



UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOQUÍMICA E BIOLOGIA MOLECULAR
CURSO DE GRADUAÇÃO EM BIOTECNOLOGIA

MATHEUS VASCONCELOS MONTEIRO

**ALTERAÇÕES FISIOLÓGICAS E METABÓLICAS INDUZIDAS POR *PRIMINGS* EM
DIFERENTES FASES DO DESENVOLVIMENTO DE PLANTAS DE ARROZ**

FORTALEZA

2026

MATHEUS VASCONCELOS MONTEIRO

ALTERAÇÕES FISIOLÓGICAS E METABÓLICAS INDUZIDAS POR *PRIMINGS* EM
DIFERENTES FASES DO DESENVOLVIMENTO DE PLANTAS DE ARROZ

Monografia apresentada ao Curso de Graduação
em Biotecnologia da Universidade Federal do
Ceará, como requisito parcial à obtenção do
título de Bacharel em Biotecnologia.

Orientador: Prof. Dr. Danilo de Menezes
Daloso.

Coorientador: Prof. Dr. Joaquim Albenísio
Gomes da Silveira.

FORTALEZA

2026

Página reservada para ficha catalográfica.

Utilize a ferramenta *online* [Catalog!](#) para elaborar a ficha catalográfica de seu trabalho acadêmico, gerando-a em arquivo PDF, disponível para download e/ou impressão.

(<http://www.fichacatalografica.ufc.br/>)

MATHEUS VASCONCELOS MONTEIRO

ALTERAÇÕES FISIOLÓGICAS E METABÓLICAS INDUZIDAS POR *PRIMINGS* EM
DIFERENTES FASES DO DESENVOLVIMENTO DE PLANTAS DE ARROZ

Monografia apresentada ao Curso de Graduação
em Biotecnologia da Universidade Federal do
Ceará, como requisito parcial à obtenção do
título de Bacharel em Biotecnologia.

Aprovada em: 24/06/2026.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Danilo de Menezes Daloso (Orientador)
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Dra. Eva Gomes de Moraes
Membro externo

Dra. Valéria Freitas Lima
Membro externo

Para todos aqueles que me apoiaram nessa
grande jornada, esse é apenas o começo.

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais, Claudenir e Nilda, por apesar de todas as dificuldades, sempre me incentivarem a continuar os estudos e por estarem do meu lado quando eu mais precisei, nunca me deixando na mão.

A Deus, pela coragem, força e sabedoria para enfrentar toda as adversidades e superá-las.

Aos professores do LABPLANT (Albenísio, Danilo, Sérgio, Nívia, Márcio) por todos os momentos que tivemos juntos, em especial o conhecimento que foi compartilhado comigo. Reforço meu agradecimento ao professor Albenísio, por ter me dado minha primeira oportunidade no mundo da ciência quando eu havia acabado de entrar na UFC e por me ajudar no meu crescimento científico, entre conselhos e puxões de orelhas.

Aos membros da banca pelas sugestões e correções.

Aos membros que ainda permanecem, ou passaram pelo LABPLANT, entre eles, Edna, Kellyane, Allana, Rikaelly, Danny, Magna, Daiane, Jônatas, Bruno, Eva, Levi, por todo o aprendizado que me foi fornecido, as conversas e momentos aleatórios que tivemos, e pela paciência que tiveram comigo ao longo desses anos.

Ao meu amor, Letícia, por aguentar meus perrengues durante esses anos finais da graduação.

Aos meus amigos de graduação (F. Patrick e Patrick F., Ellen, Sara, Joyce, Elayne, Andel, Janaína) por tudo o que enfrentamos juntos, uns por mais tempo, outros por menos tempo, com momentos repletos de alegria, apreensão durante as provas e trabalhos, e o suporte para vencer a grade do curso.

Aos meus familiares tanto de sangue coração, como meus tios e tias de consideração, Antônio Maciel, Liduina Maria e Alice Maria, Denira, Hipácia, Filemon, por acreditarem em meu potencial desde criancinha, e tornarem tudo o que eu consegui hoje, possível.

A minha cadela, Mel Caramelo, por sempre me receber todos os dias com alegria quando eu chego em casa.

Há tantos outros amigos, vizinhos e familiares, que diariamente presenciaram minha rotina durante esses anos, saindo de dia e voltando a noite para casa.

Agradeço a Universidade Federal do Ceará pela assistência estudantil prestada, sem ela não teria sido possível chegar nesse momento.

Agradeço ao CNPq pelo financiamento da bolsa e suporte a pesquisa.

“Se eu vi mais longe, foi por estar sobre ombros
de gigantes”
(Isaac Newton, 1676)

RESUMO

A salinidade do solo é um dos principais estresses abióticos que limitam a produtividade do arroz (*Oryza sativa* L.), especialmente em regiões semiáridas como o Nordeste brasileiro. Estratégias de manejo de baixo custo, como o *priming* (exposição prévia a um indutor de estresse), têm sido investigadas para mitigar esses efeitos, mas os mecanismos responsáveis pela influência da fase de desenvolvimento do *priming* permanecem pouco compreendidos. Este estudo teve como objetivo investigar as respostas fisiológicas e metabólicas associadas à memória de estresse induzidos por *priming* (tratamento com NaCl 25 mM por 7 dias) aplicado em duas fases distintas do desenvolvimento de plantas de arroz (cv. Nipponbare): durante a germinação (GPS) e no estágio vegetativo V6 (VPS). Após os *primings*, as plantas foram submetidas ao estresse salino com NaCl 50 mM por 16 dias (Experimento I) ou 11 dias (Experimento II). Foram analisados variáveis de crescimento, homeostase iônica (Na^+ e K^+), indicadores de estresse oxidativo (peroxidação lipídica, H_2O_2 , estado redox do ascorbato), trocas gasosas (fotossíntese líquida, condutância estomática, transpiração) e perfil metabolômico por GC-MS em folhas, colmos e raízes. Os resultados demonstraram que o as plantas GPS mantiveram área foliar, biomassa total e número de perfilhos equivalentes as plantas controle (sem presença de NaCl), reduziu a razão Na^+/K^+ em 33% em relação ao estresse salino isolado (S), diminuiu os níveis de H_2O_2 e peroxidação lipídica, e preservou a fotossíntese líquida com redução de apenas 11% (contra 24% do estresse salino). O grupo GPS também apresentou maior pool de ascorbato total e ativação do sistema antioxidante. Em contraste, o tratamento VPS agravou os efeitos do estresse, com redução de 67% no número de perfilhos, 75% na área foliar, aumento de H_2O_2 e dano de membrana equivalentes ou superiores ao grupo S, além da menor taxa fotossintética entre todos os tratamentos. A análise metabolômica possibilitou sugerir uma resposta órgão-dependente, pois, nas plantas VPS as folhas acumularam aminoácidos relacionados com a degradação proteica (serina e alanina) enquanto o GPS preservou a homeostase de açúcares nos colmos e perfil de transição metabólico entre os tratamentos controle e salinidade. Conclui-se então que o *priming* salino na germinação, possivelmente confere memória positiva ao estresse salino em arroz por meio de ajustes iônicos, antioxidantes e metabólicos, enquanto o *priming* no estágio vegetativo V6 (VPS) é ineficaz e pode induzir memória negativa.

Palavras-chave: ; memória; estresse salino; arroz; germinação; vegetativo

ABSTRACT

Soil salinity is one of the main abiotic stresses limiting the productivity of rice (*Oryza sativa* L.), especially in semi-arid regions such as the Brazilian Northeast. Low-cost management strategies, such as priming (prior exposure to a stress inducer), have been investigated to mitigate these effects, but the mechanisms responsible for the influence of the developmental stage at which priming occurs remain poorly understood. This study aimed to investigate the physiological and metabolic responses associated with stress memory induced by priming (treatment with 25 mM NaCl for 7 days) applied at two distinct developmental stages of rice plants (cv. Nipponbare): during germination (GPS) and at the V6 vegetative stage (VPS). After priming, the plants were subjected to salt stress with 50 mM NaCl for 16 days (Experiment I) or 11 days (Experiment II). Growth variables, ion homeostasis (Na^+ and K^+), oxidative stress indicators (lipid peroxidation, H_2O_2 , ascorbate redox state), gas exchange (net photosynthesis, stomatal conductance, transpiration), and metabolomic profiling by GC-MS in leaves, stems, and roots were analyzed. The results demonstrated that the GPS plants maintained leaf area, total biomass, and tiller number equivalent to the control plants (without NaCl), reduced the Na^+/K^+ ratio by 33% compared to isolated salt stress (S), decreased H_2O_2 levels and lipid peroxidation, and preserved net photosynthesis with only an 11% reduction (compared to 24% under salt stress). The GPS group also presented a higher total ascorbate pool and activation of the antioxidant system. In contrast, the VPS treatment aggravated the stress effects, with a 67% reduction in tiller number, a 75% reduction in leaf area, increased H_2O_2 and membrane damage equivalent to or greater than the S group, in addition to the lowest photosynthetic rate among all treatments. Metabolomic analysis made it possible to suggest an organ-dependent response, since in VPS plants, the leaves accumulated amino acids related to protein degradation (serine and alanine), while GPS preserved sugar homeostasis in the stems and a metabolic transition profile between the control and salinity treatments. It is concluded, therefore, that saline priming during germination possibly confers positive memory of salt stress in rice through ionic, antioxidant, and metabolic adjustments, while priming at the V6 vegetative stage (VPS) is ineffective and can induce negative memory.

Keywords: *Halopriming*; stress memory; salt stress; *Oryza sativa*; germination; vegetative

LISTA DE FIGURAS

Figura 1	- Desenho experimental.....	20
Figura 2	- Efeito dos tratamentos sobre o número de perfilhos por planta (A) e a área foliar relativa ao controle (B) para o experimento I (16 dias com NaCl 50mM). Colunas seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$)	25
Figura 3	- Comparação visual do fenótipo dos tratamentos Controle, S, GPS e VPS para o experimento II (11 dias com NaCl 50mM). A posição das plantas e a escala foram mantidas entre as capturas.....	27
Figura 4	- Efeito dos tratamentos sobre o acúmulo dos íons sódio (A), potássio (B) e razão Na^+/K^+ (C) para o experimento I (16 dias com NaCl 50 mM). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).	29
Figura 5	- Efeito dos tratamentos sobre a peroxidação lipídica (A), a concentração de peróxido de hidrogênio (B) e o estado redox do ascorbato (C) para o experimento I (16 dias com NaCl 50 mM). Letras diferentes representam médias com diferenças significativas entre tratamentos pelo teste de Tukey ($p < 0,05$). No gráfico (C), letras na porção superior indicam diferenças para o ascorbato total, enquanto letras dentro das barras indicam diferenças para a concentração de DHA. Porcentagem indica a quantidade de ascorbato reduzido em relação ao total.....	31
Figura 6	- Efeito dos tratamentos sobre o dano de membrana (A) e peroxidação lipídica (B) para o experimento II (11 dias com NaCl 50 mM). Letras diferentes representam médias com diferenças significativas entre tratamentos pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).....	32
Figura 7	- Efeito dos tratamentos sobre a fotossíntese líquida (A), a condutância estomática (B) e a transpiração (C) para o experimento II (11 dias com NaCl 50 mM). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).....	34

Figura 8	- Análise de Componentes Principais (PCA) realizada com os dados de metabolômica obtidos de folhas (A), colmos (B) e raízes (C) de plantas de arroz do experimento II (11 dias com NaCl 50mM).....	36
Figura 9	- VIP scores dos metabólitos identificados em folhas (A), colmos (B) e raízes (C) de plantas de arroz para o experimento II (11 dias com NaCl 50 mM).....	38

LISTA DE TABELAS

Tabela 1	- Efeito dos tratamentos sobre a massa seca de raiz, parte aérea e biomassa total (g MS planta ⁻¹) para o experimento 1 (16 dias com NaCl 50mM). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey (p<0,05).....	26
----------	--	----

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

AsA	Ascorbato reduzido
DHA	Dehidroascorbato (ascorbato oxidado)
EROs	Espécies Reativas de Oxigênio
FAO	Food and Agriculture Organization
GPS	<i>Priming</i> na germinação
H ₂ O ₂	Peróxido de hidrogênio
IRGA	Analizador de Gases por Infravermelho
K ⁺	Potássio
MDA	Malondialdeído
Na ⁺	Sódio
NaCl	Cloreto de sódio
PCA	Análise de Componentes Principais
S	Estresse salino isolado (50 mM NaCl)
TBARS	Substâncias reativas ao ácido tiobarbitúrico
VIP	Importância da projeção da variável
VPS	<i>Priming</i> no estágio vegetativo V6
Ψ _p	Potencial de pressão
Ψ _s	Potencial osmótico
Ψ _w	Potencial hídrico total

