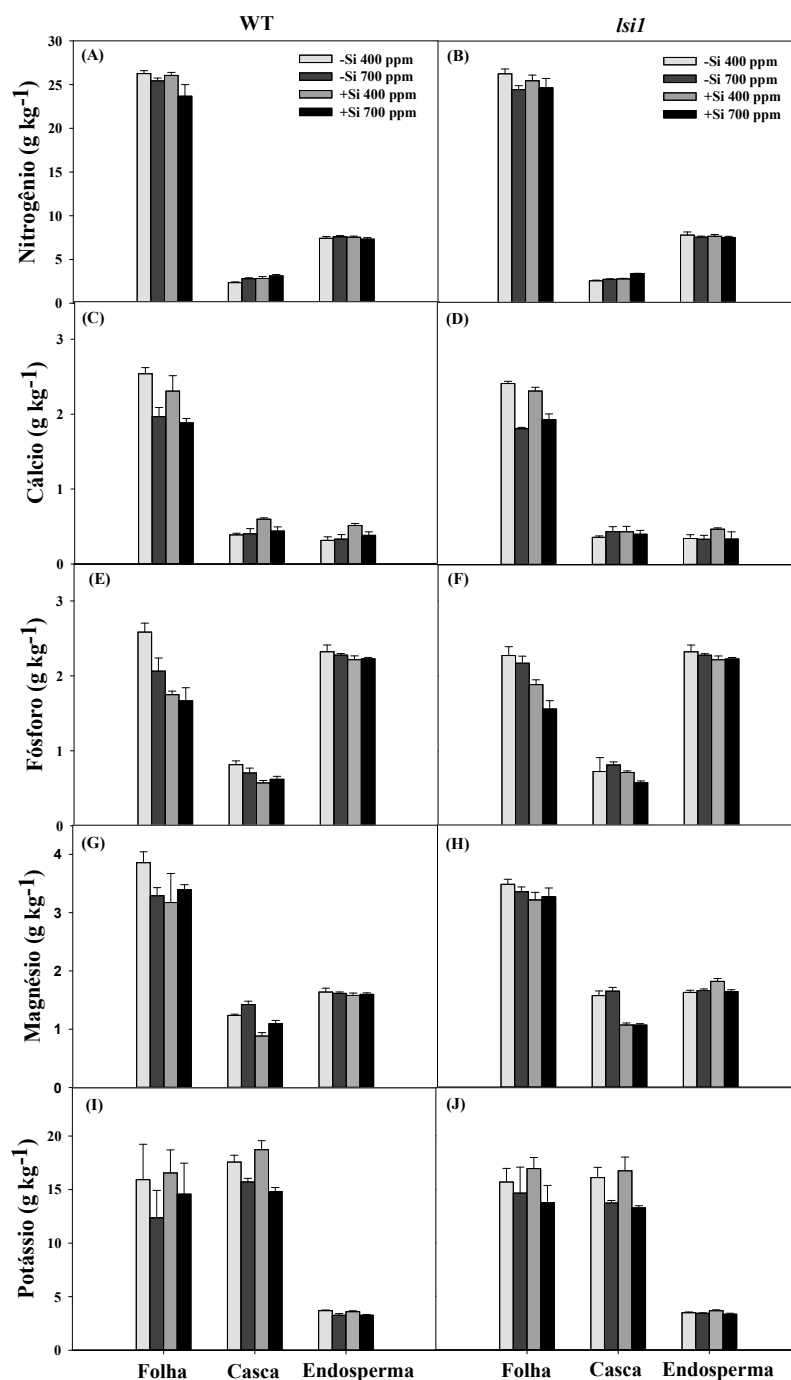
As massas secas de folhas e colmos foram incrementadas, de forma independente, pela elevada [CO<sub>2</sub>] e pelo Si (Figura 7, A e B), sem diferenças entre genótipos. Contudo, o incremento à massa dos colmos foi mais acentuado pela alta [CO<sub>2</sub>] (54%) quando comparado ao Si (17%). A massa das raízes foi maior nas plantas cultivadas sob elevada [CO<sub>2</sub>] (Figura 7, C). A massa de grãos foi incrementada pela elevada [CO<sub>2</sub>] (30%) e pelo Si (27%), sendo maior ( $P < 0,001$ ), nas plantas WT em relação às do mutante, na [CO<sub>2</sub>] ambiente (Figura 7, D). Como consequência do aumento da massa de grãos, o índice de colheita (IC) foi maior nas plantas sob elevada [CO<sub>2</sub>] (35%), independentemente do suprimento com Si e do genótipo, e nas plantas WT+Si cultivadas em [CO<sub>2</sub>] ambiente (33%) (Figura 8, Tabela 6).

O número de grãos por panícula foi maior nas plantas cultivadas sob elevada [CO<sub>2</sub>], independentemente do genótipo ou da suplementação com Si, e nas plantas WT+Si cultivadas em [CO<sub>2</sub>] ambiente. A elevada [CO<sub>2</sub>] e a suplementação silícica aumentaram o número de grãos por planta, de forma independente. A massa de mil grãos foi maior nas plantas suplementadas com Si, sem efeito, contudo, da elevada [CO<sub>2</sub>]. O percentual de grãos cheios (Tabela 6), por sua vez, não foi alterado por nenhum dos tratamentos.

