



Aspectos fisiológicos da restrição da radiação solar em arroz - uma revisão. Physiological aspects of solar radiation restriction in rice - a review.

[Juracy Barroso-Neto](#)^{1*}, [Dennis Ricardo Cabral Cruz](#)², [Cinara Wanderléa Felix Bezerra](#)³, [Moemy Gomes de Moraes](#)⁴, [Alexandre Bryan Heinemann](#)⁵

^{1*} Doutor em Agronomia, Bolsista de Pós-Doutorado Júnior pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq, Centro Nacional de Pesquisa Arroz e Feijão – CNPAF, Embrapa Arroz e Feijão, Km 12 – Zona Rural, GO – 462, Santo Antônio de Goiás, GO, Brasil, 75375-000. E-mail: jnetobarroso@gmail.com

² Doutorando do Programa de Pós-Graduação em Agronomia, Escola de Agronomia, Universidade Federal Rural de Goiás – UFG. Avenida Samambaia s/n, Goiânia, GO, Brasil, 74690-000. E-mail: denisribral@gmail.com

³ Doutoranda do Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná – UFPR. Jardim das Américas, Curitiba, PR, Brasil, 81531-980. E-mail: cinarawfb@gmail.com

⁴ Professora Dra. Titular, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Goiás – UFG. Chácaras Califórnia, Goiânia, GO, Brasil, 74045-155. E-mail: moemy@ufg.br

⁵ Pesquisador, Centro Nacional de Pesquisa Arroz e Feijão – CNPAF, Embrapa Arroz e Feijão, Km 12 – Zona Rural, GO – 462, Santo Antônio de Goiás, GO, Brasil, 75375-000. E-mail: alexandre.heinemann@embrapa.br

Resumo

A luminosidade é um importante fator que influencia o desenvolvimento das plantas pois interfere em diversos processos metabólicos, morfológicos, anatômicos e fisiológicos. Quando não suprida em quantidade e qualidade adequada, a luminosidade pode trazer implicações para a produtividade das culturas agrícolas. O déficit de radiação solar durante o desenvolvimento vegetal, que geralmente ocorre no período chuvoso devido à nebulosidade e características geográficas da região, pode ocasionar estresse e limitar a produção. Esta revisão tem como objetivo apresentar os efeitos da restrição da radiação solar na fisiologia do arroz irrigado. Esse entendimento é de suma importância para auxiliar pesquisas futuras no esclarecimento da relação entre a intensidade luminosa e produtividade. Isso auxiliará na escolha de práticas de manejo e no desenvolvimento de estratégias de reprodução e seleção indireta de cultivares para aumento da produtividade e da qualidade dos grãos de arroz em regiões que apresentam déficit de radiação solar durante o ciclo da cultura. Esta revisão baseou-se em pesquisa bibliográfica realizada em bases de dados nacionais e internacionais, da qual foram selecionados artigos científicos publicados nas últimas cinco décadas que atenderam aos critérios de inclusão estabelecidos. No arroz, o déficit de radiação solar é o principal ocasionador de baixas produtividades e redução na qualidade dos grãos. Os processos mais afetados negativamente são a fotossíntese, a produção de matéria seca da raiz e a distribuição de fotoassimilados para as espiguetas. A gravidade do estresse por baixa luminosidade depende da fase de desenvolvimento, intensidade, genótipo e da interação com outros fatores ambientais. Estudos adicionais, que relacionem tanto a quantidade como a qualidade da luz, são necessários para selecionar cultivares tolerantes e otimizar o manejo em regiões com restrição luminosa, garantindo menor impacto sobre a produtividade.

Palavras-chave: *Oryza sativa* L. Sombreamento. Redução de irradiância. Baixa luminosidade.

Abstract

Light is an important factor that influences plant development because it interferes with several metabolic, morphological, anatomical and physiological processes. When not supplied in adequate quantity and quality, light can have implications for the productivity of agricultural crops. The deficit of solar radiation during plant development, which usually occurs in the rainy season due to cloudiness and geographic characteristics of the region, can cause stress and limit production. This review aims to present the effects of solar radiation restriction on the physiology of irrigated rice. This understanding is of utmost importance to aid future research in clarifying the relationship between light intensity and productivity. This will help in the choice of management practices and in the development of breeding strategies and indirect selection of cultivars to increase productivity and grain quality of rice in regions that present a deficit of solar radiation during the crop cycle. This review was based on bibliographic research carried out in national and international databases, from which scientific articles published in the last five decades that met the established inclusion criteria were selected. In rice, the deficit of solar radiation is the main cause of low productivity and reduction in grain quality. The processes most negatively affected are photosynthesis, root dry matter production and the distribution of photoassimilates to the spikelets. The severity of stress due to low light depends on the development stage, intensity, genotype and interaction with other environmental factors. Additional studies, which relate both the quantity and quality of light, are necessary to select tolerant cultivars and optimize management in regions with light restriction, ensuring less impact on yield.

Keywords: *Oryza sativa* L. Shading. Reduced irradiance. Low light.



Introdução

Conhecer como os fenômenos externos ou fatores abióticos afetam os aspectos fisiológicos das plantas é primordial para entender a performance dos vegetais em diversas condições ambientais, e traçar estratégias para obter seu melhor rendimento. As plantas, produtores primários da natureza, necessitam de água, nutrientes e luminosidade para completar seu ciclo de vida e, portanto, esses fatores desempenham papel decisivo na produção das culturas.