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	14
2	HIPÓTESE	17
3	OBJETIVOS	18
4	MATERIAIS E MÉTODOS	19
5	RESULTADOS	24
5.1	Variáveis de crescimento	24
5.2	Indicadores de Estresse	28
5.3	Variáveis fotossintéticas	33
5.4	Análises metabólicas	35
6	DISCUSSÃO	39
6.1	O <i>priming</i> na germinação atenua o estresse enquanto o <i>priming</i> em estágio vegetativo V6 é inefetivo	39
6.2	A resposta metabólica ao <i>priming</i> é tecido-dependente	41
7	CONCLUSÃO	43
	REFERÊNCIAS	45

1 INTRODUÇÃO

A segurança alimentar global depende, em grande parte, da capacidade de manter a produtividade agrícola diante de estresses ambientais crescentes. Entre esses fatores, a salinidade do solo se destaca como um dos principais limitantes, afetando cerca de 20% das terras agrícolas disponíveis no mundo (XIAO et al., 2025) e com tendência de expansão, com projeções indicando que, até 2050, aproximadamente 40% das áreas cultivadas poderão apresentar níveis significativos de salinidade (FAO, 2024). Esse cenário é agravado por ações antropogênicas como o manejo inadequado do solo, a drenagem insuficiente e a irrigação com água salina, fatores que intensificam a salinização e comprometem a capacidade produtiva das terras (PESSOA et al., 2022; ZHOU et al., 2013). O desafio se torna ainda maior considerando que a maioria das culturas comerciais apresenta tolerância limitada ao estresse salino (DA SILVA DIAS et al., 2021).

Na América Latina, o cátion sódio (Na^+) é o principal responsável pela sodicidade dos solos, com 54% dos solos afetados por essa forma de salinidade (BICCA et al., 2023; RAI; BASAK; SUNDHA, 2021). No Brasil, o Nordeste concentra a maior ocorrência de solos salinos, condição agravada tanto por intervenções humanas quanto pelas características climáticas locais, marcadas por chuvas escassas e irregulares, que favorecem a acumulação de sais na superfície do solo. Nesse contexto, a cultura do arroz (*Oryza sativa* L.) adquire especial relevância, pois, embora sua produção nacional se concentre no Sul do país, o cultivo no Norte e Nordeste é fundamental para a segurança alimentar regional (RIBAS et al., 2025). Contudo, o arroz é reconhecidamente sensível ao estresse salino, em especial à presença de Na^+ , sofrendo efeitos deletérios nos planos iônico, osmótico e nutricional (COCA et al., 2023).

O cloreto de sódio (NaCl), principal sal associado ao estresse salino em solos sódicos, dissocia-se em solução nos íons Na^+ e Cl^- . A elevada solubilidade e o pequeno raio iônico do Na^+ permitem que esse íon penetre facilmente nas células radiculares em excesso, competindo com cátions essenciais como K^+ , Ca^{2+} e Mg^{2+} e reduzindo a translocação desses nutrientes para a parte aérea (HASEGAWA, 2013; ZHOU et al., 2011). O potássio, em particular, é indispensável para a manutenção do turgor celular, para o funcionamento enzimático e para o transporte de fotoassimilados pelo floema. A acumulação excessiva de Na^+ no citosol estabelece competição direta com o K^+ , desequilibrando a razão Na^+/K^+ intracelular e comprometendo a viabilidade celular a longo prazo (COCA et al., 2023).

Paralelamente aos distúrbios iônicos, o estresse salino impõe à planta um severo estresse osmótico, que se manifesta quase que imediatamente após a exposição das raízes à condição de

salinidade (MUNNS; TESTER, 2008). Concentrações elevadas de NaCl na solução do solo reduzem o potencial osmótico (Ψ_s) do meio externo, tornando-o mais negativo. O potencial hídrico total (Ψ_w), definido como a soma do potencial osmótico, do potencial de pressão (Ψ_p) e do potencial gravitacional, determina a direção do fluxo de água. Em condições normais, as raízes mantêm um Ψ_w mais negativo do que o do solo, permitindo a absorção passiva de água. Contudo, sob estresse salino, a elevada concentração de solutos no meio externo provoca uma queda drástica no Ψ_w do solo, frequentemente invertendo o gradiente hídrico e dificultando ou até mesmo impedindo a entrada de água nas raízes (MUNNS; TESTER, 2008). Enquanto o ajuste osmótico não é plenamente alcançado, a perda de turgor celular compromete a expansão foliar, reduz a condutância estomática e, consequentemente, a assimilação fotossintética de carbono (Zhu, 2001).

A combinação dos distúrbios iônico e osmótico resultantes do estresse salino desencadeia ainda o acúmulo de espécies reativas de oxigênio (EROs), como o peróxido de hidrogênio (H_2O_2), que em concentrações elevadas promovem a peroxidação lipídica das membranas celulares e danos oxidativos a proteínas e ao DNA (MITTLER, 2002). Esse estresse oxidativo amplifica os danos causados pelos componentes iônico e osmótico, tornando a resposta ao NaCl um processo multifatorial e interconectado. A capacidade de uma planta tolerar a salinidade depende, portanto, de sua habilidade de coordenar mecanismos antioxidantes, ajuste osmótico e homeostase iônica de forma integrada.

Diversas estratégias têm sido investigadas para mitigar os efeitos da salinidade sobre culturas agrícolas, desde o melhoramento genético clássico e a seleção de cultivares tolerantes até abordagens biotecnológicas avançadas, como a edição gênica. Embora essas ferramentas sejam poderosas para elucidar mecanismos de tolerância e gerar materiais promissores, sua aplicação isolada frequentemente esbarra na natureza poligênica e multifatorial da tolerância ao estresse salino, o que torna improvável a identificação de uma única variante genética capaz de conferir proteção abrangente. Nesse contexto, estratégias de manejo de baixo custo e alta aplicabilidade prática, como o uso de *priming*, surgem como complementos essenciais às abordagens biotecnológicas, especialmente em regiões com acesso limitado a tecnologias sofisticadas.

O *priming* pode ser definido como a exposição prévia da planta ou da semente a um agente indutor de natureza química (*halopriming*, *osmopriming*, hormonal) ou física (*hydropriming*, *termopriming*), com intensidade ou tempo de exposição subletal, que ativa vias regulatórias sem causar danos permanentes, preparando o organismo para responder de forma mais eficiente a um estresse posterior (PAPARELLA et al., 2015; SEDGHI, 2026). Em nível

molecular, o *priming* envolve alterações no balanço redox, na sinalização hormonal e na reprogramação epigenética, incluindo modificações em histonas e padrões de metilação do DNA (ASWATHI et al., 2025). Esse conjunto de alterações constitui o que se denomina “memória de estresse”. Diferentemente de organismos com sistema nervoso central, as plantas constroem essa memória de forma autônoma em cada célula, permitindo que respostas adaptativas sejam ativadas de maneira mais rápida e robusta em exposições subsequentes ao agente estressante (ASWATHI et al., 2025; SEDGHI, 2026).

A eficácia do *priming* como indutor de tolerância ao estresse salino já foi demonstrada em diversas espécies, incluindo trigo, milho e tomate (PAPARELLA et al., 2015). Em arroz, estudos indicam que o *halopriming* com NaCl em baixas concentrações durante a germinação pode melhorar a uniformidade de emergência e a resistência a estresses subsequentes. Entretanto, a janela de desenvolvimento na qual o *priming* é aplicado constitui uma variável crítica e ainda pouco explorada, já que, enquanto o *priming* em germinação (semente ou plântula) é amplamente estudado (GOHARI et al., 2026; JATANA et al., 2024; PAGANO; MACOVEI; BALESTRAZZI, 2023), a utilização do *priming* em estádios vegetativos mais avançados, como o estágio V6, permanece com resultados escassos na literatura. Não está claro, por exemplo, se plantas já estabelecidas respondem ao *priming* salino com aclimação positiva ou se a exposição prévia ao NaCl nessa fase pode, ao contrário, agravar a sensibilidade ao estresse posterior.

Diferentemente de abordagens que demandam infraestrutura laboratorial sofisticada, mão de obra especializada ou ciclos longos de seleção, o *priming* se destaca pela simplicidade operacional, baixo custo e aplicabilidade direta pelo produtor rural, características que o tornam especialmente atrativo para o Nordeste brasileiro, onde a salinidade coexiste com restrições de acesso a tecnologias avançadas. Diante disso, o presente trabalho teve como objetivo avaliar as alterações fisiológicas e metabólicas induzidas por *priming* salino aplicado em duas diferentes fases do desenvolvimento de plantas de arroz, durante a germinação (GPS) e no estágio vegetativo V6 (VPS), e suas consequências diante da tolerância ao estresse salino subsequente.

2 HIPÓTESE

O *priming* salino (halopriming) confere memória de estresse em plantas de arroz, mas a eficácia dessa memória depende da fase de desenvolvimento em que o *priming* é aplicado.

3 OBJETIVOS

3.1 Objetivo geral

Avaliar se o *priming* salino (25 mM NaCl por 7 dias) aplicado em duas fases distintas do desenvolvimento de plantas de arroz (cv. Nipponbare), durante a germinação (GPS) e no estágio vegetativo V6 (VPS), confere tolerância ao estresse salino subsequente (50 mM NaCl), e se essa resposta é dependente da fase de desenvolvimento.

3.2 Objetivos específicos:

- Avaliar os efeitos do *priming* e do estresse salino sobre variáveis de crescimento (número de perfilhos, área foliar, biomassa seca de raízes e parte aérea);
- Determinar o acúmulo de íons Na^+ e K^+ e a razão Na^+/K^+ em tecidos foliares;
- Quantificar indicadores de estresse oxidativo (peroxidação lipídica, H_2O_2 , estado redox do ascorbato) e dano de membrana;
- Medir parâmetros de trocas gasosas (fotossíntese líquida, condutância estomática e transpiração);
- Analisar o perfil metabolômico por GC-MS em folhas, colmos e raízes;
- Comparar a eficácia do *priming* em germinação (GPS) versus *priming* vegetativo (VPS) na mitigação dos danos causados pela salinidade.

4 MATERIAIS E MÉTODOS

4.1 Condições de crescimento

Sementes de arroz (*Oryza sativa* spp. *Japonica* cv. Nipponbare) foram semeadas em papel Germitest® durante 14 dias em casa de vegetação (média da radiação fotossinteticamente ativa máxima - PAR de $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, temperatura média de 30°C , fotoperíodo de 12h e umidade relativa média de 75%). Aos 14 dias após a semeadura, as plântulas foram transferidas para vasos de 2,8 L contendo solução nutritiva de Hoagland-Arnon diluída à $\frac{1}{4}$ (HOAGLAND; ARNON, 1950). Durante o período de crescimento, a solução nutritiva foi completamente trocada semanalmente nas duas primeiras semanas, e a cada 3 dias após esse período, a solução passou a ser utilizada na diluição de concentração $\frac{1}{2}$. O tratamento de *priming* foi aplicado em dois grupos distintos de plantas: um durante o estabelecimento da germinação (*priming* de sementes) e o outro no estágio V6 (*priming* vegetativo). Ao atingir o estágio V10, as plantas foram submetidas aos seguintes tratamentos: sal (S), *priming* de sementes + sal (GPS) e *priming* vegetativo + sal (VPS). Os tratamentos salinos consistiram na adição de 50 mM de NaCl à solução nutritiva por 16 dias no experimento I e 11 dias no experimento II. No primeiro experimento, as raízes foram colhidas e secas em estufa a 75°C até massa constante. A parte aérea foi dividida em folhas e colmos, congeladas em N_2 líquido e armazenadas a -80°C para determinações bioquímicas. No segundo experimento, as raízes, folhas e colmos (ambos localizados a altura de 15-30 cm do início da parte aérea) da planta foram coletados, congelados em N_2 líquido e armazenadas a -80°C .