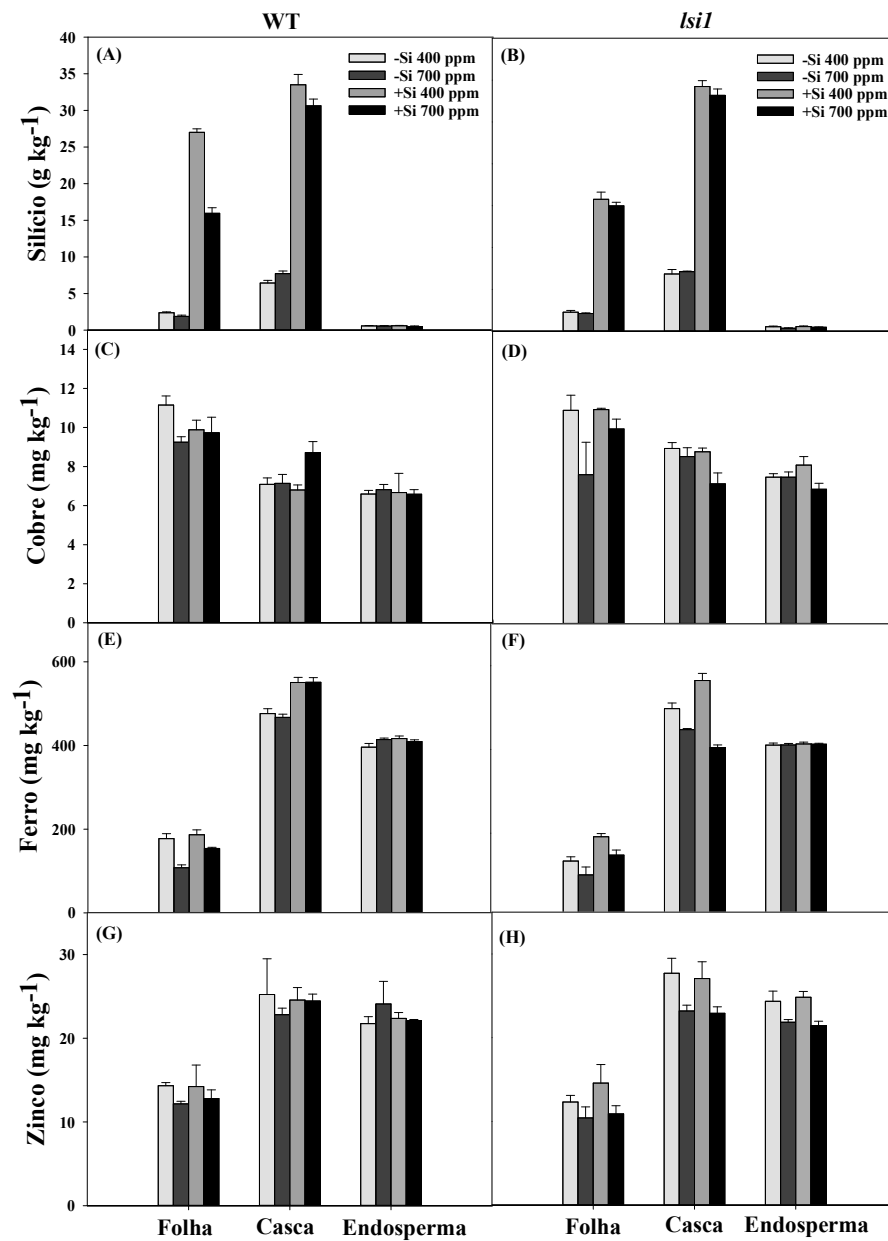


**Tabela 4.** Resultados (significância) da ANOVA (ns = não significativo; \*P<0.05; \*\*P<0.01; \*\*\*P<0.001) para os efeitos do CO<sub>2</sub> (CO<sub>2</sub>), Silício (Si) e genótipo de arroz (Ge), e suas interações, para os dados de glicose, frutose, sacarose, amido e proteínas em folhas e grãos

	<b>Parâmetros</b>	<b>CO<sub>2</sub></b>	<b>Si</b>	<b>Ge</b>	<b>CO<sub>2</sub> x Si</b>	<b>CO<sub>2</sub> x Ge</b>	<b>Ge x Si</b>	<b>CO<sub>2</sub> x Si x Ge</b>
<b>Folha</b>	<b>Glicose</b>	*	ns	**	*	**	ns	ns
	<b>Frutose</b>	***	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	<b>Sacarose</b>	ns	ns	ns	***	ns	ns	***
	<b>Amido</b>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	<b>Proteínas</b>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
<b>Grão</b>	<b>Glicose</b>	***	ns	ns	ns	*	ns	ns
	<b>Frutose</b>	*	ns	ns	*	ns	ns	ns
	<b>Sacarose</b>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	<b>Amido</b>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	<b>Proteínas</b>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns



**Figura 5.** Efeitos do silício, Si (0 ou 2 mmol L<sup>-1</sup>: -Si ou +Si, respectivamente) e da concentração de CO<sub>2</sub> (400 ppm, barras cinzas claro; e 700 ppm, barras cinza escuro e pretas) no teor de nitrogênio (A e B), cálcio (C e D), fósforo (E e F), magnésio (G e H) e potássio (I e J) em folha, casca e endosperma de dois genótipos de arroz, cv. ‘Oochikara’ (WT) e seu mutante defectivo para a absorção de silício (*lsi1*).



**Figura 6.** Efeitos do silício, Si (0 ou 2  $\text{mmol L}^{-1}$ : -Si ou +Si, respectivamente) e da concentração de  $\text{CO}_2$  (400 ppm, barras cinzas claro; e 700 ppm, barras cinza escuro e pretas) no teor de silício (A e B), cobre (C e D), ferro (E e F) e zinco (G e H) em folha, casca e endosperma de dois genótipos de arroz, cv. 'Oochikara' (WT) e seu mutante defeitivo para a absorção de silício (*lsi1*).

**Tabela 5.** Resultado da ANOVA (ns = não significativo; \*P<0.05; \*\*P<0.01; \*\*\*P<0.001) para os efeitos do CO<sub>2</sub>, do silício (Si) e do genótipo (Ge) e suas interações para as concentrações de silício (Si), cálcio (Ca), fósforo (P), magnésio (Mg), nitrogênio (N), cobre (Cu), ferro (Fe) e zinco (Zn) em folhas, endosperma e casca de arroz

	Parâmetros	CO <sub>2</sub>	Si	Ge	CO <sub>2</sub> x Si	CO <sub>2</sub> x Ge	Ge x Si	CO <sub>2</sub> x Si x Ge
<b>Folha</b>	Si	***	***	***	**	**	*	**
	Ca	***	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	P	**	***	ns	ns	ns	ns	ns
	Mg	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	K	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	N	**	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Cu	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Fe	***	***	ns	ns	ns	ns	ns
	Zn	**	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	<b>Casca</b>	Si	ns	***	*	*	ns	**
Ca		ns	*	ns	*	ns	ns	ns
P		ns	*	ns	ns	ns	ns	ns
Mg		**	***	***	ns	*	*	ns
K		***	ns	***	ns	ns	ns	ns
N		***	***	ns	ns	ns	ns	ns
Cu		ns	ns	ns	ns	***	*	*
Fe		***	***	***	**	*	*	**
Zn		ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
<b>Endosperma</b>	Si	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Ca	ns	*	ns	*	ns	ns	ns
	P	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Mg	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	K	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	N	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Cu	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Fe	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Zn	ns	ns	ns	ns	*	ns	ns

#### 4. Discussão

##### *O Si e a elevada [CO<sub>2</sub>] incrementam a taxa fotossintética, via mecanismos diferentes*

Tanto o Si como a elevada [CO<sub>2</sub>] acarretaram incrementos em *A*. No caso do Si, esses aumentos estiveram associados ao aumento de *g<sub>s</sub>* (e transpiração da planta inteira), tal qual observado nas plantas WT+Si sob [CO<sub>2</sub>] ambiente. Resultados semelhantes foram observados por Lavinsky et al. (2016). No caso da elevada [CO<sub>2</sub>], aumentos em *A* foram acompanhados por reduções em *g<sub>s</sub>* e *g<sub>m</sub>*, particularmente nas plantas WT+Si. A despeito de um aumento da resistência difusional sob alta [CO<sub>2</sub>], o aumento do gradiente de [CO<sub>2</sub>] entre a