A luminosidade impacta o desenvolvimento e produtividade das plantas e afeta o metabolismo, morfologia, anatomia, aspectos fisiológicos e até mesmo o tempo de floração (CHORY et al., 1991). Entre os diversos processos dos vegetais influenciados pela luminosidade, os mais importantes são a fotossíntese, fotomorfogênese, fototropismo, mutagênese e termogênese, que compreendem desde a produção de energia química e assimilação de dióxido de carbono, diferenciação de órgãos e tecidos, regulação do crescimento da planta em direção à luz, alterações genéticas, até troca de energia entre planta e o ambiente (MONTEITH, 1965; CHORY, 1997; FIORUCCI; FANKHAUSER, 2017; TAIZ et al., 2017).

Nas regiões tropicais do Brasil em que a época de cultivo coincide com precipitação frequente e nebulosidade, a radiação solar que chega às plantas é diminuída (FUNARI; TARIFA, 2017). A baixa radiação solar durante o crescimento da planta pode causar estresse e limitar a produção. As plantas C3, como o arroz, tem menor eficiência na captação de carbono e podem ser mais afetadas sob estresses abióticos. Nelas, a taxa de transporte de elétrons pode ser reduzida pela baixa quantidade de luz disponível (menor que $300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (TAIZ et al., 2017).

Há evidências de que a intensidade luminosa abaixo do ideal, como ocorre em dias nublados, é o principal fator que interfere na produtividade e qualidade dos grãos de arroz irrigado (PANDA et al., 2019). A baixa luminosidade no ambiente tropical é um dos principais fatores que limitam a produtividade do arroz irrigado nesse ambiente comparada ao subtropical (SANTOS et al., 2017). Além disso, a gravidade do efeito da baixa luminosidade depende da interação com outros fatores como temperatura, umidade, e estado nutricional do solo, que variam de acordo com a latitude, altitude e características regionais (VENKATESWARLU et al., 1987).

Quando a água e os nutrientes são fornecidos às plantas de arroz, durante todo ou maior parte do desenvolvimento, principalmente nos cultivos por inundação, esses fatores não são limitantes para a cultura. Portanto, nessa condição, a radiação solar é o principal fator abiótico para definir o potencial produtivo das cultivares de arroz irrigado. Nos últimos anos, a média mundial de produtividade do arroz está em torno de quatro toneladas por hectare (FAO, 2022). Esse valor está muito abaixo do potencial produtivo da cultura, que é estimado em média de 14,8 toneladas por hectare para o Brasil (RIBAS et al., 2021), o que indica uma lacuna na produtividade de quase 50%. Essa lacuna pode ser reduzida por meio da seleção de cultivares adaptadas, tolerantes e/ou do ajuste de práticas de manejo ao ambiente de produção.

De forma geral, as plantas apresentam estratégias para aclimatação e para mitigar o estresse por baixa luminosidade. Essas estratégias podem ser definidas como: a) morfológicas, como o aumento da área e espessura das folhas (EMMANUEL; MARY, 2014); b) anatômicas, como as alterações na produção de estômatos por milímetro quadrado (SATO; KIM, 1980); e c) celulares, como as alterações no conteúdo e na relação da quantidade dos pigmentos fotossintéticos (LICHTENTHALER et al., 1981). Em plantas de arroz, a baixa radiação solar afeta negativamente a fotomorfogênese, ocasionando o aumento da altura da planta, e redução do perfilhamento, do número de panículas e da produtividade de grãos (AHMAD et al., 2009).

Esta revisão tem por objetivo relacionar os aspectos fisiológicos do estresse por baixa luminosidade em arroz, caracterizando os principais efeitos do déficit de radiação na produtividade, as estratégias de tolerância e aclimatação e a interação com outros fatores abióticos. Esse entendimento é decisivo para elucidar a relação entre a intensidade luminosa e a produtividade em plantas de arroz, além de contribuir para melhorias nas práticas de cultivo e na adoção de mecanismos de reprodução e seleção indireta de cultivares mais adaptadas a regiões com condições restritivas de radiação solar.

Material e métodos

Para reunir, organizar e analisar criticamente informações disponíveis na literatura científica sobre os efeitos da restrição da radiação solar em cultivares de arroz (*Oryza sativa* L.), foi realizada pesquisa bibliográfica em bases de dados nacionais e internacionais. As buscas foram realizadas nas bases Scopus, Web of Science, PubMed, SciELO, Science Direct e Google Scholar. Os descritores utilizados nas pesquisas foram combinados em português e inglês, com o uso dos operadores booleanos AND e OR. Os principais termos aplicados incluíam: "baixa luminosidade", "déficit de radiação solar", "sombreamento", "*Oryza sativa*", "fotossíntese", "enchimento de grãos", "estresse abiótico", "qualidade dos grãos", "absorção de luz", "eficiência quântica", entre outros.

Foram considerados elegíveis para inclusão na revisão dos artigos que atenderam aos seguintes critérios: a) abordar aspectos fisiológicos, bioquímicos ou agrônômicos de arroz sob condições de baixa luminosidade; b) estarem redigidos em qualquer idioma; e c) estarem disponíveis integralmente em formato digital. Foram excluídos trabalhos que: a) tratavam exclusivamente de outros estresses abióticos, como seca ou salinidade, sem relação com a luminosidade; b) apresentaram dados insuficientes ou não reprodutíveis; e c) não abordavam diretamente sobre o tema ou não traziam implicações fisiológicas relevantes para a cultura.