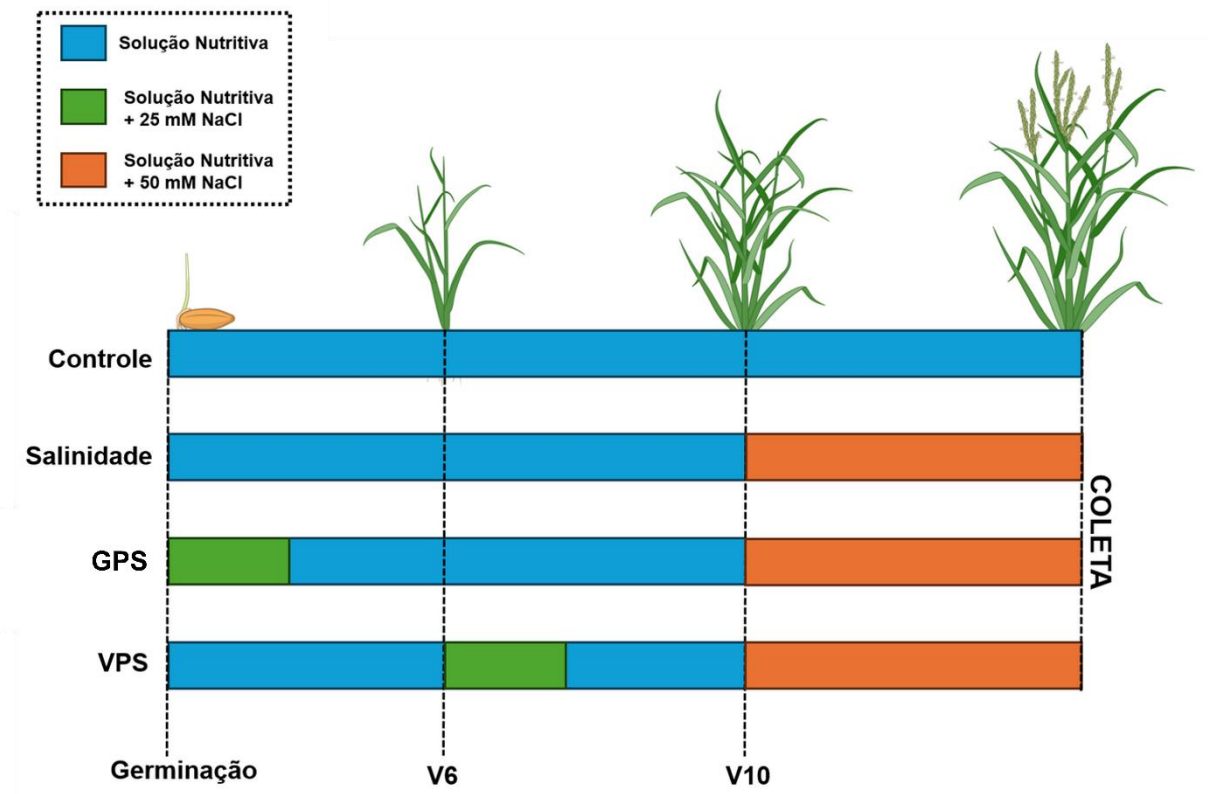
4.2 Aplicação do *halopriming*

O *priming* foi realizado expondo as plantas a uma solução de NaCl 25 mM por 7 dias, definido em estudos anteriores do laboratório e aplicado em dois estádios de desenvolvimento distintos. O *priming* durante a germinação envolveu a semeadura em papel Germitest® umedecido com solução salina por 7 dias. Após esse período, as plântulas primadas foram transferidas para um novo papel Germitest® umedecido com água destilada por mais 7 dias. Em contraste, as sementes controle (C) foram semeadas em papel germitest umedecido exclusivamente com água destilada durante todo o período de 14 dias. Para o *priming* vegetativo, uma solução de NaCl 25 mM foi adicionada à solução nutritiva quando as plantas atingiram o estágio V6 (28 dias após a semeadura em ambos os experimentos) e, após 7 dias, a solução foi completamente substituída por uma solução nutritiva fresca.

4.3 Aplicação do tratamento salino

O estresse salino foi realizado expondo as plantas a uma solução de NaCl 50 mM, aplicada quando as plantas atingiram o estágio V10 (42 dias após a semeadura no experimento I e 40 dias no II). Três grupos de plantas foram iniciados: grupo sal (S), que não recebeu *priming* prévio; grupo *priming* em germinação + sal (GPS); e grupo *priming* vegetativo + sal (VPS). Após 16 dias no experimento I e 11 dias no experimento II, todas as plantas foram colhidas para análises subsequentes.

Figura 1 – Desenho experimental



Fonte: Próprio autor (2026)

4.4 Área foliar e medidas de trocas gasosas

A determinação da área foliar foi realizada utilizando um medidor de área foliar modelo LI3100C. Os parâmetros de trocas gasosas foram medidos utilizando um sistema portátil de analisador de gás infravermelho (LI-6400XT, Li-COR, Lincoln, NE, EUA) em folhas maduras da porção mediana da planta (15-30 cm). A PPFD e a temperatura no interior da câmara de medição foram mantidas em $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e 28°C , respectivamente. A quantidade de luz azul foi ajustada para 10% da PPFD para maximizar a abertura estomática (FLEXAS et al., 2008), a pressão parcial de CO_2 foi mantida em 40 Pa e a diferença de pressão entre vapor do sistema folha-ar foi de 1,85.

4.5 Indicadores de estresse oxidativo

O dano de membrana (MD) foi medido pelo extravasamento de eletrólitos, conforme descrito anteriormente por Blum & Ebercon (1981). Segmentos de uma folha madura de arroz (10 segmentos de 3 cm da parte média da folha 11 - L11) foram colocados em tubos contendo 10 ml de água deionizada. Os frascos foram levemente agitados por 24h e a condutividade elétrica da solução foi medida (C1). A solução com os segmentos foi então fervida (99°C) por 1h e a condutividade elétrica foi medida novamente (C2). O dano relativo de membrana foi estimado por $MD (\%) = C1/C2 \times 100$.

A peroxidação lipídica foi medida com base na formação de substâncias reativas ao ácido tiobarbitúrico (TBARS), de acordo com Heath & Packer (1968). 200 mg de massa fresca foram adicionados a 1,5 mL de TCA 5%, centrifugados a 12.000 g (4°C) por 20 min e o sobrenadante foi coletado. 500 µL do sobrenadante foram adicionados a tubos contendo 2 mL de solução de TBA, deixados em banho-maria a 98°C por 60 min e rapidamente resfriados em banho de gelo. Após centrifugação a 10.000 g por 5 min, a absorbância foi medida a 532 e 660 nm no espectrofotômetro. A concentração de TBARS foi calculada usando o coeficiente de absorção ($155 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$) e os resultados foram expressos como nmol MDA-TBA g⁻¹ MF.

A determinação do conteúdo de H₂O₂ foi realizada utilizando o kit Amplex® red, de acordo com Zhou et al. (1997). 150 mg de amostras de folhas frescas foram maceradas com N₂ líquido na presença de 1 ml de tampão fosfato 100 mM (pH 7,5), centrifugadas a 12.000 g (4°C) e o sobrenadante foi imediatamente utilizado para a determinação de H₂O₂. Alíquotas de 200 µL do sobrenadante foram adicionadas a um meio de reação consistindo de 200 µL da solução de Amplex red e incubadas por 30 min a 25°C protegidas da luz. A absorbância foi determinada a 560 nm. O branco foi preparado em paralelo e subtraído da amostra. O conteúdo de H₂O₂ foi calculado a partir de uma curva padrão e os resultados foram expressos como µmol H₂O₂ g⁻¹ MF.

Os teores de ascorbato reduzido (ASA) e ascorbato total (ASA + DHA) foram quantificados de acordo com Kampfenkel et al. (1995). 150 mg de folhas frescas foram maceradas com N₂ líquido na presença de TCA 5% e centrifugadas a 12.000 g (4 °C). O sobrenadante foi utilizado para a determinação de ASA. O ensaio para ascorbato reduzido baseia-se na redução de Fe³⁺ para Fe²⁺ pelo AsA, e o ascorbato total foi medido após redução completa com DTT 10 mM e N-etilmaleimida 0,5%. O complexo Fe²⁺ - 2,2'-bipiridil foi lido a 525 nm, e o teor de ascorbato oxidado (DHA) foi obtido subtraindo-se a fração reduzida do teor total. O estado redox do ascorbato foi calculado como $[(ASA)/(ASA+DHA)] \times 100$ e expresso em porcentagem.

4.6 Determinação de íons

As amostras maceradas foram secas em estufa com circulação forçada de ar quente a 70°C por três dias. A extração iônica foi realizada de acordo com Silva (2009). 25 mg de amostras secas foram adicionadas a Erlenmeyer contendo 25 ml de HCl 1M. Os erlenmeyers foram agitados por 1h e filtrados com algodão após 2h de repouso. O sódio e o potássio no extrato foram determinados por fotometria de chama. As concentrações de Na⁺ e K⁺ foram estimadas usando curvas padrão de NaCl e KCl, respectivamente, com concentrações variando de 0 a 50 mmol L⁻¹.

4.7 Análise de metabolômica por GC-MS

A extração, derivatização e análise por cromatografia gasosa acoplada à espectrometria de massas (GC-MS) foram realizadas conforme descrito por Lisec et al. (2006). 50mg de material vegetal fresco (folhas, colmos e raízes), foram macerados na presença de N₂ líquido e separados em microtubos de 2,0 mL. A extração foi realizada adicionando 700 µL de metanol puro e 30 µL de ribitol, utilizado como padrão interno quantitativo. As amostras foram agitadas (10 min, 70°C, 950 rpm) e centrifugadas (10 min, 11.000 g). O sobrenadante foi transferido para um tubo (2 mL), onde foram adicionados 375 µL de clorofórmio gelado e 750 µL de água, sendo posteriormente centrifugado (15 min, 10.000 g). Em seguida, 150 µL da fase superior (polar) foram transferidos para um tubo (1,5 mL) e secos em *speed vac*. As amostras foram derivatizadas adicionando 40 µL de cloridrato de metoxiamina (20 mg mL⁻¹) dissolvido em piridina pura, agitando (950 rpm, 2 h, 37 °C) e adicionando 70 µL de N-metil-N-(trimetilsilil)trifluoroacetamida (MSTFA). As amostras foram agitadas novamente por 30 min a 37 °C e então transferidas para frascos de vidro para análise por GC-MS. Os cromatogramas foram analisados utilizando o software X-calibur 2.1 (Thermo Fisher Scientific, Waltham, MA, USA). A identificação dos metabólitos foi realizada utilizando o banco de dados Golm Metabolome (<http://gmd.mpimp-golm.mpg.de/>) (KOPKA et al., 2005). Os resultados são dados em termos de Conteúdo de Metabólitos Relativos, onde a intensidade de cada metabólito identificado é normalizada pela intensidade do padrão analítico interno e pela quantidade exata de amostra utilizada na extração metabólica.

4.8 Arranjo experimental e análise estatística

O experimento foi arranjado em delineamento inteiramente casualizado (DIC), com três repetições independentes, cada uma consistindo em um vaso contendo duas plantas. As análises

estatísticas foram realizadas pela plataforma Rstudio (Posit team (2026). RStudio: Integrated Development Environment for R. Posit Software, PBC, Boston, MA.). Os dados foram submetidos à análise de variância (ANOVA) e as médias foram comparadas pelo teste de Tukey ao nível de 5% de significância ($p < 0,05$). Os resultados foram expressos como média $\pm$ desvio padrão (SD).

Além disso, os dados de metabolômica obtidos foram submetidos à análise multivariada, realizada por análise de componentes principais (PCA) e projeção de importância de variáveis (VIP Score), utilizando a plataforma MetaboAnalyst (PANG et al., 2024).

4.9 Uso de ferramentas de IA

Durante a elaboração deste trabalho, foram utilizadas ferramentas de Inteligência Artificial (IA) como suporte para a análise de dados e revisão do texto. Especificamente, os modelos de linguagem DeepSeek (DEEPSEEK-AI et al., 2024) e Claude (ANTHROPIC, 2025) foram empregados para auxiliar na programação de códigos no software RStudio, incluindo a elaboração de scripts para análise de variância (ANOVA), teste de Tukey, e geração de gráficos. Além disso, essas mesmas ferramentas foram utilizadas para revisão da redação acadêmica e padronização de legendas. Todas as sugestões fornecidas pelas ferramentas de IA foram rigorosamente avaliadas e validadas pelo autor, que assume total responsabilidade pela originalidade, precisão e integridade das informações apresentadas neste documento. As ferramentas não foram utilizadas para gerar dados experimentais e/ou manipular resultados.