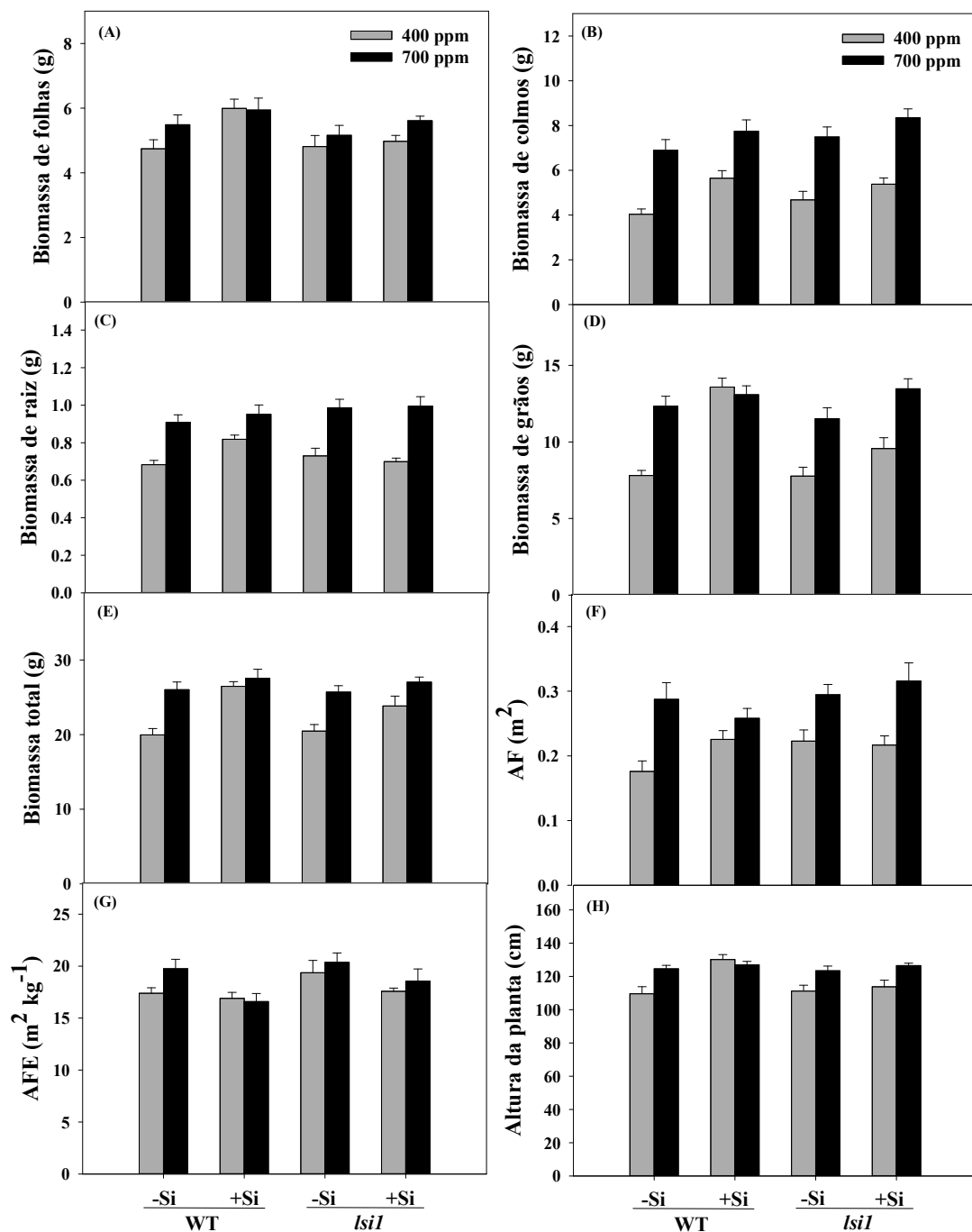
atmosfera e o interior da folha levou a um maior suprimento de  $\text{CO}_2$  (maiores  $C_i$  e provavelmente maiores  $C_c$ ) para o processo fotossintético. Nesse contexto, espera-se aumento da capacidade carboxilativa da RuBisCO em paralelo à redução de sua capacidade oxigenativa (Seneweera et al. 2011). No presente estudo, independentemente dos tratamentos, não se verificou redução da atividade *in vivo* da RuBisCO, uma vez que não houve aclimação da velocidade máxima de carboxilação em base  $C_c$  em resposta à elevada  $[\text{CO}_2]$  ( $V_{\text{cmax}_C_c}$ ), como também não se observou redução das taxas máximas de transporte de elétrons utilizadas para regeneração da RuBP ( $J_{\text{max}}$ ). Ainsworth & Long (2005), por meio de meta-análise, destacaram que a aclimação da fotossíntese à elevada  $[\text{CO}_2]$  parece ser mais pronunciada em plantas que possuem suprimento inadequado de nitrogênio (N), uma vez que a deficiência de N pode restringir o desenvolvimento de novos drenos e promover um desequilíbrio na relação fonte-dreno, o que não foi observado no presente estudo. Ademais, Ainsworth et al. (2003) verificaram correlação entre  $V_{\text{cmax}}$  e disponibilidade de N, e constataram que, com adequado suprimento de N, não houve reduções significativas em  $V_{\text{cmax}}$ , quando havia alta força do dreno e alta capacidade da fonte. No presente estudo, verificou-se uma pequena redução (6%) do N nas folhas, visto que a redução média do N sob elevada  $[\text{CO}_2]$  está na faixa de 13-16% (DaMatta et al. 2010). Portanto, neste estudo, os decréscimos tênues dos níveis de N não foram suficientes para desencadear alterações em  $V_{\text{cmax}}$  e  $J_{\text{max}}$ .

Acúmulo de hexoses pode levar à repressão de genes fotossintéticos (Sheen, 1990) e, adicionalmente, pode ocorrer aclimação fotossintética, com aumento nas concentrações foliares de amido (Li et al. 1999). O fato de as concentrações de glicose e frutose terem sido alteradas apenas marginalmente em resposta aos tratamentos, em paralelo à constância das concentrações de sacarose e amido, também suportam a conclusão de que não houve aclimação fotossintética nas condições do presente estudo. Cumpre ressaltar que, tanto a elevada  $[\text{CO}_2]$  como o Si (plantas WT+Si sob  $[\text{CO}_2]$  ambiente), levaram a maiores produções de grãos (ver à frente). O aumento da força do dreno provavelmente levou ao estímulo da capacidade da fonte (maiores  $A$  na folha-bandeira). Conquanto o Si fez aumentar, ainda que discretamente, mas de modo significativo, a massa de 1000 grãos, sugere-se que a capacidade da fonte foi suficiente para sustentar essa maior força do dreno. Estes dados estão em concordância com recentes informações sobre a estreita dependência entre fonte e dreno no controle da partição de assimilados (Yu et al. 2015). Em síntese, maior força do dreno aumentou a magnitude de  $A$  das folhas-bandeira, mas sem afetar, provavelmente, a capacidade