A seleção encontrada e inicialmente identificada compreendeu a 86 publicações. Após a leitura dos títulos e resumos, 42 artigos foram selecionados para leitura completa. Destes, 28 artigos atenderam integralmente aos critérios de inclusão e foram utilizados para compor esta revisão. Os 14 artigos excluídos abordavam cultivos diferentes e não possuíam dados relativos à cultura ou não apresentavam resultados relevantes à temática de luminosidade. O intervalo dos trabalhos selecionados contempla quase cinco décadas de pesquisa (1975 a 2023), com ênfase em estudos publicados a partir dos anos 2000, para apresentar maior rigor metodológico, detalhamento experimental e aplicabilidade prática para manejo e melhoramento genético do arroz sob baixa radiação solar.

Considerando os principais tópicos abordados sobre os efeitos gerais da restrição da radiação solar no arroz foi produzida uma ilustração gráfica que detalha as principais alterações causadas pela baixa luminosidade na cultura do arroz em comparação com o desenvolvimento em condições ótimas.

Revisão de literatura

Efeitos gerais da restrição da radiação solar

As principais alterações causadas por baixa luminosidade na cultura do arroz são ilustradas na Figura 1 e relacionadas na Tabela 1. Quando o arroz é cultivado em ambientes com restrição da radiação solar, especialmente na fase reprodutiva (menor que $20 \text{ MJ m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$) (ROSSATO, 2021), as

características agronômicas podem ser alteradas, além de prolongamento do seu ciclo. O estresse por baixa luminosidade em arroz pode induzir o alongamento do caule e conseqüentemente aumentar a altura da planta, pode causar alargamento das folhas, aumentando a área, mas com redução na espessura das folhas. Outra resposta importante ao déficit de luminosidade é o incremento do conteúdo de clorofila, que, entretanto, é acompanhado por redução na fotossíntese (REN et al., 2002; MURCHIE et al., 2005; DUTTA et al., 2017a; LIU et al., 2009; PANDA et al., 2019).

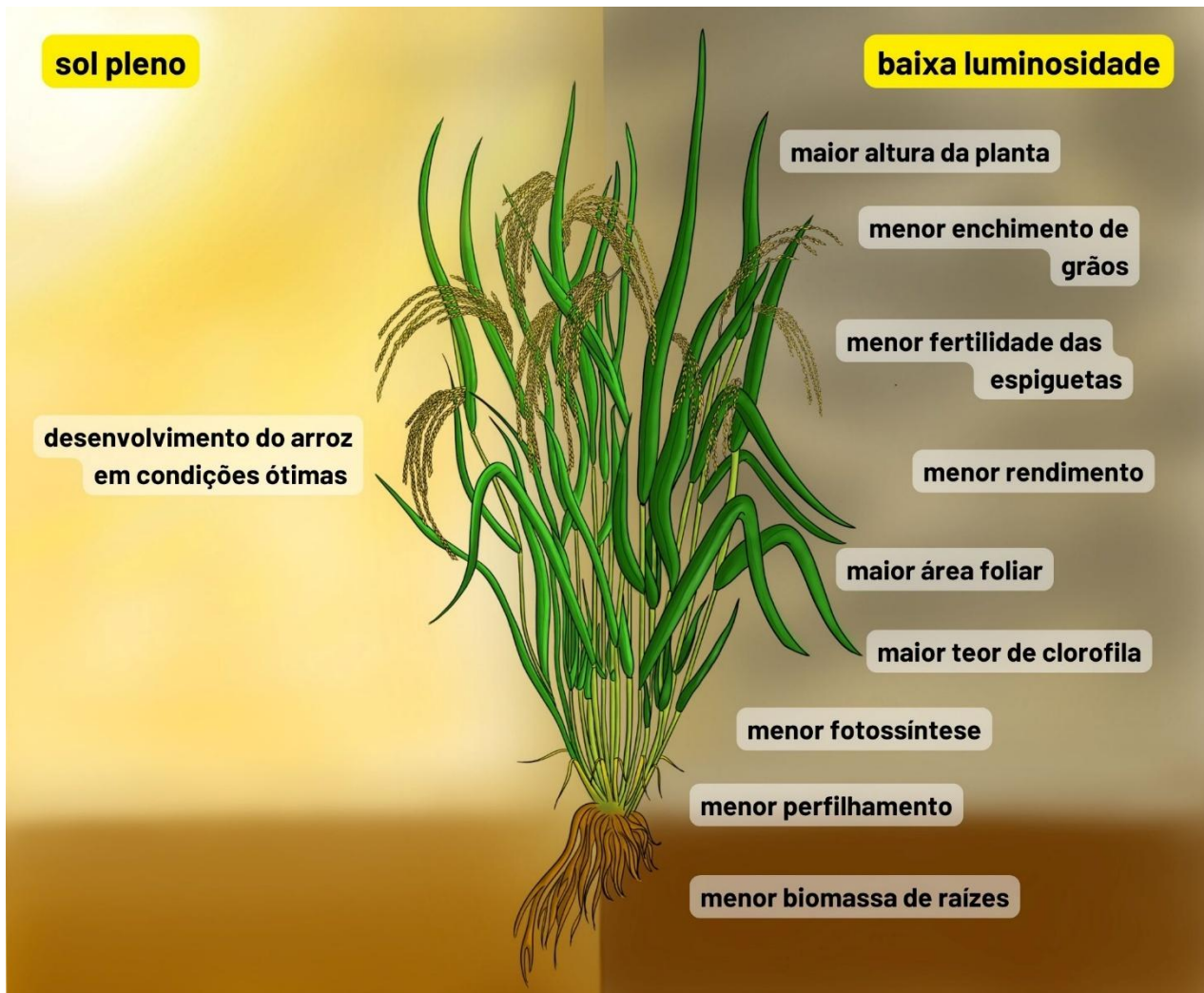


Figura 1 - Ilustração das principais alterações causadas pela baixa luminosidade na cultura do arroz em comparação com o desenvolvimento em condições ótimas.