5 RESULTADOS

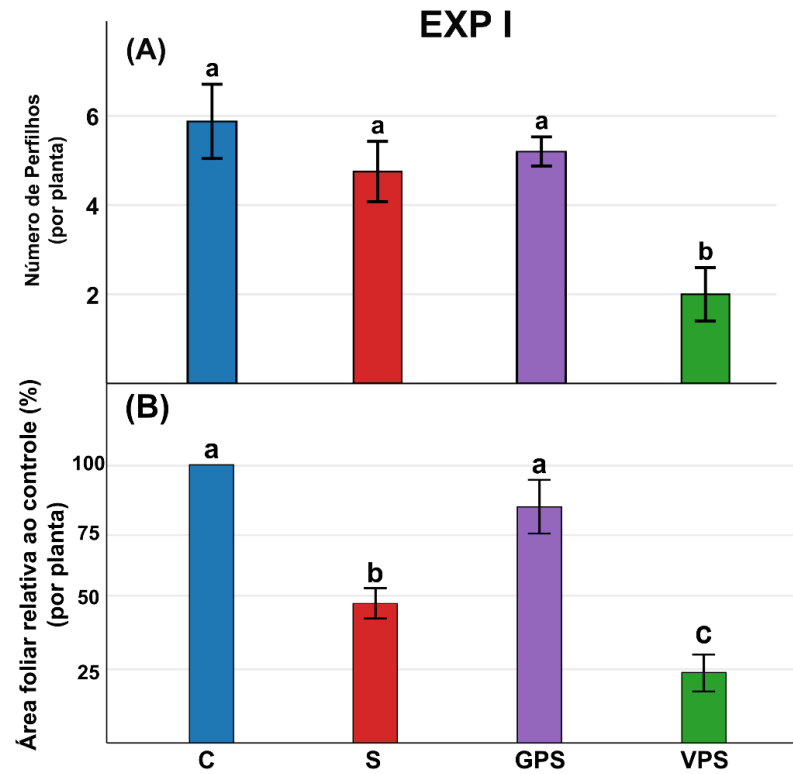
5.1 Variáveis de crescimento

De acordo com os dados de caracterização obtidos no experimento I (Figura 2), as plantas do tratamento VPS apresentaram uma redução drástica no número de perfilhos (aproximadamente 67% em relação ao controle) após 16 dias de exposição ao NaCl 50mM. Essa redução foi mais acentuada do que a observada no tratamento salino (S), que não diferiu estatisticamente do controle nesse parâmetro.

Por consequência dessa menor quantidade de perfilhos e como demonstrado pela Figura 2B, o tratamento VPS apresentou a menor área foliar relativa (redução de 75%), sendo significativamente inferior ao tratamento S, que por sua vez já possuía apenas 48% da área foliar em comparação ao grupo controle. Ou seja, ao comparar diretamente com o tratamento salino, as plantas submetidas ao *priming* em estágio vegetativo V6, tiveram uma redução de 48%.

Em contrapartida, as plantas submetidas ao tratamento GPS não sofreram impactos significativos no desenvolvimento sob as mesmas condições de estresse. A área foliar do grupo GPS (redução de 19% em relação ao controle) foi significativamente superior à dos tratamentos S e VPS, apresentando um aumento de 69% na área em relação ao estresse salino, sendo estatisticamente semelhante à do grupo controle. Logo, esses resultados demonstram a capacidade do *priming* em germinação de mitigar os efeitos sob a área foliar, quando exposto a salinidade.

Figura 2 – Efeito dos tratamentos sobre o número de perfilhos por planta (A) e a área foliar relativa ao controle (B) para o experimento I (16 dias com NaCl 50mM). Colunas seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).



Pelo que é apresentado na Tabela 1, a presença da salinidade afetou significativamente o acúmulo de biomassa das plantas, com os tratamentos sob estresse (com exceção do GPS) apresentando redução de massa quando comparados ao tratamento controle.

Essa redução na biomassa está diretamente associada ao que foi observado na Figura 2, onde o tratamento VPS apresentou a menor área foliar e o menor número de perfilhos. O comprometimento da área fotossintética refletiu-se diretamente no acúmulo de massa seca com as plantas do grupo VPS apresentando reduções significativas de 45% na massa de raízes e 65% na massa da parte aérea em comparação ao tratamento salino (S). Tratamento esse que por sua vez apresentou uma redução de aproximadamente 47% na biomassa total em relação ao controle, demonstrando o efeito negativo do estresse salino sobre o acúmulo de massa.

Por outro lado, as plantas do tratamento GPS, que na figura 2 mantiveram área foliar e número de perfilhos semelhantes ao controle, também não diferiram do controle na biomassa total, reforçando a correlação entre a manutenção da área foliar e a capacidade de acúmulo de biomassa sob estresse. É possível que o tratamento GPS tenha amenizado os efeitos da salinidade por meio de um crescimento inicial levemente superior ao controle, ainda que de forma não significativa.

Tabela 1– Efeito dos tratamentos sobre a massa seca de raiz, parte aérea e biomassa total (g MS planta⁻¹) para o experimento 1 (16 dias com NaCl 50mM). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey (p<0,05).

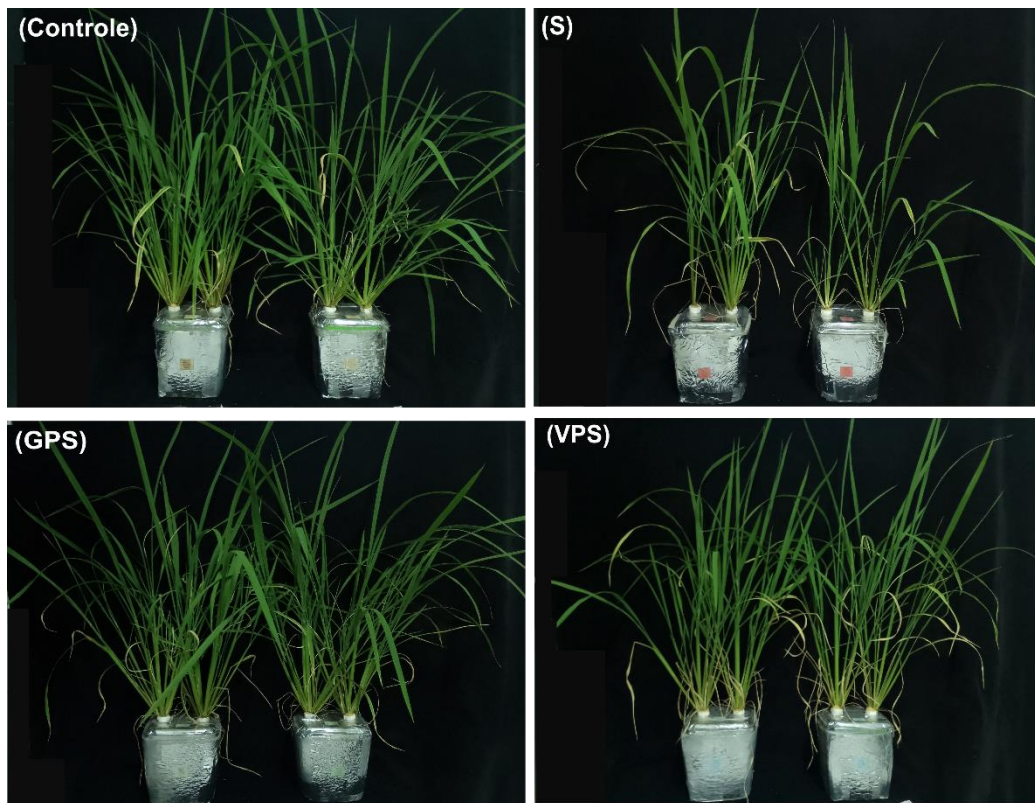
Massa Seca – Experimento I			
Tratamentos	(g MS planta⁻¹)		
	Raiz	Parte Aérea	Biomassa Total
C	0.4314 a	8.219 a	8.776 a
S	0.2616 b	4.375 b	4.637 b
GPS	0.5831 a	8.574 a	9.157 a
VPS	0.1181 c	2.802 c	3.147 c

Ao final da aplicação do estresse salino no experimento 2 (Figura 3), era possível visualmente notar as semelhanças entre os tratamentos Controle e GPS. Altura e a densidade de folhas vivas dos indivíduos eram de forma visual, notavelmente semelhantes, enquanto o tratamento VPS, apresentavam uma estatura levemente reduzida, e um maior número de folhas mortas ou em estado de senescência em comparação as plantas controle e GPS.

Diferentemente do Experimento I, onde a redução foi mais acentuada, no Experimento II os efeitos do estresse foram visualmente mais amenos, embora mantendo a

mesma tendência. A figura 3 ilustra que, apesar dessa atenuação, a presença do *priming* em estágio V6 não agregou adaptação positiva aos indivíduos. Essa observação visual corrobora os dados quantitativos apresentados (Figura 2 e Tabela 1) no experimento anterior, onde o tratamento VPS já havia demonstrado a menor área foliar, o menor número de perfilhos e a maior redução de biomassa entre todos os tratamentos sob estresse. Visualmente e nos dados demonstrados anteriormente, esse tratamento se mostrou equivalente ou inferior ao grupo S em ambos os experimentos.

Figura 3 – Comparação visual do fenótipo dos tratamentos Controle, S, GPS e VPS para o experimento II (11 dias com NaCl 50 mM). A posição das plantas e a escala foram mantidas entre as capturas.



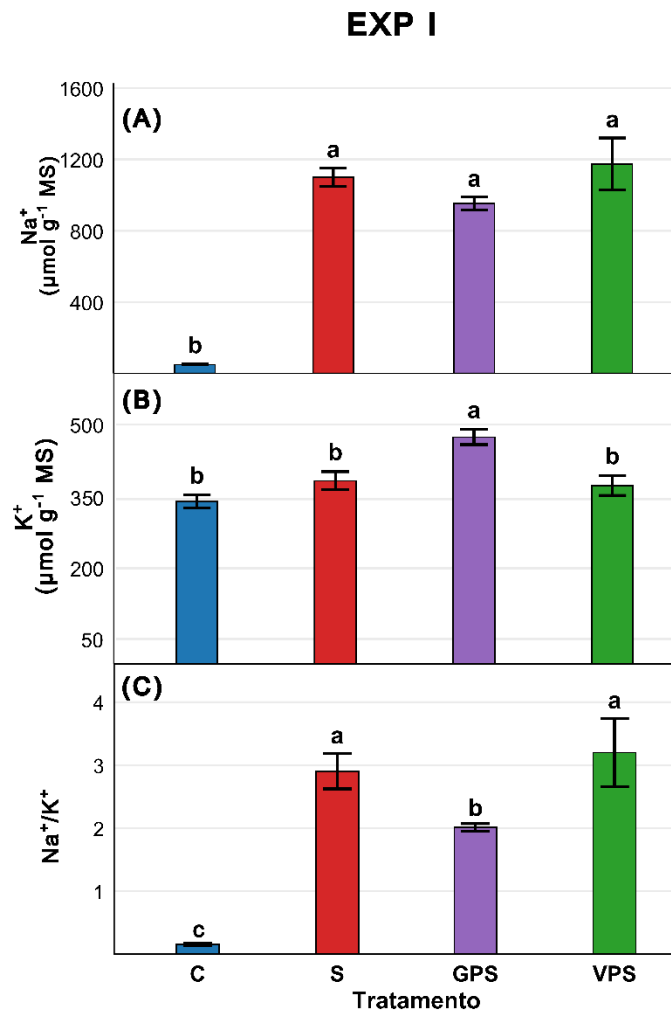
5.2 Indicadores de Estresse

5.2.1 Acumulação de Na^+ , K^+ e homeostase K^+/Na^+

Como observado na Figura 4, todos os tratamentos submetidos ao estresse salino (S, GPS e VPS) apresentaram níveis de sódio (Na^+) significativamente superiores ao controle, na concentração desse íon, não havendo diferença estatística entre os tratamentos estressados (Figura 4A). Logo, esse resultado demonstra que a presença de NaCl foi suficiente para alterar a homeostase iônica das plantas.