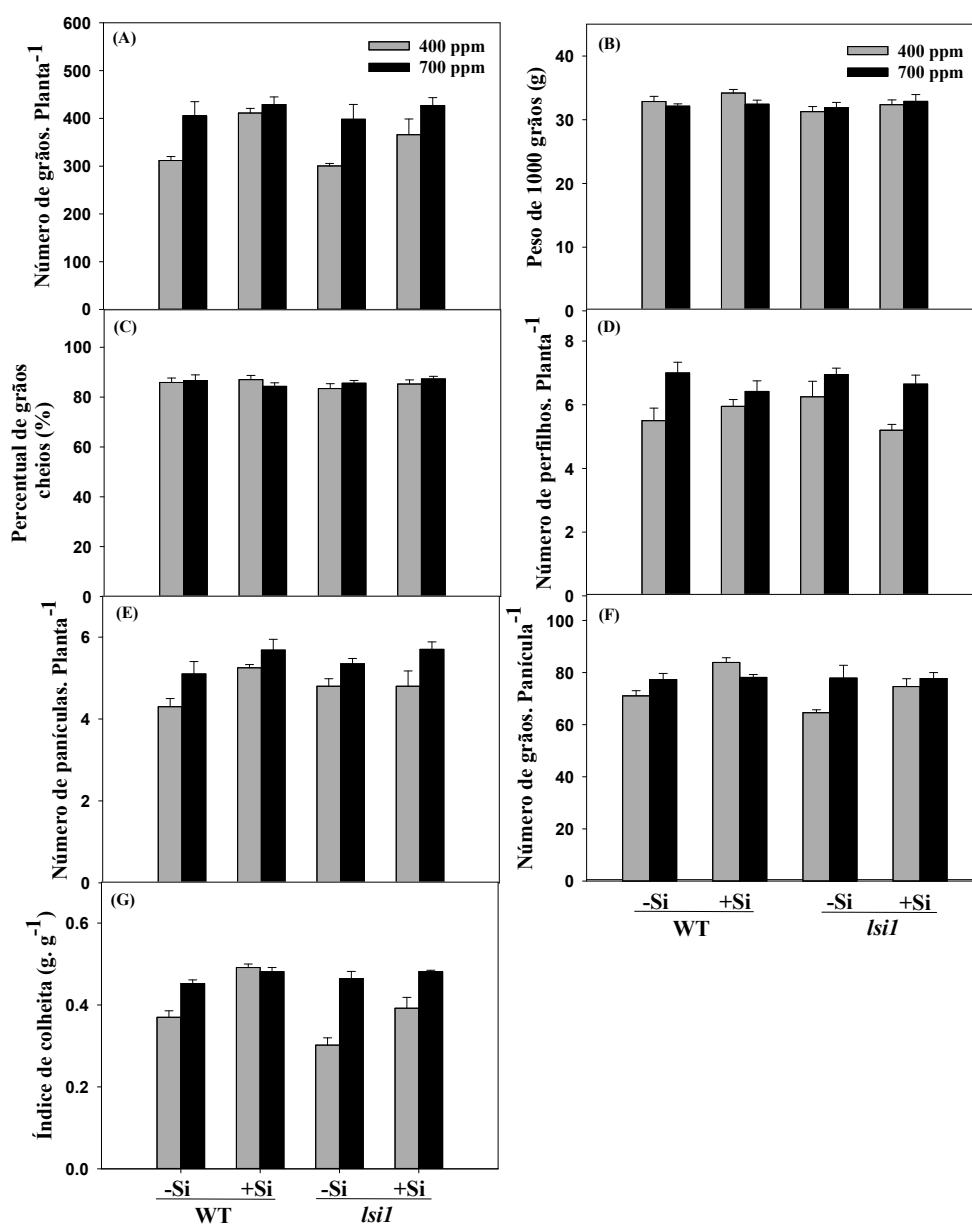
bioquímica da RuBisCO em fixar CO<sub>2</sub>, independentemente dos tratamentos aplicados. Nas plantas que acumularam mais Si (WT), este elemento promoveu incrementos à fotossíntese via reduções de limitações difusivas. Quanto ao CO<sub>2</sub>, em níveis elevados, houve aumento de resistências difusivas, fato mais que compensado pelo maior gradiente de [CO<sub>2</sub>] entre a atmosfera e o cloroplasto.

*As concentrações foliares de Si são reduzidas sob elevada [CO<sub>2</sub>]*

As concentrações foliares de Si devem estar largamente associadas a três fatores: (i) capacidade radicular de absorção (associada com a biomassa radicular e a capacidade de absorção por unidade de raiz (e provavelmente com a expressão dos transportadores de Si)), (ii) capacidade de transporte para a parte aérea (fluxo em massa associado com a transpiração), e (iii) efeitos de diluição, que comumente ocorrem quando uma dada quantidade de um elemento é distribuída numa maior biomassa. As maiores concentrações foliares de Si foram precisamente observadas nas plantas WT sob [CO<sub>2</sub>] ambiente. É improvável que diferenças de concentração de Si entre as plantas dos diferentes tratamentos estejam associadas com aspectos morfológicos, porquanto houve aumento relativo na biomassa radicular em relação à biomassa total (maior fração de biomassa radicular) nas plantas sob elevada [CO<sub>2</sub>]. Nas plantas WT sob [CO<sub>2</sub>] ambiente, não houve variação de biomassa foliar (e biomassa total) em resposta ao CO<sub>2</sub>; portanto, os maiores níveis de Si dessas plantas não devem estar associados a potenciais aspectos de diluição. Registra-se também que a expressão dos genes *Lsi1* e *Lsi2*, nas raízes, decresceu, em resposta à fertilização silícica e ao aumento da [CO<sub>2</sub>]. Isso explica, em parte, os menores níveis de Si nas plantas sob alta [CO<sub>2</sub>]. Em todo o caso, sugere-se que as maiores concentrações de Si nas plantas WT sob [CO<sub>2</sub>] ambiente estejam fundamentalmente associadas à maior transpiração da planta (e maiores g<sub>s</sub>) por unidade de área foliar. Os maiores níveis de Si (42%) nas plantas WT em [CO<sub>2</sub>] ambiente em relação ao de seu mutante *lsi1* nessa condição de [CO<sub>2</sub>] podem bem explicar o porquê de o Si ter acarretado estímulo à produção (e à fotossíntese) apenas nas plantas WT sob [CO<sub>2</sub>] ambiente. Nas plantas WT sob elevada [CO<sub>2</sub>], e nas plantas do mutante, independentemente da [CO<sub>2</sub>], os maiores níveis de Si não resultaram, portanto, em estímulo à produção ou à fotossíntese. Estes dados são consistentes com os de Detmann et al. (2012) e Lavinsky et al. (2016) acerca do papel do Si no estímulo à produção de grãos e *A* em plantas de arroz.



**Figura 7.** Efeitos do silício, Si (0 ou 2 mmol L<sup>-1</sup>: -Si ou +Si, respectivamente) e da concentração de CO<sub>2</sub> (400 ppm, barras cinzas; e 700 ppm, barras pretas) na biomassa de folhas (A), biomassa de colmos (B), biomassa de raiz (C), biomassa de grãos (D), biomassa total (E), área foliar, AF, (F), área foliar específica, AFE (G) e altura da planta (H) de dois genótipos de arroz, cv. ‘Oochikara’ (WT) e seu mutante defectivo para a absorção de silício (*lsi1*).