Outra alteração relatada é a redução do perfilhamento (DUTTA et al., 2017a). A radiação solar limitante pode restringir a produção de matéria seca total, o que impacta significativamente a produtividade (DENG et al., 2009; LIU et al., 2009). A matéria seca total pode ser reduzida de 10 a 21% sob baixa luminosidade em comparação às condições ótimas (BARMUDO; BHARALI, 2016). No arroz, grande parte da matéria seca da panícula é resultado da produção fotossintética de folhas na pré-antese e da matéria seca armazenada em colmos e bainhas pós-antese, sendo essas as principais fontes de nutrientes para o desenvolvimento de panículas (CAO et al., 2001). Sob condições de radiação solar restrita, a redução na matéria seca é resultante da diminuição da produção fotossintética e/ou de restrições na translocação de fotoassimilados (OTA et al., 1959; TANAKA; MATSUSHIMA, 1971; ZHU et al., 2008).

Tabela 1 - Alterações e implicações da restrição da radiação solar em genótipos de arroz.

Genótipos	Alterações	Referência
II you 162; Dyou 68; Gangyou 22	Aumento do comprimento e largura das folhas; Aumento dos teores de clorofilas; Diminuição da razão Chl a/b; Aumento da matéria seca das folhas. Diminuição de rendimento; Diminuição do teor de amilases; Aumento no teor de proteínas nos grãos.	Ren et al. (2002; 2003)
NI	Aumento na altura da planta; Diminuição do número, massa e comprimento de panículas; Menor fertilidade das espiguetas;	Dutta et al. (2017a)
Nirajo; Purnendu; Malliksalli; Megha Rice-1; ASD-14;	Redução na taxa fotossintética líquida, condutância estomática, transpiração, biomassa e rendimento; Incremento no conteúdo de clorofila total; Diminuição da razão Chl a/b na folha bandeira; Diminuição do acúmulo de amido em grãos.	Panda et al. (2019)
Ilyou 498; Gangyou 188; Dexiang 4103; Gangyou 527; Chuanxiang 9838	Diminuição do número de perfilhos; Aumento da área foliar; Incremento do teor de açúcares solúveis; Prolongamento do tempo de enchimento de grãos; Diminuição do rendimento; Alteração no teor de proteínas e de amilases; Aumento no teor de MDA; Diminuição do teor de açúcares e proteínas. Variação na atividade de enzimas de proteção oxidativa e no conteúdo de substâncias de regulação osmótica.	Liu et al. (2006; 2009), Liu et al. (2012)
Koshihikari; IR72; Gangyou 527	Alteração da aparência física dos grãos; Diminuição da qualidade de cozimento; Redução da taxa de arroz integral, taxa de arroz branqueado e massa de mil grãos; Aumento na taxa de calcificação.	Cheng-gang et al. (2015)
Neixiangyou 13; Gangyou 99-14; D excelente 158; Jinyou 188; Gangyou 188; (...)	Diminuição de espiguetas; Menor número de grãos por panícula; Diminuição da porcentagem de grãos cheios; Diminuição da massa de mil grãos; Diminuição da produtividade.	Deng et al. (2009)
Monoharsali	Diminuição da matéria seca total e índice de área foliar; Redução no rendimento; Diminuição no teor de carboidratos.	Barmudo e Bharali (2016)
Norin-8; Kinmaze; Kosen; Te-Tep	Menor atividade de enzimas-chave que participam da síntese de amido nos grãos.	Tashiro e Ebata (1975)
Huanghuazhan; Guichao II; IR72; Nipponbare	Diminuição de espiguetas, da taxa de enchimento e massa do grão, e da massa seca da panícula. Redução na produtividade. Diminuição no acúmulo de amido, amilase e sacarose no grão; Alteração das atividades enzimáticas relacionadas a produção de amido.	Tian et al. (2006), Li et al. (2020a)
NI	Diminuição da condutância estomática e transpiração; Menor densidade estomática; Diminuição da taxa de respiração.	Sato e Kim (1980)
NI	Alteração na densidade estomática; Aumento da área foliar.	Meng et al. (2002)
II Youhang 2	Diminuição da P_N , g_S e E ; Aumento da C_1 ; Diminuição da atividade da redutase do nitrato; Aumento no conteúdo de MDA; Redução no rendimento; Retardamento na taxa de crescimento da cultura;	Yang et al. (2011)
Norin n. 8	Alteração nas proporções dos sistemas coletores de luz.	Yamazaki et al. (1999)
Xiangxian	Alterações nas taxas de absorção e dissipação de energia, transferência de elétrons e rendimento quântico do PSII; Menor atividade da Rubisco; Menor rendimento.	Demao e Xia (2001)
Ilyou 498, Gangyou 188, Dexiang 4103, Gangyou 527 e Chuanxiang 9838	Aumento no teor de clorofila; Diminuição da P_N , ETR, PAR_{sat} , e J_{max} ; Redução no rendimento.	Wang et al. (2015)

NI – Não informado.