Em relação ao potássio (K^+), o tratamento GPS destacou-se por manter os níveis mais elevados, sendo cerca de 29% maior que os tratamentos S e VPS, que não diferiram entre si (Figura 4B). Essa manutenção da concentração de K^+ no grupo GPS refletiu-se diretamente na razão Na^+/K^+ , o tratamento GPS apresentou uma redução de aproximadamente 33% nesse indicador, em comparação aos tratamentos S e ao VPS, embora ainda tenha ficado cerca de 10 vezes superior ao controle (Figura 4C). Em contrapartida, os tratamentos S e VPS apresentaram os piores índices, com uma razão Na^+/K^+ aproximadamente 15 vezes maior que a do controle, não diferindo entre si. Esses resultados demonstram que o *priming* em germinação (GPS) atenuou o desbalanço iônico, enquanto o *priming* no estágio vegetativo (VPS) não foi capaz de melhorar a homeostase iônica em relação ao estresse salino isolado (S).

Figura 4 - Efeito dos tratamentos sobre o acúmulo dos íons sódio (A), potássio (B) e razão Na^+/K^+ (C) para o experimento I (16 dias com NaCl 50 mM). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$)



3.2.2 Indicadores de mudanças redox

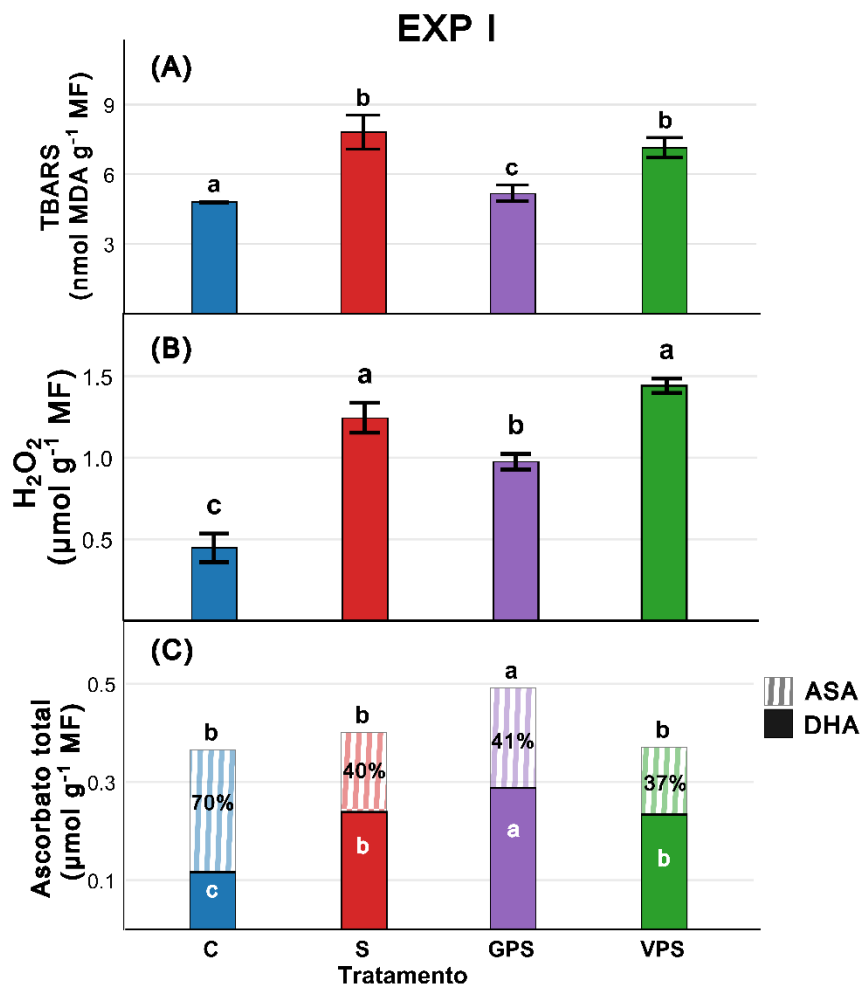
Os resultados da análise de TBARS (Figura 5A) demonstram que o tratamento GPS apresentou uma redução de 25% na concentração de MDA quando comparado ao tratamento salino (S). Em contraste, as plantas do tratamento VPS (*priming* em estágio V6) apresentaram níveis equivalentes aos do grupo S, com um incremento de 26% em relação ao controle. Esses resultados indicam que as plantas VPS não conseguiram atuar de forma tão eficaz quanto o grupo GPS no controle da peroxidação lipídica.

Esses dados são corroborados pelos níveis de peróxido de hidrogênio (H_2O_2) que se elevaram em todos os tratamentos submetidos ao estresse salino (Figura 5B), indicando a presença de estresse oxidativo, ou ao menos, o início da instalação de um quadro de estresse. O tratamento GPS apresentou diferença significativa na concentração de H_2O_2 , entre os grupos estressados, sendo aproximadamente 22% menor que a do grupo exposto apenas à salinidade (S). Em contrapartida, o tratamento VPS falhou em atenuar a produção de H_2O_2 , levando a níveis significativamente semelhantes ao tratamento S.

Ao analisar o sistema antioxidante, o comportamento do tratamento GPS explica sua maior proteção. As plantas do grupo GPS apresentaram um aumento de 146% na forma oxidada do ascorbato (DHA) em relação ao controle e o maior consumo da forma reduzida (AsA) entre todos os tratamentos. Além disso, o pool total de ascorbato no grupo GPS foi 35% maior que o do controle, indicando a possível ativação de mecanismos de biossíntese ou regeneração desse antioxidante. Em contraste, nos tratamentos S e VPS, o aumento do DHA não foi acompanhado por uma elevação proporcional do ascorbato total, evidenciando uma resposta antioxidante menos eficiente.

Em conjunto, esses resultados demonstram que o *priming* em germinação (GPS) induziu uma resposta antioxidante mais robusta, com maior capacidade de regeneração do ascorbato, menor acúmulo de H_2O_2 e, consequentemente, menor peroxidação lipídica. Por outro lado, o *priming* em estágio vegetativo (VPS) não apenas falhou em mitigar os danos do estresse salino, mas agravou a condição oxidativa da planta, tornando igualmente ou mais vulnerável quanto o grupo sob estresse salino isolado (S).

Figura 5 – Efeito dos tratamentos sobre a peroxidação lipídica (A), a concentração de peróxido de hidrogênio (B) e o estado redox do ascorbato (C) para o experimento I (16 dias com NaCl 50 mM). Letras diferentes representam médias com diferenças significativas entre tratamentos pelo teste de Tukey ($p < 0,05$). No gráfico (C), letras na porção superior indicam diferenças para o ascorbato total, enquanto letras dentro das barras indicam diferenças para a concentração de DHA. Porcentagem indica a quantidade de ascorbato reduzido em relação ao total.

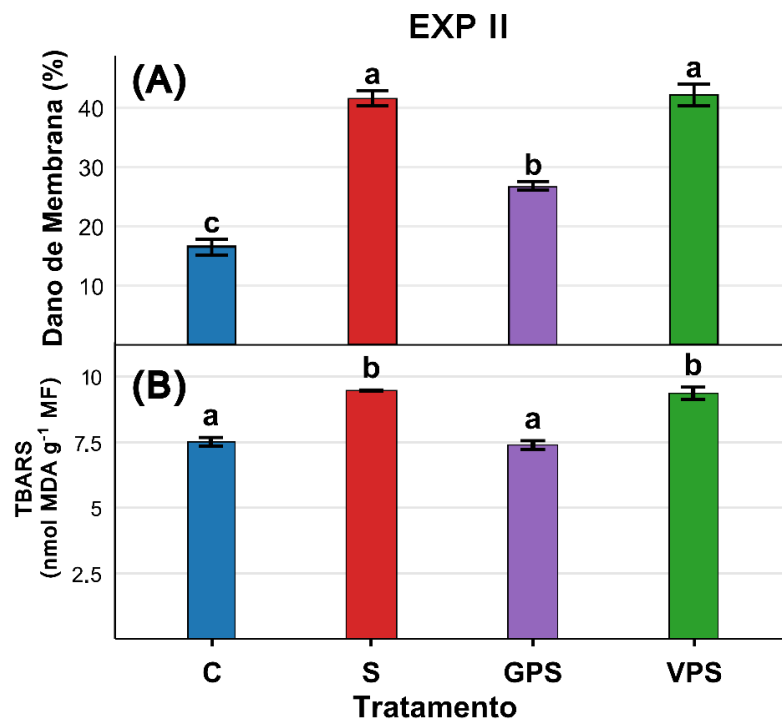


No experimento II, os resultados da análise de dano de membrana (Figura 6A) e TBARS (Figura 6B) confirmam a tendência observada no experimento anterior, embora com uma intensidade levemente distinta. O tratamento GPS (*priming* em germinação) manteve níveis de TBARS significativamente menores que o tratamento salino (S), com uma redução de aproximadamente 22%, e não diferiu estatisticamente do grupo controle (Figura 6B). Esse padrão é consistente com o observado no Experimento I, onde o GPS também demonstrou a menor peroxidação lipídica entre os grupos estressados.

Em contraste, o tratamento VPS (*priming* em estágio V6) apresentou novamente níveis de TBARS equivalentes aos do grupo S, com um incremento de aproximadamente 26% em relação ao controle, e não diferiu estatisticamente do tratamento salino. Essa equivalência entre VPS e S foi ainda mais evidente na análise de dano de membrana (Figura 6A), onde ambos os tratamentos apresentaram os maiores percentuais de dano, cerca de 42% e 43%, respectivamente, não diferindo entre si e sendo significativamente superior ao controle e ao GPS.

Esses resultados reforçam a conclusão de que o *priming* em germinação (GPS) é uma estratégia eficaz para mitigar os danos oxidativos às membranas sob estresse salino, mantendo a integridade celular em níveis próximos ao controle. Por outro lado, o *priming* no estágio V6 (VPS) falhou em conferir qualquer proteção adicional, mantendo-se tão vulnerável quanto o grupo salino e apresentando um dano de membrana significativamente maior que o GPS.

Figura 6 – Efeito dos tratamentos sobre o dano de membrana (A) e peroxidação lipídica (B) para o experimento II (11 dias com NaCl 50 mM). Letras diferentes representam médias com diferenças significativas entre tratamentos pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

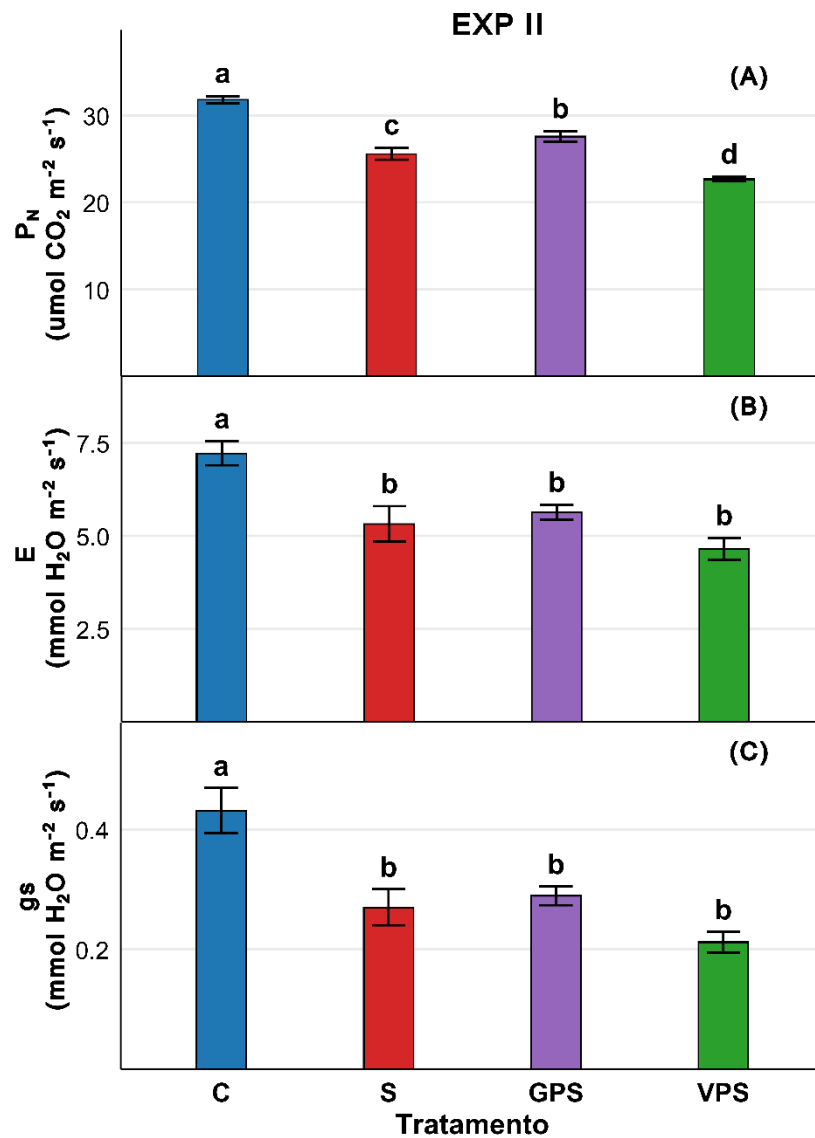


5.3 Variáveis fotossintéticas

Os resultados demonstrados pelas análises realizadas no IRGA (Figura 7) demonstram os efeitos deletérios causados pela salinidade (S), com uma redução de aproximadamente 24% na fotossíntese líquida, 36% na transpiração e 43% no fechamento dos estômatos, quando comparados ao tratamento controle. Ao adicionarmos a comparação dos tratamentos de *priming* (GPS e VPS), observa-se que o tratamento VPS apresentou a menor taxa de fotossíntese entre todos os grupos, com uma redução de cerca de 25% em relação ao controle e cerca de 13% em relação ao tratamento salino (S). Embora sua transpiração tenha sido significativamente semelhante a dos tratamentos GPS e S, sua condutância estomática apresentou uma redução de 50% em relação ao controle, sem diferença significativa quando comparada aos demais tratamentos sob estresse.