**Figura 8.** Efeitos do silício, Si (0 ou 2 mmol L<sup>-1</sup>: -Si ou +Si, respectivamente) e da concentração de CO<sub>2</sub> (400 ppm, barras cinzas; e 700 ppm, barras pretas) no número de grãos por planta (A), peso de 1000 grãos (B), percentual de grãos cheios (C), número de perfilhos por planta (D), número de panículas por planta (E), número de grãos por panícula (F) e índice de colheita (G) de dois genótipos de arroz, cv. ‘Oochikara’ (WT) e seu mutante defeitivo para a absorção de silício (*lsi1*).



**Tabela 6.** Resultados (significância) da ANOVA (ns = não significativo; \*P<0.05; \*\*P<0.01; \*\*\*P<0.001) para os efeitos do CO<sub>2</sub> (CO<sub>2</sub>), Silício (Si) e genótipo de arroz (Ge), e suas interações, para os dados de produção, área foliar (AF), área foliar específica (AFE) e altura da planta (altura)

	CO <sub>2</sub>	Si	Ge	CO <sub>2</sub> x Si	CO <sub>2</sub> x Ge	Ge x Si	CO <sub>2</sub> x Si x Ge
Nº grãos. planta <sup>-1</sup>	***	***	*	ns	ns	ns	ns
Massa de 1000 grãos (g)	ns	*	ns	*	ns	ns	ns
% grãos cheios	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Nº perfilhos. planta <sup>-1</sup>	***	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Nº panículas. planta <sup>-1</sup>	***	**	ns	ns	ns	ns	ns
Nº grãos. panícula <sup>-1</sup>	*	**	*	**	*	ns	ns
AFE (m <sup>2</sup> kg <sup>-1</sup> )	ns	**	*	ns	ns	ns	ns
Altura (cm)	***	*	ns	*	ns	ns	*
Massa de folhas (g)	*	**	ns	ns	ns	ns	ns
Massa de colmos (g)	***	**	ns	ns	ns	ns	ns
Massa de raízes (g)	***	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Massa de grãos (g)	*	***	*	ns	ns	ns	ns
Massa total (g)	***	***	ns	ns	ns	ns	ns
Índice de colheita (g. g <sup>-1</sup> )	***	***	***	***	***	ns	ns
AF (m <sup>2</sup> )	***	ns	ns	ns	ns	ns	ns

Registra-se que, em dois estudos recentes, foram observadas variações na concentração foliar de Si em resposta ao aumento da [CO<sub>2</sub>]. Johnson & Hartley (2018), estudando espécies de gramíneas nativas e exóticas em um cenário de [CO<sub>2</sub>] de 640 ppm, verificaram redução do teor de Si nessas plantas. Ryalls et al. (2017) também verificaram redução na concentração do Si em espécies de gramíneas cultivadas em dois cenários de [CO<sub>2</sub>] atmosférica, 640 e 800 ppm. Contudo, não foram investigadas nesses estudos, quais as possíveis causas associadas à redução do teor de Si nas plantas analisadas.

*Apesar de alterações na composição de minerais nas folhas e casca, em resposta ao Si e à [CO<sub>2</sub>], a composição nutricional do grão (endosperma) foi minimamente alterada pelos tratamentos*

Reduções globais nos teores de nutrientes nas plantas sob [CO<sub>2</sub>] elevada têm sido descritas na literatura (Seneweera & Conroy, 1997; Jin et al. 2019), mas menos acentuadamente no grão (Zhu et al. 2018), corroborando com os dados obtidos no presente estudo. Essa diminuição no teor dos nutrientes ocorre pelo fato de haver aumento na taxa de crescimento das plantas sob alta [CO<sub>2</sub>] e o suprimento de nutrientes não aumenta de forma

paralela à taxa de crescimento, gerando um efeito de diluição (Stitt & Krapp 1999). Zhu et al. (2018) constataram uma redução nos teores de zinco e ferro em grãos de plantas de arroz cultivadas sob elevada [CO<sub>2</sub>]. Manderscheid et al. (1995), estudando o impacto do aumento da [CO<sub>2</sub>] sobre o teor dos elementos minerais em cultivares de trigo e de cevada, verificaram redução no teor da maioria dos macronutrientes e micronutrientes sob elevada [CO<sub>2</sub>].

A redução do teor de fósforo nas folhas das plantas cultivadas sob elevada [CO<sub>2</sub>] (-12%) e nas plantas suplementadas com Si na [CO<sub>2</sub>] ambiente (-25%), podem estar relacionadas à maior demanda energética e metabólica nessas plantas, que exibiram maior produção. Malavolta et al. (1997) destacam que, em folhas maduras, pode haver redução do teor de fósforo, uma vez que este pode ser conduzido, via floema, para regiões com maior demanda metabólica, como frutos em desenvolvimento, uma vez que o fósforo é substrato para a síntese de ATP (Fabiańska et al. 2019) que é requerido, por sua vez, para suprir energia na formação de novas estruturas reprodutivas e vegetativas das plantas (Millar et al. 2011).

No estudo da composição mineral das plantas sob elevada [CO<sub>2</sub>], muita atenção é dada à variação do teor de N, pois a manutenção da capacidade de carboxilação das folhas, em ambiente sob alta [CO<sub>2</sub>], depende do suprimento de N (Ellsworth et al. 2004) que, por sua vez, impactará a produção das plantas (Kim et al. 2003). No presente estudo, houve discreta redução no nível de N nas folhas das plantas cultivadas sob elevada [CO<sub>2</sub>], que não impactou na produção dessas plantas. Kim et al. (2003) analisaram a produção de plantas de arroz sob elevada [CO<sub>2</sub>], submetidas a três doses de N (alta, média e baixa). Os autores constataram que houve incremento da produção com o aumento da [CO<sub>2</sub>], exceto nas plantas que receberam baixa dose de N.

O acúmulo de amido em grãos tem sido observado com o aumento da [CO<sub>2</sub>] atmosférica (Fangmeier et al. 1999; Aranjuelo et al. 2011; Zhang et al. 2015) em contraste à redução da concentração de proteínas (Högy et al. 2013). No presente estudo não se verificaram alterações nos conteúdos de amido e proteínas pelos tratamentos. Porteaus et al. (2009) estudando cultivares de trigo cultivadas sob elevada [CO<sub>2</sub>], verificaram que o aumento do conteúdo de amido nos grãos ocorreu nas plantas que tiveram um baixo suprimento de N.

*O Si e a elevada [CO<sub>2</sub>] aumentam, sem efeitos complementares, a biomassa e a produção de grãos*

Os efeitos positivos do aumento da [CO<sub>2</sub>] sobre o ganho de biomassa, conforme observados no presente trabalho, têm sido relatados em vários estudos (DaMatta et al. 2010). Roy et al. (2012) constataram o aumento da produção de matéria seca em plantas de arroz com o incremento da [CO<sub>2</sub>]. Palacios et al. (2019) verificaram aumento da biomassa de folhas em plantas de soja cultivadas em elevada [CO<sub>2</sub>]. Esse incremento da biomassa à elevada [CO<sub>2</sub>] tem sido atribuído ao aumento em *A*.