No entanto, a massa de matéria seca na parte aérea (colmos e folhas) pode eventualmente aumentar, em um mecanismo para compensar a baixa luminosidade (MENG et al., 2002; REN et al., 2002; DUTTA et al., 2017a). Ren et al. (2002), por exemplo, observou um incremento na matéria

seca das folhas sob restrição de radiação solar. Do mesmo modo, Deng et al. (2009), ao avaliar a baixa luminosidade na fase vegetativa, observaram um incremento de perfilhos. Embora possa acontecer, o aumento eventual das estruturas vegetativas, relevantes para o enchimento dos grãos, não é suficiente para resultar em maior massa de panícula (LIU et al., 2014), devido ao comprometimento fotossintético e a baixa eficiência quântica nesse ambiente (WANG et al., 2015). Além disso, o aumento da matéria seca na parte aérea em relação a diminuição da matéria seca total em plantas de arroz sob condições de baixa luminosidade, sugere que a massa de matéria seca nas raízes é mais impactada (LIU et al., 2014). Ou seja, a diminuição da matéria seca total é devida, principalmente, à redução na quantidade de matéria seca produzida nas raízes.

Além dos efeitos na estrutura vegetativa das plantas, a baixa luminosidade impacta o transporte de fotoassimilados durante o período de enchimento de grãos (LIU et al., 2006). As taxas de exportação e translocação de fotoassimilados podem ser diminuídas sob baixa luminosidade, resultando em redução na massa da matéria seca de panículas (LIU et al., 2014). Com menor quantidade de drenos, os fotoassimilados podem ser redistribuídos para outras estruturas morfológicas, o que pode ocasionar maior investimento no crescimento de folhas, colmos e bainhas (VENKATESWARLU, 1977; VITYAKON et al., 1993; SUN et al., 2012; LIU et al., 2014; WANG et al., 2015; LI et al., 2020a).

Os efeitos de baixa luminosidade descritos acima influenciam a produtividade e seus respectivos componentes, como a fertilidade das espiguetas, o enchimento de grãos, e massa de 1000 grãos (LIU et al., 2009). A severidade do estresse por baixa luminosidade no arroz difere também de acordo com a posição das estruturas reprodutivas. Li et al. (2020a) observaram que as espiguetas das posições inferior e intermediária são mais afetadas na taxa de enchimento de espiguetas, massa de grãos e massa seca da panícula em comparação com as da posição superior.

Implicações nas fases de desenvolvimento

Todas as fases do desenvolvimento são afetadas pela baixa luminosidade no arroz, e a produtividade pode ser reduzida em até cerca de 35% (VERONICA; RAO, 2023). Ao longo do desenvolvimento do arroz, a baixa luminosidade pode elevar a mortalidade de perfilhos, reduzir a biomassa, reduzir o número de espiguetas, e até aumentar a esterilidade destas (DUTTA et al., 2017a). A restrição da radiação solar na fase vegetativa pode influenciar decisivamente na produtividade, pois compromete a reserva de açúcar, que tem influência significativa no enchimento de grãos (DUTTA et al., 2017a).

Em estudo realizado por Liu et al. (2009), o sombreamento no estágio inicial de crescimento reduziu o número de perfilhos em 26,72% em comparação com o controle. No entanto, estes mesmos autores revelaram aumento da área foliar (especificamente da folha bandeira) e do teor de açúcares solúveis em folhas de 33,86% e 30,23%, respectivamente, na mesma comparação. Já em experimento com 50% de restrição de radiação solar no período vegetativo (fase de perfilhamento), Deng et al. (2009) observou que apesar de maior perfilhamento, houve uma diminuição de 17,3% na produtividade de arroz irrigado na China, ocasionado pelo menor número de panículas e espiguetas efetivas por metro quadrado.

As fases reprodutivas, especialmente o estágio de enchimento de grãos, são as mais críticas, pois é neste momento que a luminosidade é mais requerida e pode exercer maior influência no nível do estresse provocado (VENKATESWARLU et al., 1987; SINGH, 2005; CHENG-GANG et al., 2015; SANTOS et al., 2017). De acordo com Rossato (2021), a restrição de radiação solar na fase

reprodutiva, em ambiente subtropical, provoca perdas de produtividade por dia nublado em arroz irrigado de até 142 quilos por hectare. O autor indica que o enchimento de espiguetas é o principal fator que limita a produtividade das cultivares de arroz sob restrição luminosa, pois há redução significativa do número de grãos por panícula nessas condições. Quando o sombreamento foi aplicado após a iniciação da panícula em duas regiões da China, a taxa de enchimento de espiguetas e a massa de grãos foram significativamente reduzidas, indicando que o sombreamento afeta principalmente o progresso do enchimento de grãos (LI et al., 2020a).