Em contrapartida, o tratamento GPS manteve uma taxa fotossintética superior ao S, com uma redução de apenas 11% em relação ao controle, demonstrando uma capacidade de manutenção da atividade fotossintética superior ao VPS e ao próprio estresse salino isolado. Esses resultados indicam que, assim como observado nos parâmetros de crescimento, o *priming* em germinação (GPS) atenuou os efeitos deletérios do estresse salino sobre as trocas gasosas, enquanto o *priming* no estágio V6 (VPS) não apenas falhou em proteger a planta, como agravou a redução da fotossíntese líquida.

Figura 7 – Efeito dos tratamentos sobre a fotossíntese líquida - P_N (A), a transpiração - E (B) e a condutância estomática - g_s (C) para o experimento II (11 dias com NaCl 50 mM). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

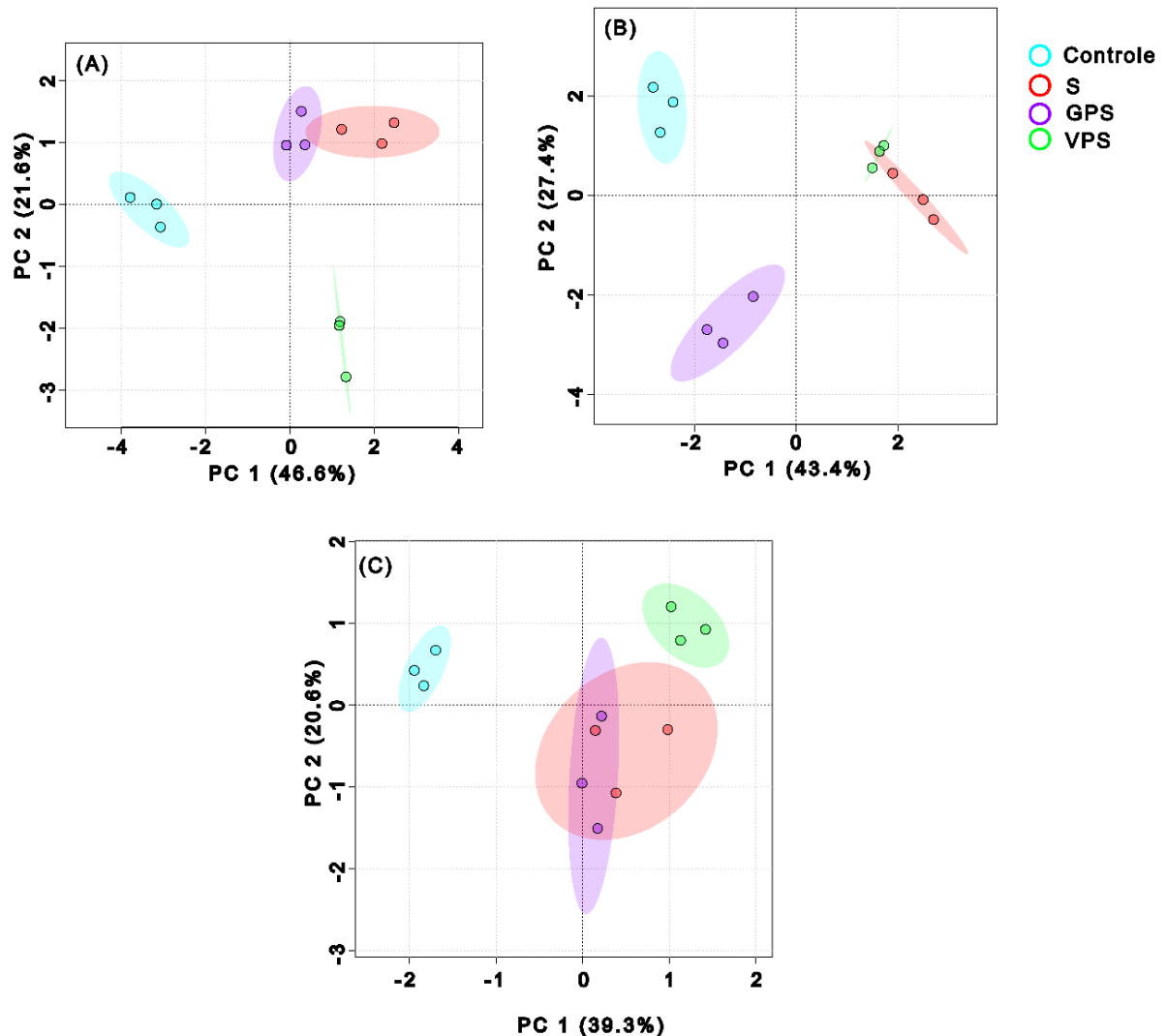


5.4 Alterações Metabólicas

A análise de componentes principais (PCA) revelou padrões metabólicos distintos entre os tecidos avaliados (Figura 8). Nas folhas (Figura 8A), o tratamento VPS foi clusterizado de maneira completamente independente dos demais grupos, indicando um perfil metabólico distinto. Já o tratamento GPS apresentou um perfil metabólico mais próximo ao controle (comparado ao grupo VPS), ainda que com pequenas diferenças, sugerindo que o *priming* em germinação foi capaz de preservar grande parte da homeostase metabólica foliar mesmo sob estresse salino. Nos colmos (Figura 8B), entretanto, o padrão se inverte: o tratamento GPS se agrupa mais próximo ao controle, enquanto o VPS se agrupa juntamente com o S.

Por fim, nas raízes (Figura 8C), tanto o grupo GPS quanto o S apresentam perfis metabólicos semelhantes, enquanto o VPS mantém uma leve separação. Esses resultados sugerem que a resposta do *priming* pode ser diferente dependendo do tecido a ser estudado, pois, o tratamento GPS promove adaptações metabólicas favoráveis principalmente nos colmos e folhas, enquanto o VPS induz alterações possivelmente desfavoráveis, especialmente nas folhas. Essa observação se correlaciona com os resultados obtidos e demonstrados anteriormente nos experimentos I e II, bem como pelo perfil metabólico observado na Figura 9.

Figura 8 – Análise de Componentes Principais (PCA) realizada com os dados de metabolômica obtidos de folhas (A), colmos (B) e raízes (C) de plantas de arroz do experimento II (11 dias com NaCl 50mM).



A figura 9 apresenta os VIP scores dos metabólitos que mais contribuíram para a separação dos tratamentos. Nas folhas (Figura 9A), o tratamento VPS apresentou um padrão de metabólitos sem clara correlação com os outros tratamentos, com níveis elevados de ácido fosfórico, alanina e serina, metabólitos que estão relacionados com uma maior peroxidação da membrana e de catabolização proteica. O tratamento GPS, por sua vez, exibiu um perfil de transição metabólica, com níveis intermediários entre o controle e o estresse salino.

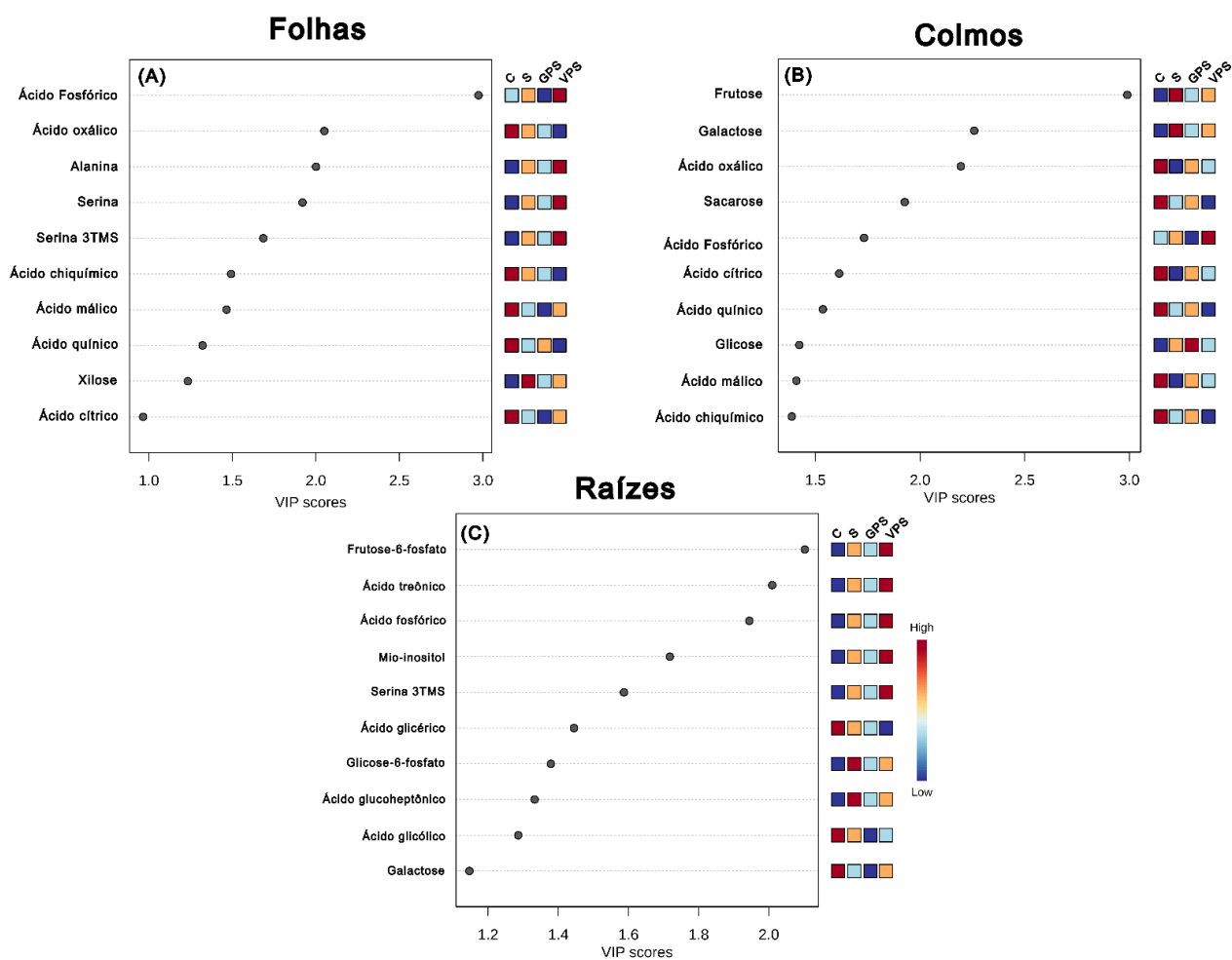
Nos colmos (Figura 9B), observou-se que o grupo VPS apresentou uma redução na sacarose, mas um aumento em outros açúcares, como frutose e galactose. Essa remobilização de açúcares nos colmos pode estar associada a uma tentativa da planta de ajustar seu potencial osmótico em resposta ao estresse salino, uma vez que esses metabólitos podem atuar como um osmoprotetor (MEHTA; VYAS, 2023). Entretanto, essa mobilização não gerou uma proteção

efetiva, pois o tratamento VPS manteve um desempenho fisiológico inferior em ambos os experimentos. As plantas do grupo GPS, por outro lado, mantiveram níveis mais próximos ao controle para esses metabólitos, indicando que o *priming* em germinação foi capaz de preservar a homeostase de açúcares nos colmos, sem a necessidade de uma remobilização dispendiosa energeticamente.