O Si, semelhantemente à elevada [CO<sub>2</sub>], também incrementou a massa seca da parte aérea vegetativa das plantas. Detmann et al. (2012), avaliando os mesmos genótipos aqui investigados, não observaram diferenças significativas na massa foliar desses genótipos em resposta à suplementação com silício, corroborando os relatos de Ma & Yamaji (2006) de que o Si não influencia o crescimento vegetativo das plantas. Esses resultados, contudo, não são suportados pelos dados deste estudo, o que poderia ser explicado por diferenças nas condições de crescimento das plantas, que, foram avaliadas no estágio reprodutivo.

Não se evidenciaram alterações na biomassa radicular entre as plantas +Si e -Si, possivelmente porque o Si é absorvido e transportado para a parte aérea, e não se acumula no sistema radicular (Ma, 2002; Ma et al. 2006). Por outro lado, plantas submetidas à elevada [CO<sub>2</sub>] exibiram maior biomassa radicular, talvez associado à maior demanda de influxo de nutrientes associado à maior atividade fotossintética e produção de carboidratos, de modo a evitar a aclimação fotossintética ocasionada pelo aumento da [CO<sub>2</sub>] (Ainsworth & Long, 2005).

Os aumentos na produção, constatados nas plantas cultivadas sob elevada [CO<sub>2</sub>], estão relacionados, dentre outros fatores, ao maior número de perfilhos e, por consequência, maior número de panículas e de grãos por panícula, uma vez que a massa individual dos grãos não foi alterada nessas plantas. Kim et al. (2003) verificaram aumento no número de grãos em plantas de arroz sob elevada [CO<sub>2</sub>], fato que foi associado ao incremento do número de perfilhos. O Si, por sua vez, também aumentou a produção das plantas de arroz, no entanto, sem alterar o número de perfilhos. Contudo, diferentemente do observado para as plantas cultivadas em alta [CO<sub>2</sub>], verificou-se aumento da massa individual dos grãos nas plantas supridas com Si. Ambos, elevada [CO<sub>2</sub>] e Si, promoveram aumento no número de grãos e de panículas, que correspondem a

aumentos na atividade dos drenos nas plantas de arroz (Lavinsky et al. 2016; White et al. 2016).

Os efeitos positivos do Si sobre a produção do arroz, conforme observado no presente estudo, têm sido atribuídos à maior produção de grãos, como consequência da maior remobilização de assimilados estimulada pelo Si (Tamai & Ma, 2008; Detmann, et al. 2012; Lavinsky et al. 2016; Palacios et al. 2019), caracterizando maior força do dreno que, por sua vez, leva a um estímulo da capacidade da fonte (Detmann, et al. 2012; Lavinsky et al. 2016). Isso explica a maior massa individual de grãos e o maior índice de colheita das plantas WT+Si cultivadas na [CO<sub>2</sub>] de 400 ppm. Por outro lado, o aumento da [CO<sub>2</sub>] *per se* também acarreta maior rendimento de sementes e o peso de espiguetas e de grãos (Kim et al. 2003; Yang et al. 2006; Liu et al. 2008) em arroz, e com aumentos correspondentes na atividade fotossintética (Ainsworth & Long, 2005).

Os efeitos do Si sobre a produção (e parâmetros de trocas gasosas) de plantas de arroz sob elevada [CO<sub>2</sub>] são pioneiramente aqui apresentados. Não se verificaram aumentos complementares da *A* e dos ganhos produtivos nas plantas sob [CO<sub>2</sub>] elevada com a suplementação do Si, uma vez que tanto o Si como a alta [CO<sub>2</sub>] resultam em mesmo tipo de resposta, em termos de produção, nas plantas de arroz (Liu et al. 2008; Detmann et al. 2012; Kim et al. 2003; Lavinsky et al. 2016). Em outras palavras, não se verificou qualquer efeito positivo do Si, sobre os parâmetros de produção, sob elevada [CO<sub>2</sub>]. Mesmo as plantas do mutante *lsi1*, que acumulam menos Si que suas contrapartes WT, tiveram a massa de grãos e o índice de colheita estatisticamente iguais aos das plantas WT sob [CO<sub>2</sub>] de 700 ppm, independentemente da suplementação com Si. Tomados em conjunto, estes resultados sugerem que os efeitos positivos do Si sobre a produção (observados apenas nas plantas WT, que acumulam mais Si, sob [CO<sub>2</sub>] de 400 ppm) são minimizados ou anulados sob [CO<sub>2</sub>] elevada. Deve-se registrar, no entanto, que, embora a elevada [CO<sub>2</sub>] proporcione os mesmos aumentos produtivos promovidos pelo Si nas plantas, a redução da concentração deste elemento pode diminuir a capacidade de defesa dessas plantas, uma vez que está bem estabelecido na literatura a associação do Si com o aumento da tolerância a diversos estresses bióticos e abióticos (Debona et al., 2017; Johnson & Hartley 2018). Resta investigar a capacidade do Si em reduzir efeitos de estresses bióticos e abióticos em plantas de arroz sob elevada [CO<sub>2</sub>] e como isso pode afetar o crescimento e a produção.

## 5. Conclusão

Foi demonstrado que o Si, nas atuais condições de  $[CO_2]$  e na ausência de estresses, melhorou a produção de grãos das plantas WT, que acumulam mais Si, em paralelo a aumentos de  $A$ ,  $g_s$  e transpiração, fato não observado nas plantas do mutante *lsi1*. Com o incremento da  $[CO_2]$ , evidenciou-se redução das taxas transpiratórias e da  $g_s$ , em paralelo ao aumento da produção, independentemente do genótipo e da fertilização com Si. Não foi verificada aclimatação fotossintética, independentemente dos tratamentos. O teor do Si foi maior nas plantas WT+Si e reduziu-se nas folhas das plantas WT cultivadas em alta  $[CO_2]$ . Os metabólitos analisados foram minimamente afetados pelos tratamentos e verificou-se redução no teor da maioria dos nutrientes das folhas das plantas cultivadas sob elevada  $[CO_2]$ . Constatou-se menor expressão dos genes que codificam para os transportadores de Si nas plantas suplementadas com Si e com o aumento da  $[CO_2]$ . A ausência de resposta do Si sobre a produção sob elevada  $[CO_2]$  pode ser atribuída ao fato de o Si ter-se acumulado menos sob alta  $[CO_2]$ , fato largamente associado às menores taxas transpiratórias, combinado com menor expressão dos seus transportadores numa condição de  $[CO_2]$  elevada.