A baixa radiação também é responsável por afetar a duração e período de desenvolvimento. Em estudo com deficiência de luminosidade na fase de pré-floração, Yang et al. (2011) relataram um retardamento na taxa de crescimento do arroz, através do acompanhamento do índice de área foliar (IAF), que foi menor para as plantas tratadas em comparação ao controle. A baixa luminosidade também foi responsável por atrasar o enchimento de grãos na cultura, provocando uma redução no rendimento em cerca de 27-37% (YOSHIDA; PARAO, 1976). Outro relato foi com relação ao tempo de pico da taxa de enchimento de grãos e ao tempo de enchimento de grãos propriamente, que foi prolongado em 1,66 dias e retardado em 6,80 dias, respectivamente (LIU et al., 2009).

No arroz, a restrição luminosa está principalmente atrelada a alterações no perfilhamento e, conseqüentemente, da produção de matéria seca na fase vegetativa (DUTTA et al., 2017a); a interferência na definição de drenos no período reprodutivo (LIU et al., 2014); e ao aumento do número de espiguetas estéreis por panícula e diminuição da massa dos grãos na fase de enchimento de grãos (WANG et al., 2015; LI et al., 2020a). Assim, o impacto da restrição da radiação solar na produtividade do arroz pode ser avaliado de acordo com a fase de desenvolvimento, pois o potencial produtivo das cultivares é construído baseado nas conseqüências em cada fase e na intensidade em que ocorre a restrição, interferindo na definição dos componentes de rendimento (YOSHIDA, 1981).

Apesar de consistir em valores médios, isto é indício da necessidade de compreender melhor as causas ambientais determinantes da expressão fenotípica nessa cultura, haja vista que a variação fenotípica não é explicada apenas por efeitos genéticos. Nesse sentido, estratégias focadas na compreensão das causas ambientais, em conjunto com a avaliação genotípica, podem oferecer novas oportunidades de seleção de genótipos mais adaptados e produtivos.

Impactos na fotossíntese

As trocas gasosas são diretamente impactadas pela baixa luminosidade. O déficit de luz, principalmente na pré-floração, tem efeitos sobre a taxa fotossintética do arroz (P_N), condutância estomática (g_s), transpiração (E), e concentração intercelular de CO_2 (C_l). Há diferentes graus de influência dependentes da intensidade, fase e tempo de atenuação da luminosidade. P_N , g_s e E diminuíram significativamente em estudo realizado por Panda et al. (2019) para todos os genótipos de arroz testados sob baixa luminosidade em comparação com o controle. O percentual de redução de P_N chegou a quase 40% sob condição de menor luminosidade. A fotossíntese foi diminuída em até 20% em estudo de Yang et al. (2011) juntamente com decréscimos na g_s e E , e essa diminuição ocorreu gradualmente com o prolongamento do tempo de tratamento. Uma diminuição na assimilação líquida de CO_2 também foi encontrada por Wang et al. (2015) em variedades mais susceptíveis ao sombreamento.

A baixa luminosidade afeta negativamente a condutância estomática. Por influenciar a abertura dos estômatos, a baixa luminosidade causa redução na condutância estomática de folhas de arroz, o que causa, conseqüentemente, diminuição na transpiração (YANG et al., 2011). Já a longo

prazo, a condutância estomática pode ser prejudicada por menor produção de estômatos por milímetro quadrado sob baixa luminosidade (SATO; KIM, 1980). Apesar disso, a concentração intercelular de CO₂ nestas condições pode ser incrementada em folhas de arroz (MENG et al., 2002; YANG et al., 2011). Esse pode ser um indicativo de que a limitação fotossintética sob condições de restrição da radiação solar não está atrelada somente aos mecanismos estomáticos, mas possivelmente numa limitação de carboxilação, de transporte de elétrons ou de compostos e enzimas-chave envolvidas no processo fotossintético.

Sob restrição luminosa, as plantas também podem apresentar mudanças a níveis estruturais, com variações nas proporções dos sistemas coletores de luz (YAMAZAKI et al., 1999). Um número maior de complexos coletores de luz no centro de reação do fotossistema dois (PSII) e uma maior quantidade de ribulose 1-5 bisfosfato carboxilase oxigenase (Rubisco) e complexo citocromo b/f são relatados nestas condições (MURCHIE; HORTON, 1998; BENERAGAMA; GOTO, 2010). Por outro lado, plantas de arroz sombreadas podem ter diminuição drástica da atividade da Rubisco, além de apresentar alterações nas taxas de absorção e dissipação de energia, transferência de elétrons e rendimento quântico do PSII (DEMAO; XIA, 2001; LIU et al., 2006).

Wang et al. (2015) mostraram alterações nos processos de absorção e uso da luz, como aumento na eficiência máxima da fotoquímica PSII sob adaptação ao escuro (F_v/F_m), porém associado a redução da fotossíntese, menor taxa de transporte de elétrons (ETR), irradiância de saturação (PAR_{sat}) e transporte máximo de elétrons (J_{max}), o que causou menor rendimento de grãos, principalmente devido à redução do enchimento de espiguetas e da massa de grãos. Já a redução na atividade da Rubisco em condições de baixa luminosidade pode ser justificada pelo comprometimento da capacidade de regeneração de ribulose 1,5-bifosfato (RuBP) (SAGE et al., 2002). Em luminosidade insuficiente, a eficiência da Rubisco é baixa e isso limita a fotossíntese, pois a sua atividade é dependente dos mecanismos de carbamilação-descarbamilação, Rubisco ativase e metabolismo de carbono, que são regulados para corresponder à capacidade reduzida para regeneração de RuBP (SEEMANN, 1989).