Nas raízes (Figura 9C), o tratamento VPS apresentou acúmulo de metabólitos associados ao estresse osmótico, como o mio-inositol, que geralmente atua como osmoprotetor e sinalizador de estresse em plantas (SINGH et al., 2022; VALLURU; VAN, 2011). Esse acúmulo indica uma possível ativação de mecanismos de defesa contra a salinidade. O tratamento VPS, por sua vez, caracterizou-se por um perfil distinto, com acúmulo de outros intermediários metabólicos, como a frutose-6-fosfato. Essa diferença no perfil de metabólitos nas raízes sugere que o *priming* em estágio vegetativo pode ter induzido uma transição metabólica desfavorável, gerando uma aclimação negativa da planta ao estresse.

Portanto, esses resultados demonstram que o *priming* em germinação (GPS) promoveu um perfil metabólico mais favorável, mantendo níveis de metabólitos mais próximos ao controle. Em contraste, o *priming* no estágio vegetativo (VPS) não apenas falhou em atenuar as alterações metabólicas induzidas pelo estresse, como induziu um perfil de acúmulo de metabólitos ligados a degradação do metabolismo vegetal e alterações no perfil de açúcares (Figura 8B) que estão correlacionados com seu pior desempenho fisiológico e maior sensibilidade ao estresse salino.

Figura 9 – VIP scores dos metabólitos identificados em folhas (A), colmos (B) e raízes (C) de plantas de arroz para o experimento II (11 dias com NaCl 50 mM). O gradiente de cores indica a abundância relativa de cada metabólito nos tratamentos.



6 DISCUSSÃO

6.1 O *priming* na germinação atenua o estresse enquanto o *priming* em estágio vegetativo V6 é inefetivo

O tratamento GPS preservou parâmetros de crescimento equivalentes ao controle (C), com área foliar e biomassa total sem diferença estatística em relação as plantas do grupo controle (Figura 2, Tabela 1). Esse padrão de crescimento mantido sob estresse salino é frequentemente associado à capacidade do *priming* de ativar, de forma antecipada, mecanismos de ajuste osmótico e homeostase iônica (ZHAI et al., 2022). Corroborando essa afirmação, as plantas GPS apresentaram razão Na^+/K^+ aproximadamente 33% menor que os tratamentos S e VPS (Figura 4C), indicando maior eficiência na exclusão ou compartimentalização do sódio e na manutenção dos níveis de potássio. A importância dessa razão como indicador de tolerância salina é inegável, uma vez que o equilíbrio entre esses íons é indispensável para o funcionamento enzimático, a manutenção do turgor celular e o transporte de fotoassimilados (COCA et al., 2023).

A proteção conferida pelo tratamento GPS também se manifestou de forma clara na resposta oxidativa ao estresse. As plantas submetidas a esse *priming* apresentaram níveis de H_2O_2 cerca de 22% menores que o grupo S (Figura 5B), menor peroxidação lipídica, evidenciada pela redução de aproximadamente 25% nos níveis de MDA (Figura 5A), e um pool total de ascorbato 35% superior ao controle, com aumento acentuado da fração oxidada, indicando ativação robusta do sistema antioxidante (Figura 5C). Esse conjunto de respostas é consistente com o conceito de “memória de estresse”, pelo qual a exposição prévia a um agente indutor durante a germinação promove alterações epigenéticas que ficam armazenadas e permitem uma resposta antioxidante mais rápida e robusta quando submetidas a um estresse posterior (SEDGHI, 2026). Dessa forma, os dados analisados sugerem que o *priming* durante a germinação induziu uma pré-ativação do sistema de defesa oxidativa, que se revelou eficaz quando as plantas foram submetidas ao estresse salino subsequente.

Em contrapartida, o tratamento VPS não apenas foi ineficaz em conferir tolerância, como apresentou desempenho inferior (ou equivalente, no caso do segundo experimento) ao grupo submetido apenas ao estresse salino. A redução de 67% no número de perfilhos e de 75% na área foliar (Figura 2), somada às quedas de 45% na massa seca de raízes e 65% na parte aérea em relação ao S (Tabela 1), configura um quadro de aclimação negativa, possivelmente o próprio *halopriming* agravou a sensibilidade da planta ao estresse subsequente. Esse padrão foi reforçado pelos indicadores oxidativos, com as plantas VPS apresentando níveis de H_2O_2 cerca de 22% superiores ao grupo S (Figura 4B), no primeiro experimento e dano de membrana

equivalente ao S e significativamente maior que o GPS (Figura 6A) no segundo experimento.

Uma possível explicação para esse comportamento reside nas diferenças de plasticidade celular entre as duas fases de desenvolvimento. Durante a germinação, as células ainda em diferenciação apresentam maior responsividade a sinais epigenéticos, o que favorece a consolidação de uma memória de estresse funcional e duradoura (ASWATHI et al., 2025). Já no estágio V6, a planta possui tecidos vasculares, meristemas foliares e sistema radicular já diferenciados, com menor capacidade de reprogramação (FAHAD et al., 2019; ALAMGIR; YOUSUF, 2006). Nesse contexto, a exposição ao NaCl no tratamento VPS pode ter induzido uma resposta de aclimação negativa, sobrecarregando o sistema antioxidante antes mesmo do estresse final e reduzindo a reserva de defesa disponível. Esse fenômeno é coerente com a noção de que o *priming*, quando aplicado em intensidade ou momento inadequados, pode gerar um estado de alerta prolongado que é energeticamente dispendioso e fisiologicamente desvantajoso (GANIE et al., 2019).

Ademais, os parâmetros fotossintéticos reforçam essa interpretação. O tratamento GPS manteve redução de apenas 11% na fotossíntese líquida em relação ao controle, enquanto as plantas VPS apresentaram a menor taxa entre todos os grupos, com redução de aproximadamente 25% e ainda 13% inferior ao próprio tratamento salino (Figura 7A). A manutenção da atividade fotossintética no grupo GPS é coerente com o controle mais eficiente do estresse oxidativo, uma vez que a integridade dos tilacoides e dos complexos pigmento-proteína é fortemente comprometida pela peroxidação lipídica induzida por EROs (MITTLER, 2002; MUNNS; TESTER, 2008; RODRÍGUEZ COCA et al., 2023). A condutância estomática do tratamento VPS, 50% menor que a do controle, indica que o fechamento estomático foi adotado como mecanismo de limitação da perda hídrica, porém a um “custo fotossintético elevado” e sem a ativação de mecanismos antioxidantes eficazes.

Em conjunto, os dados dos dois experimentos indicam que o *priming* salino em arroz somente é eficaz quando aplicado durante a germinação, fase de maior plasticidade e responsividade a sinais epigenéticos. A aplicação do mesmo agente indutor em estágio vegetativo avançado não apenas se mostrou inefetiva, como indutora de uma aclimação negativa, agravando o dano oxidativo e comprometendo o desempenho fisiológico sob estresse.

6.2 A resposta metabólica ao *priming* é tecido-dependente

A análise de componentes principais (PCA) revelou que as alterações metabólicas induzidas pelo *priming* e pelo estresse salino não são uniformes entre os tecidos vegetais, mas sim, se expressam de forma distintas em folhas, colmos e raízes (Figura 8). Esse padrão de resposta tecido-dependente é coerente com o fato de que cada órgão possui demandas metabólicas, funções fisiológicas e exposição ao estresse diferentes, condicionando assim estratégias distintas de aclimação (MENDES, 2024). Nas folhas, o tratamento VPS foi clusterizado de maneira completamente independente dos demais grupos, indicando uma reprogramação metabólica mais intensa e oposta ao *priming* em germinação. O tratamento GPS, por sua vez, ocupou uma posição intermediária entre o controle e o estresse salino (S), sugerindo uma transição metabólica controlada e não uma reorganização total do metabolismo.

Nas folhas, os metabólitos que mais contribuíram para a separação das plantas VPS dos demais tratamentos foram o ácido fosfórico, alanina e serina (Figura 9A), compostos associados, respectivamente, ao colapso de membranas e atividade fosfolipásica, ao catabolismo proteico via ciclo do glioxilato e à degradação de aminoácidos sob condições de estresse (ATHAR et al., 2022; SACAŁA; DEMCZUK; GRZYŚ, 2015). O acúmulo desses metabólitos sinaliza que, nas folhas do grupo VPS, o estresse salino não foi gerenciado de forma adaptativa, mas gerou um estado catabólico, onde a integridade estrutural e funcional das células foi comprometida. Esse padrão é consistente com os dados de dano de membrana e peroxidação lipídica observados no segundo experimento (Figuras 6A e 6B), onde as plantas VPS apresentaram os maiores níveis de TBARS e vazamento de eletrólitos entre os tratamentos estressados. Em contraste, as folhas do tratamento GPS mantiveram um perfil metabólico mais próximo ao controle, sem o acúmulo dos marcadores de degradação celular observados no VPS, o que é coerente com sua menor peroxidação lipídica e menor dano de membrana (Figura 6A e 6B).

Nos colmos, o padrão de agrupamento se inverteu, o grupo GPS passou a se aproximar do controle, enquanto o VPS se agrupou junto ao tratamento salino (S) (Figura 9B). A análise dos VIP scores revelou que essa separação foi impulsionada principalmente por diferenças no perfil de carboidratos (Figura 9B). O tratamento VPS apresentou redução nos níveis de sacarose e concomitante aumento de frutose e galactose, uma remobilização de açúcares que pode refletir uma tentativa da planta de ajustar seu potencial osmótico frente ao estresse salino, uma vez que esses monossacarídeos atuam como osmoprotetores e estão envolvidos na estabilização de proteínas e membranas sob condições de déficit hídrico ou osmótico (MEHTA; VYAS, 2023).

Contudo, essa remobilização não se traduziu em proteção fisiológica efetiva, sugerindo que a estratégia de ajuste osmótico nos colmos foi insuficiente para compensar os danos gerados em outros tecidos, especialmente nas folhas. As plantas GPS, por outro lado, mantiveram níveis de carboidratos nos colmos próximos ao controle, indicando que o *priming* em germinação preservou a homeostase de carboidratos nesse tecido, sem a necessidade de uma remobilização energeticamente desgastante.

É importante ressaltar, entretanto, que as inferências baseadas nos perfis metabólicos aqui obtidos têm caráter exploratório e integrativo, uma vez que os metabólitos individuais não foram submetidos a testes estatísticos específicos (como ANOVA) entre todos os tratamentos. Análises complementares, como a construção de heatmaps com a significância estatística das alterações em relação ao controle, seriam necessárias para validar a contribuição relativa de cada metabólito e fortalecer as correlações aqui sugeridas com o desempenho fisiológico das plantas.

Nas raízes, os perfis metabólicos dos grupos GPS e S convergiram, enquanto o *priming* em estágio vegetativo manteve uma leve separação (Figura 8C). O tratamento GPS apresentou níveis de mio-inositol (Figura 9C) levemente inferiores aos do controle (podendo indicar maior consumo), enquanto as plantas S e VPS apresentaram um acúmulo desse metabólito, com o grupo VPS atingindo os maiores níveis. O acúmulo observado nos tratamentos S e VPS indica a ativação de mecanismos de defesa osmótica nas raízes. Esse *priming*, por sua vez, além de promover o acúmulo de mio-inositol, apresentou acúmulo de frutose-6-fosfato nas raízes (Figura 8C), um intermediário glicolítico cuja elevação pode indicar alterações no fluxo de carbono e na regulação energética, consistente com uma reprogramação metabólica desfavorável induzida pelo *halopriming* nesse estágio de desenvolvimento (ATHAR et al., 2022).