## Referências

- ADACHI, M. *et al.* Soil and water warming accelerates phenology and down-regulation of leaf photosynthesis of rice plants grown under free-air  $CO_2$  enrichment (FACE). **Plant & Cell Physiology**, v. 55, p. 370-380, 2014.
- AINSWORTH, E. A. *et al.* Is stimulation of leaf photosynthesis by elevated carbon dioxide concentration maintained in the long term? A test with *Lolium perenne* grown for 10 years at two nitrogen fertilization levels under Free Air  $CO_2$  Enrichment (FACE). **Plant, Cell and Environment**, v. 26, p.705-714, 2003.
- AINSWORTH, E. A.; LONG, S. P. What have we learned from 15 years of free-air  $CO_2$  enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising  $CO_2$ . **New Phytologist**, v. 165, p. 351-372, 2005.
- AINSWORTH, E. A.; ROGERS, A. The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising  $[CO_2]$ : mechanisms and environmental interactions. **Plant, Cell and Environment**, v. 30, p. 258-270, 2007.
- AINSWORTH, E. A. Rice production in a changing climate: a meta-analysis of responses to elevated carbon dioxide and elevated ozone concentration. **Global Change Biology**, v. 14, p. 1642-1650, 2008.

ARANJUELO I. *et al.* Does ear C sink strength contribute to overcoming photosynthetic acclimation of wheat plants exposed to elevated CO<sub>2</sub>? **Journal of Experimental Botany**, v. 62, p. 3957–3969, 2011.

BERNACCHI, C. J. *et al.* Temperature response of mesophyll conductance. implications for the determination of rubisco enzyme kinetics and for limitations to photosynthesis in vivo. **Plant Physiology**, v. 130, p. 1992-1998, 2002.

CAI, C. *et al.* Responses of wheat and rice to factorial combinations of ambient and elevated CO<sub>2</sub> and temperature in FACE experiments. **Global Change Biology**, v. 22, p. 856-874, 2016.

CAI, C. *et al.* Do all leaf photosynthesis parameters of rice acclimate to elevated CO<sub>2</sub>, elevated temperature, and their combination, in FACE environments?. **Global Change Biology**, v. 24, p. 1685-1707, 2018.

CHATURVEDI, A. K. *et al.* High temperature stress during flowering and grain filling offsets beneficial impact of elevated CO<sub>2</sub> on assimilate partitioning and sink-strength in rice. **Scientific Reports**, v. 15, p. 8227, 2017.

CHEN, G. Y. *et al.* Photosynthetic acclimation in rice leaves to free-air CO<sub>2</sub> enrichment related to both ribulose-1,5-bisphosphate carboxylation limitation and ribulose-1,5-bisphosphate regeneration limitation. **Plant & Cell Physiology**, v. 46, p. 1036-1045, 2005.

CHEN, D.; WANG, S.; YIN, L.; DENG, X. How does silicon mediate plant water uptake, loss under water deficiency?. **Frontiers in Plant Science**, v. 9, p. 281, 2018.

DAMATTA, F. M. *et al.* Why could the coffee crop endure climate change and global warming to a greater extent than previously estimated?. **Climatic Change**, v. 152, p. 167-178, 2019.

DAMATTA, F. M.; GRANDIS, A.; ARENQUE, B. C.; BUCKERIDGE, M. S. Impacts of climate changes on crop physiology and food quality. **Food Research International**, v. 43, p. 1814-1823, 2010.

DEBONA, D.; RODRIGUES, F. A.; DATNOFF, L. E. Silicon's role in abiotic and biotic plant stresses. **Annual Review of Phytopathology**, v. 55, p. 85-107, 2017.

DETMANN, K. C. *et al.* Silicon nutrition increases grain yield, which, in turn, exerts a feed-forward stimulation of photosynthetic rates via enhanced mesophyll conductance and alters primary metabolism in rice. **New Phytologist**, v. 196, p. 752-762, 2012.

ELLSWORTH, D. S. *et al.* Photosynthesis, carboxylation and leaf nitrogen responses of 16 species to elevated pCO<sub>2</sub> across four free-air CO<sub>2</sub> enrichment experiments in forest, grassland and desert. **Global Change Biology**, v. 10, p. 2121–2138, 2004.

EXLEY, C. Silicon in life: A bioinorganic solution to bioorganic essentiality. **Journal of Inorganic Biochemistry**, v. 69, p. 139-144, 1998.

- FABIAŃSKA, I; BUCHER, M; HÄUSLER, R. E. Intracellular phosphate homeostasis – a short way from metabolism to signaling. **Plant Science**, v. 286, p. 57–67, 2019.
- FARQUHAR, G. D.; VON CAEMMERER, S.; BERRY, J. A. A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C3 species. **Planta**, v. 149, p. 78-90, 1980.
- FANGMEIER, A. L. *et al.* Effects on nutrients and on grain quality in spring wheat crops grown under elevated CO<sub>2</sub> concentrations and stress conditions in the european, multiple-site experiment ‘espace-wheat’. **European Journal of Agronomy**, v. 10, p. 215–229, 1999.
- FLEXAS, J. *et al.* Rapid variations of mesophyll conductance in response to changes in CO<sub>2</sub> concentration around leaves. **Plant, Cell & Environment**, v. 30, n. 10, p. 1284-1298, 2007.
- GENTY, B.; BRIANTAIS, J. M.; BAKER, N. R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron-transport and quenching of chlorophyll fluorescence. **Biochimica et Biophysica Acta**, v. 990, p. 87-92, 1989.
- HARLEY, P. C.; LORETO, F.; DI MARCO, G.; SHARKEY, T. D. Theoretical considerations when estimating mesophyll conductance to CO<sub>2</sub> flux by analysis of the response of photosynthesis to CO<sub>2</sub>. **Plant Physiology** **98**: 1429-1436, 1992.
- HÖGY, P. *et al.* Grain quality characteristics of spring wheat (*Triticum aestivum*) as affected by free-air CO<sub>2</sub> enrichment. **Environmental and Experimental Botany**, v. 88, p. 11–18, 2013.
- IMTIAZ, M. *et al.* Silicon occurrence, uptake, transport and mechanisms of heavy metals, minerals and salinity enhanced tolerance in plants with future prospects: a review. **Journal of Environmental Management**, v. 183, p. 521-529, 2016.
- JIN, J.; ARMSTRONG, R.; TANG, C. Impact of elevated CO<sub>2</sub> on grain nutrient concentration varies with crops and soils – A long-term face study. **Science of Total Environment**, v. 651, p. 2641–2647, 2019.
- JOHNSON, S. N.; HARTLEY, S. E. Elevated carbon dioxide and warming impact silicon and phenolic-based defences differently in native and exotic grasses. **Global Change Biology**, v. 24, p. 3886–3896, 2018.
- KIM, H. Y. *et al.* Seasonal changes in the effects of elevated CO<sub>2</sub> on rice at three levels of nitrogen supply: a free air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE) experiment. **Global Change Biology**, v. 9, p. 826-837, 2003.
- KIM, H. Y. *et al.* Effects of free-air CO<sub>2</sub> enrichment and nitrogen supply on yield of temperate paddy rice crops. **Field Crops Research**, v. 83, p. 261–270, 2003.

KEELING, C. D. *et al.* Atmospheric carbon dioxide variations at Mauna Loa observatory, Hawaii. **Tellus**, v. 28, p. 538-551, 1976.

KORNDÖRFER, G. H. Análise de silício: solo, planta e fertilizante. Uberlândia, **GPSi-ICIAG-UFU (Boletim Técnico, 02)**, 39p. 2004.