Alterações bioquímicas e qualidade do grão

O metabolismo das plantas de arroz pode sofrer alterações sob baixa luminosidade. Associado a diminuição da taxa fotossintética líquida, menor atividade da redutase do nitrato e menor taxa de crescimento, o conteúdo de malondialdeído (MDA) foi aumentado na fase de pré-floração sob sombreamento em estudo realizado por Yang et al. (2011). Esta mudança foi mais evidenciada à medida em que se aumentava a intensidade de sombreamento. O conteúdo de MDA está associado ao nível de dano ao sistema de membranas celulares e peroxidação lipídica quando as plantas estão sob estresse. Resultados semelhantes também foram encontrados por Liu et al. (2012), que além de maior conteúdo de MDA, relataram diminuição no conteúdo de açúcares e proteínas solúveis nas folhas e alterações nas atividades de enzimas envolvidas na proteção ao estresse oxidativo.

A aparência e a qualidade dos grãos de arroz também podem ser afetadas. Isso porque a baixa luminosidade parece não suprir da forma necessária a quantidade de fotoassimilados, prejudicando o enchimento de grãos (DUTTA et al., 2017a). Outra implicação é que a baixa luminosidade pode diminuir a atividade de enzimas-chave que participam da síntese de amido nos grãos (TASHIRO; EBATA, 1975; REN et al., 2003; TIAN et al., 2006). A redução nos conteúdos de amilose e de amilopectina (constituintes do amido) sob baixa luminosidade podem influenciar na características físico-químicas do grão, e conseqüentemente, na sua qualidade (TIAN et al., 2006).

Apesar de a baixa luminosidade diminuir a qualidade dos grãos de arroz, principalmente aparência física, e prejudicar o processo de cozimento, esse fator parece não afetar o valor nutricional (CHENG-GANG et al., 2015). Além disso, em estudo com duas principais cultivares de arroz aromático na China, o sombreamento durante o período de enchimento de grãos provocou maior acúmulo de compostos voláteis como o 2-acetil-1-prolina (2-AP) e ácido γ -aminobutírico (GABA), importantes caracteres valorizados neste tipo de arroz (MO et al., 2015).

Tolerância ao estresse por baixa luminosidade

Cultivares que mantêm a produtividade mesmo sob estresse são consideradas tolerantes e podem fornecer informações para auxiliar a seleção indireta no processo de melhoramento para tolerância à baixa luminosidade. A porcentagem de produtividade ou redução de biomassa sob condição de estresse em relação às condições ideais é comumente utilizada como indicativo de resistência em termos de produção vegetal, além da produtividade absoluta sob estresse (ZHANG et al., 2015).

Plantas de arroz podem ser aclimatadas de acordo com o nível de irradiância (MURCHIE et al., 2002). No aparato fotossintético, por exemplo, a aclimação contempla mudanças nos componentes enzimáticos, na taxa de transporte de elétrons, e nos centros de captação de luz associados ao ciclo de redução de carbono (SEEMANN, 1989). Panda et al. (2019), ao testarem genótipos de arroz, observaram um comportamento diferencial entre eles, sugerindo que alguns aprimoram sua capacidade de reduzir o impacto da baixa luminosidade. Esses genótipos apresentam ajustes que permitem melhorar a absorção de luz em condições de baixa luminosidade, aumentando a eficiência ao utilizar a luz disponível de maneira criteriosa e ajustar as trocas gasosas.

De acordo com Dutta et al. (2017a), a tolerância à baixa luminosidade é geneticamente controlada, mas pouco se conhece sobre os genes que controlam essa característica. Esses autores identificaram genótipos de arroz com melhor desempenho, nestas condições, para em estudos posteriores serem comparados com genótipos contrastantes, e assim serem utilizados para mapear regiões cromossômicas associadas à tolerância à baixa luminosidade. Em estudo dos parâmetros fisiológicos das folhas em diversas cultivares de arroz, Qu et al. (2017) observaram uma forte correlação entre a fotossíntese sob baixa luminosidade e acúmulo de biomassa. Eles constataram que havia uma herdabilidade genômica nas cultivares estudadas, sugerindo que essa característica auxilia potencialmente a produtividade em ambientes com este perfil.

Em estudo com diversos genótipos de arroz, Dutta et al. (2018) identificaram seis principais marcadores para tolerância à baixa luminosidade. Estes marcadores apresentaram uma associação significativa para características relacionadas ao rendimento de grãos/planta, rendimento biológico e fertilidade de espiguetas sob baixa luminosidade. São eles: HvSSR02-44 (rendimento biológico), HvSSR02-52 (fertilidade de espiguetas), HvSSR02-54 (grão rendimento), HvSSR06-56 (fertilidade de espiguetas), HvSSR06-69 (fertilidade de espiguetas; rendimento biológico), HvSSR09-45 (fertilidade de espiguetas) nos cromossomos 2, 6 e 9. Além disso, estes mesmos autores identificaram oito genes de arroz que têm o seu papel relacionado a resposta ao estresse ou que geram mudanças na arquitetura da planta em arroz para melhor tolerância à baixa luminosidade.