A análise integrada dos perfis metabólicos por tecido, baseada nos padrões observados na PCA (Figura 8) e nos VIP scores (Figura 9), evidencia que o GPS promoveu uma reprogramação metabólica coordenada e adaptativa, com maior preservação do metabolismo de base nos órgãos aéreos e ajuste funcional nas raízes sem colapso catabólico. O VPS, em contraste, induziu alterações metabólicas consideravelmente desfavoráveis, promovendo a degradação de proteínas e membranas nas folhas, remobilização dispendiosa de carboidratos nos colmos e alterações no fluxo glicólico nas raízes. Esse conjunto de respostas configura um perfil metabólico de estresse, no qual o organismo não dispõe de reservas adaptativas suficientes para sustentar o metabolismo normal e limitar os danos celulares.

Embora os resultados aqui apresentados apontem de forma consistente para uma resposta ontogenética ao *priming* salino em arroz, algumas limitações experimentais devem ser consideradas para a interpretação correta dos dados. Primeiramente, a ausência de grupos submetidos exclusivamente ao *priming* (GPS e VPS sem estresse salino final) impede a avaliação do custo metabólico ou do possível benefício direto do *halopriming* na ausência de estresse subsequente. Além disso, a falta de um controle osmótico isosmótico (como PEG ou manitol) não permite dissociar completamente os efeitos iônicos do Na⁺ dos efeitos osmóticos gerais, sendo esta uma distinção importante para futuros estudos mecanísticos. O uso de uma única cultivar (Nipponbare) e o número reduzido de repetições experimentais (embora estatisticamente suficientes) limitam a generalização dos achados para outras variedades, especialmente as de interesse comercial para o Nordeste brasileiro. Por fim, a diferença na duração da exposição ao estresse entre os experimentos I (16 dias) e II (11 dias) pode ter influenciado a intensidade das respostas observadas, embora a consistência das tendências entre ambos os ensaios indique robustez dos efeitos principais. Para consolidar os achados, sugerem-se estudos futuros com a inclusão dos grupos de *priming* sem estresse final, a realização de curvas dose-tempo para o *priming* vegetativo (testando concentrações e durações subletais alternativas), bem como análises mais aprofundadas da atividade de enzimas antioxidantes (SOD, CAT, APX) e de parâmetros de fluorescência da clorofila a, que permitiriam avaliar com maior resolução a eficiência fotoquímica e a integridade do aparato fotossintético sob as diferentes condições de *priming*.

7 CONCLUSÃO

Os dados obtidos evidenciam que o *priming* salino em arroz resulta em respostas contrastantes conforme a fase de aplicação, distinguindo-se uma janela de tolerância (*priming* em germinação) de uma janela de vulnerabilidade (*priming* em estágio vegetativo). O tratamento GPS conferiu proteção ao promover a manutenção do crescimento, da área foliar e da biomassa em níveis equiparáveis ao controle, além disso, esse tratamento, manteve uma redução substancial da razão Na⁺/K⁺ e no reforço do sistema antioxidante (maior pool de ascorbato total e menores níveis de H₂O₂ e peroxidação lipídica), preservando a integridade das membranas e a atividade fotossintética, em relação ao estresse salino (S). Em contraste, o tratamento VPS instalou uma aclimação negativa, com supressão de perfilhos e acentuada perda de área foliar combinadas com uma elevação nos níveis de H₂O₂ e agravamento da peroxidação lipídica, configurando um estresse fisiológico. A análise metabolômica corroborou esse contraste, demonstrando no grupo VPS, um perfil desfavorável (acúmulo de

aminoácidos e depleção de açúcares nas folhas), enquanto as plantas GPS mantiveram um perfil de transição, entre os tratamentos controle e salinidade, com preservação da homeostase de açúcares nos colmos. Logo, conclui-se que a resposta ao *priming* salino em arroz possui uma forte tendência ontogenética. Durante a fase germinativa, há uma oportunidade para indução de memória adaptativa e tolerância à salinidade, enquanto que no estágio V6 se revela um ponto sensível ao estresse, tornando-se um amplificador dos efeitos deletérios do NaCl. Contudo, esses resultados devem ser validados em outras cultivares de arroz, em condições de solo salino e, preferencialmente, avaliados até a fase reprodutiva, a fim de confirmar a eficácia agrônômica do *priming* em germinação em escalas mais próximas da realidade produtiva.

REFERÊNCIAS

- ASWATHI, K. P. R. et al. The Plant Mind: Unraveling Abiotic Stress *Priming*, Memory, and Adaptation. **Physiologia Plantarum**, v. 177, n. 4, 1 jul. 2025.
- ATHAR, H. U. R. et al. Salt stress proteins in plants: An overview. **Frontiers in Plant Science**, v. 13, p. 999058, 16 dez. 2022.
- BICCA, J. M. et al. Clay stabilization and recovery of soil functions of a degraded solodic planosol through incorporation of agrominerals: A case study in southern Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 122, p. 104177, 1 fev. 2023.
- BLUM, A.; EBERCON, A. Cell membrane stability as a measure of drought and heat tolerance in wheat. **Crop Science**, v. 21, n. 1, p. 43–47, 1 jan. 1981.
- DA SILVA DIAS, N. et al. Environmental, Agricultural, and Socioeconomic Impacts of Salinization to Family-Based Irrigated Agriculture in the Brazilian Semiarid Region. **Saline and Alkaline Soils in Latin America**. Cham: Springer International Publishing, 2021. p. 37–48.
- DEEPSEEK-AI et al. DeepSeek-V3 Technical Report. 27 dez. 2024.
- FAHAD, S. et al. Major Constraints for Global Rice Production. **Advances in Rice Research for Abiotic Stress Tolerance**, p. 1–22, 1 jan. 2019.
- FLEXAS, J. et al. Mesophyll conductance to CO₂: Current knowledge and future prospects. **Plant, Cell and Environment**, v. 31, n. 5, p. 602–621, maio 2008.
- GANIE, S. A. et al. Advances in understanding salt tolerance in rice. **Theoretical and Applied Genetics** 2019 **132**:4, v. 132, n. 4, p. 851–870, 13 fev. 2019.
- GOHARI, G. et al. Seed *priming* approaches for climate-resilient agriculture. **Journal of Experimental Botany**, v. 77, n. 7, p. 2013–2026, 27 mar. 2026.
- HASEGAWA, P. M. Sodium (Na⁺) homeostasis and salt tolerance of plants. **Environmental and Experimental Botany**, v. 92, p. 19–31, ago. 2013.
- HEATH, R. L.; PACKER, L. Photoperoxidation in isolated chloroplasts: I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. **Archives of Biochemistry and Biophysics**, v. 125, n. 1, p. 189–198, 1 abr. 1968.
- HOAGLAND, D. R.; ARNON, D. I. **The water-culture method for growing plants without soil**. . [S.l: s.n.], 1950.
- Introducing Claude \ Anthropic.** Disponível em: <<https://www.anthropic.com/news/introducing-claude>>. Acesso em: 16 jun. 2026.
- JATANA, B. S. et al. Seed *Priming*: Molecular and Physiological Mechanisms Underlying Biotic and Abiotic Stress Tolerance. **Agronomy** 2024, **Vol. 14**, **Page 2901**, v. 14, n. 12, p. 2901, 5 dez. 2024.

KAMPFENKEL, K.; VAN MONTAGU, M.; INZÉ, D. Extraction and Determination of Ascorbate and Dehydroascorbate from Plant Tissue. **Analytical Biochemistry**, v. 225, n. 1, p. 165–167, 1 fev. 1995.

KOPKA, J. et al. GMD@CSB.DB: the Golm Metabolome Database. **Bioinformatics**, v. 21, n. 8, p. 1635–1638, 15 abr. 2005.

LISEC, J. et al. Gas chromatography mass spectrometry–based metabolite profiling in plants. **Nature Protocols** 2006 **1:1**, v. 1, n. 1, p. 387–396, 27 jun. 2006.

M ALAMGIR, A. N.; YOUSUF ALI, M. EFFECTS OF NaCl SALINITY ON LEAF CHARACTERS AND PHYSIOLOGICAL GROWTH ATTRIBUTES OF DIFFERENT GENOTYPES OF RICE (ORYZA SATIVA L.). v. 35, n. 2, p. 99–107, 2006.

MEHTA, D.; VYAS, S. Comparative bio-accumulation of osmoprotectants in saline stress tolerating plants: A review. **Plant Stress**, v. 9, p. 100177, 1 set. 2023.

MENDES, K. da R. **Salt stress is regulated by interactions with heat and spatiotemporal changes in rice plants**. 2024. Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, 2024.

MITTLER, R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. **Trends in Plant Science**, v. 7, n. 9, p. 405–410, 1 set. 2002.

MUNNS, R.; TESTER, M. Mechanisms of Salinity Tolerance. **Annual Review of Plant Biology**, v. 59, n. 1, p. 651–681, 1 jun. 2008.

PAGANO, A.; MACOVEI, A.; BALESTRAZZI, A. Molecular dynamics of seed *priming* at the crossroads between basic and applied research. **Plant Cell Reports** 2023 **42:4**, v. 42, n. 4, p. 657–688, 13 fev. 2023.

PANG, Z. et al. MetaboAnalyst 6.0: towards a unified platform for metabolomics data processing, analysis and interpretation. **Nucleic Acids Research**, v. 52, n. W1, p. W398–W406, 5 jul. 2024.

PAPARELLA, S. et al. Seed *priming*: state of the art and new perspectives. **Plant Cell Reports**, v. 34, n. 8, p. 1281–1293, 24 ago. 2015.

PESSOA, L. G. M. et al. Assessment of soil salinity status under different land-use conditions in the semiarid region of Northeastern Brazil. **Ecological Indicators**, v. 141, p. 109139, 1 ago. 2022.

RAI, A. K.; BASAK, N.; SUNDHA, P. Saline and Sodic Ecosystems in the Changing World. **Soil Science: Fundamentals to Recent Advances**. Singapore: Springer Singapore, 2021. p. 175–190.

RIBAS, G. G. et al. Rice-based cropping systems in Brazil: Irrigated and rainfed. **Crop and Environment**, v. 4, n. 4, p. 256–262, dez. 2025.

RODRÍGUEZ COCA, L. I. et al. Effects of Sodium Salinity on Rice (*Oryza sativa* L.) Cultivation: A Review. **Sustainability**, v. 15, n. 3, p. 1804, 17 jan. 2023.

SACAŁA, E.; DEMCZUK, A.; GRZYŚ, E. The response of maize seedlings to salt stress under increasing levels of phosphorus. **Journal of Elementology**, v. 21, n. 1, p. 185–194, 30 nov. 2015.

SEDGHI, M. Quantifying stress memory in seeds: Molecular, epigenetic, and *priming*-based perspectives. **Plant Stress**, v. 21, p. 101370, 1 maio 2026.

SILVA, et al. ANÁLISE DE CLORETO EM TECIDO VEGETAL. [2009.]. Acesso em: 14 jun. 2026.

SINGH, P. et al. Salt stress resilience in plants mediated through osmolyte accumulation and its crosstalk mechanism with phytohormones. **Frontiers in Plant Science**, v. 13, p. 1006617, 26 set. 2022.

VALLURU, R.; VAN DEN ENDE, W. Myo-inositol and beyond – Emerging networks under stress. **Plant Science**, v. 181, n. 4, p. 387–400, 1 out. 2011.

XIAO, M. et al. Synergistic effects of bio-organic fertilizer and different soil amendments on salt reduction, soil fertility, and yield enhancement in salt-affected coastal soils. **Soil and Tillage Research**, v. 248, 1 maio 2025.

ZHAI, K. et al. Sand *Priming* Promotes Seed Germination, Respiratory Metabolism and Antioxidant Capacity of *Pinus massoniana* Lamb. **Agriculture 2022, Vol. 12, Page 455**, v. 12, n. 4, p. 455, 24 mar. 2022.

ZHOU, D. et al. Assessing secondary soil salinization risk based on the PSR sustainability framework. **Journal of Environmental Management**, v. 128, p. 642–654, 15 out. 2013.

ZHOU, M. et al. A Stable Nonfluorescent Derivative of Resorufin for the Fluorometric Determination of Trace Hydrogen Peroxide: Applications in Detecting the Activity of Phagocyte NADPH Oxidase and Other Oxidases. **Analytical Biochemistry**, v. 253, n. 2, p. 162–168, nov. 1997.

ZHOU, Q. et al. Net sodium fluxes change significantly at anatomically distinct root zones of rice (*Oryza sativa* L.) seedlings. **Journal of Plant Physiology**, v. 168, n. 11, p. 1249–1255, 15 jul. 2011.