LAVINSKY, A. O. *et al.* Silicon improves rice grain yield and photosynthesis specifically when supplied during the reproductive growth stage. **Journl of Plant Physiology**, v. 206, p. 125-132, 2016.

LI, Y. *et al.* Light-saturated photosynthetic rate in high-nitrogen rice (*Oryza sativa* L.) leaves is related to chloroplastic CO<sub>2</sub> concentration. **Journal of Experimental Botany**, v. 60, p. 2351-2360, 2009.

LIU, H. *et al.* Yield formation of CO<sub>2</sub>-enriched hybrid rice cultivar Shanyou 63 under fully open-air field conditions. **Field Crops Res**, v. 108, p. 93-100, 2008.

MA, J. F.; NISHIMURA, K.; TAKAHASHI, E. Effect of silicon on the growth of rice plant at different growth stages. **Soil Science and Plant Nutrition**, v. 35, p. 347-356, 1989.

MA, J. F. Role of root hairs and lateral roots in silicon uptake by rice. **Plant Physiology**, v. 127, p. 1773-1780, 2002.

MA, J. F.; YAMAJI, N. Silicon uptake and accumulation in higher plants. **Trends in Plant Science**, v. 11, p. 392-397, 2006.

MA, J. F. *et al.* A silicon transporter in rice. **Nature**, v. 440, p. 688-691, 2006.

MA, J. F. *et al.* An efflux transporter of silicon in rice. **Nature**, v. 448, p. 209-212, 2007.

MA, J. F.; TAMAI, K.; YAMAJI, N.; MITANI, N. Transport of silicon from roots to panicles in plants. **Proceedings of the Japan Academy Series B: Physical and Biological Sciences**, v. 87, p. 377-385, 2011.

MALAVOLTA, E.; VITTI, G. C.; OLIVEIRA, S. A. Avaliação do estado nutricional das plantas: princípios e aplicações. **Associação Brasileira para Pesquisa da Potassa e do Fósforo**. 2 ed. 319p., 1997.

MILLAR, A.; SOOLE, J. W. K. L.; DAY, D. A. Organization and regulation of mitochondrial respiration in plants. **Annual Review of Plant Biology**, v. 62, p. 79-104, 2011.

NOAA. Disponível em: <https://www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/index.html>. Acesso em: 22 outubro 2019.

PALACIOS, C. J. *et al.* Isolated and combined effects of elevated CO<sub>2</sub> and high temperature on the whole-plant biomass and the chemical composition of soybean seeds. **Food Chemistry**, v. 275, p. 610-617, 2019.



- PORTEAUS, F. *et al.* 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**, v. 149, p. 322–332, 2009.
- PRAXEDES, S. C. *et al.* Effects of long-term soil drought on photosynthesis and carbohydrate metabolism in mature robusta coffee (*Coffea canephora* Pierre var. *kouillou*) leaves. **Environmental and Experimental Botany**, v. 56, p. 263-273, 2006.
- RYALLS, J. M. W.; SUSAN, E. H.; SCOTT, N. J. Impacts of silicon-based grass defences across trophic levels under both current and future atmospheric CO<sub>2</sub> scenarios. **Global Change Biology**, v. 13, n. 3, 2017.
- RONCHI, C. P. *et al.* Growth and photosynthetic down-regulation in *Coffea arabica* in response to restricted root volume. **Functional Plant Biology**, v. 33, p. 1013-1023, 2006.
- ROY, K. S. *et al.* Combined effect of elevated CO<sub>2</sub> and temperature on dry matter production, net assimilation rate, C and N allocations in tropical rice (*Oryza sativa* L.). **Field Crops Research**, v. 139, p. 71-79, 2012.
- SANGLARD, L. M. *et al.* The role of silicon in metabolic acclimation of rice plants challenged with arsenic. **Environmental and Experimental Botany**, v. 123, p. 22-36, 2016.
- SENEWEERA, S. *et al.* New insight into photosynthetic acclimation to elevated CO<sub>2</sub>: The role of leaf nitrogen and ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase content in rice leaves. **Environmental and Experimental Botany**, v. 71, p. 128-136, 2011.
- SENEWEERA, S. P.; CONROY, J. P. Growth, grain yield and quality of rice (*Oryza sativa* L.) in response to elevated CO<sub>2</sub> and phosphorus nutrition. **Soil Science and Plant Nutrition**, v. 43, p. 1131-1136, 1997.
- SHEEN, J. Metabolic repression of transcription in higher plants. **Plant Cell**, v. 2, p. 1027–1238, 1990.
- STITT, M.; KRAPP, A. The interaction between elevated carbon dioxide and nitrogen nutrition: the physiological and molecular background. **Plant, Cell and Environment**, v. 22, p. 583–621, 1999.
- TAMAI, K.; MA, J. F. Reexamination of silicon effects on rice growth and production under field conditions using a low silicon mutant. **Plant and Soil**, v. 307, p. 21-27, 2008.
- VALENTINI, R. *et al.* *In situ* estimation of net CO<sub>2</sub> assimilation, photosynthetic electron flow and photorespiration in Turkey oak (*Q. cerris* L.) leaves: diurnal cycles under different levels of water supply. **Plant, Cell and Environment**, v. 18, p. 631- 640, 1995.
- WHITE, A. C.; ROGERS, A.; REES, M.; OSBORNE, C. P. How can we make plants grow faster? A source–sink perspective on growth rate. **Journal of Experimental Botany**, v. 67, p. 31- 45, 2016.
- YANG, L. *et al.* Seasonal changes in the effects of free-air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE) on dry matter production and distribution of rice (*Oryza sativa* L.). **Field Crops Research**, v. 98, p. 12-19, 2006.
- YU, S. M.; LO, S. F.; HO, T. H. D. Source-sink communication: regulated by hormone,

nutrient, and stress cross-signaling. **Trends in Plant Science**, v. 20, p. 844–857, 2015.

ZHANG, D.Y. *et al.* Ribulose-1, 5-bisphosphate regeneration limitation in rice leaf photosynthetic acclimation to elevated CO<sub>2</sub>. **Plant Science**, v. 175, p. 348-355, 2008.

ZHANG, G. *et al.* The effects of free-air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE) on carbon and nitrogen accumulation in grains of Rice (*Oryza sativa* L.). **Journal of Experimental Botany**, v. 64, p. 3179–3188, 2013.

ZHANG, G. *et al.* Grain growth of different rice cultivars under elevated CO<sub>2</sub> concentrations affects yield and quality. **Field Crops Research**, v. 179, p. 72–80, 2015.

ZHU, C. *et al.* Biochemical and molecular characteristics of leaf photosynthesis and relative seed yield of two contrasting rice cultivars in response to elevated [CO<sub>2</sub>]. **Journal of Experimental Botany**, v. 65, p. 6049-6056, 2014.

ZHU C. *et al.* Carbon dioxide (CO<sub>2</sub>) levels this century will alter the protein, micronutrients, and vitamin content of rice grains with potential health consequences for the poorest rice-dependent countries. **Science Advances**, v. 4, p. 1-8, 2018.