A tolerância à baixa luminosidade também é relatada em variedades que capturam com melhor eficiência a energia solar pela maior área foliar e maior teor de clorofila (REN et al., 2002). A regulação entre síntese e degradação dos pigmentos fotossintéticos está associada com a adaptabilidade das plantas a diferentes ambientes (DUTTA et al., 2017b). Estudos indicam que

variedades que são tolerantes à baixa luminosidade apresentam maior índice SPAD (Soil Plant Analysis Development), associado a maiores quantidades de clorofila b, e menor relação clorofilas a/b (RESTREPO; GARCES, 2013; LIU et al., 2014). Liu et al. (2009) observaram um aumento acentuado do teor de clorofilas em folhas bandeiras de variedades tolerantes ao sombreamento na fase de enchimento de grãos, além de maiores teores de proteína, açúcares solúveis e clorofilas em folhas sombreadas desde o estágio inicial de crescimento.

Outras estratégias que agem como fator de tolerância aos ambientes com baixa luminosidade são proteção oxidativa e regulação osmótica que alguns genótipos apresentam. As variedades suscetíveis mostram danos à membrana celular sob baixa luminosidade, enquanto as tolerantes apresentam características que proveem compostos ou enzimas antioxidantes para manter o equilíbrio osmótico e evitar a oxidação. Com isso, há a manutenção do potencial hídrico nas células e eliminação de espécies reativas de oxigênio, minimizando o impacto dos efeitos por baixa luminosidade (LIU et al., 2012).

Alguns genótipos, apesar de apresentarem redução significativa na produtividade, demonstram, quando comparados com outros mais susceptíveis, menores perdas na produtividade e/ou maior tolerância, como é o caso dos genótipos Purnendu e Nirajo (PANDA et al., 2019); e Gangyu 906 e Yifeng n. 8 (DENG et al., 2009). Liu et al. (2012) também constatou melhor adaptação das variedades Gangyou 188 e Gangyou 527 à pouca luz, através de alterações no conteúdo de substâncias de regulação osmótica e atividades de enzimas protetoras nas folhas.

O teor de clorofila é outro parâmetro que pode ser utilizado para a classificação do nível de tolerância à baixa luminosidade. Os genótipos IRCTN 91-84, IRCTN 91-94, Rhylllo Red, PS-4, Mahisugandh, Danteswari, Kunti e Megha Rice 1 foram identificados como tolerantes à baixa luminosidade por apresentarem maior conteúdo de clorofila b (DUTTA et al., 2018). Wang et al. (2015) ao investigarem o efeito da baixa luminosidade em diversas variedades, atribuíram tolerância à sombra para a cultivar Ilyou 498, que se aclimatou ao sombreamento pelo aumento do teor de clorofila total. Isso possibilitou maior potencial na absorção luminosa, bem como obteve maior fotossíntese máxima (P_{max}), maior ponto de saturação luminoso (LSP), e maior eficiência quântica do PSII (F_v/F_m) quando comparado às demais variedades.

Foi demonstrado, ainda, que Ilyou 498, considerada tolerante à baixa luminosidade, obteve redução na dissipação de calor (quenching não fotoquímico, NPQ), mantendo a taxa de transporte de elétrons (ETR) e transporte máximo de elétrons (J_{max}) mais estáveis (WANG et al., 2015). Os autores relataram que a eficiência do uso e absorção da luz e redução na dissipação da energia aliviou os danos ao enchimento de espiguetas e resultou em menor redução na produtividade de grãos. A eficiência do uso da luz, portanto, é uma característica decisiva para selecionar cultivares tolerantes.

Sendo assim, uma distinção genética na adaptação ao estresse por baixa luminosidade é convencionalizada (DUTTA et al., 2018). Essas condições permitem que os genótipos tolerantes mitiguem a redução da fotossíntese e o impacto nos processos metabólicos durante as fases reprodutivas sob condições baixa luminosidade. Esses genótipos, por sua vez, podem ser utilizados para incorporação da tolerância à baixa intensidade de luz em outros genótipos de arroz. Através dos marcadores e dos genes relacionados à tolerância é possível construir uma base para futuros trabalhos, a fim de entender o mecanismo de tolerância à baixa intensidade luminosa.

Interações com outros fatores abióticos

Em condições de baixa luminosidade, outros fatores também podem potencializar ou atenuar seus efeitos negativos e vice-versa. Portanto, torna-se necessário conhecer as particularidades do ambiente e as técnicas de manejo do arroz, para minimizar os potenciais efeitos negativos na produção sob restrição de luz. Quando imposto a condições simultâneas de seca, por exemplo, a baixa luminosidade reduziu a produtividade de arroz aromático, porém atenuou a diminuição causada pelo déficit hídrico do conteúdo de compostos voláteis, importante para essas espécies (LI et al., 2020b).

A temperatura também tem relação direta com a intensidade de luz. Temperaturas elevadas (acima de 35 °C) ou mais brandas (em torno de 25 °C) associadas à menor luminosidade podem influenciar negativamente o crescimento e produtividade das culturas (DUTTA et al., 2017b). Apesar disso, Wakamatsu et al. (2009) relataram que durante a maturação o tratamento de sombreamento mitigou a inibição do acúmulo de amido no arroz sob elevadas temperaturas. Já a combinação da baixa luminosidade e resfriamento pode aumentar a esterilidade das espiguetas durante a fase reprodutiva (WADA, 1992).

Outro fator importante é a interação com o teor de nutrientes disponíveis. Foi observado que em ambientes com pouca luminosidade, menores quantidades de nitrogênio (N) são alocadas para as panículas em relação àquelas sob luz natural (LIU et al., 2014). Já a maior suplementação com nitrogênio pode compensar os efeitos negativos do sombreamento sobre o número de ramos secundários e massa de grãos por panícula e, conseqüentemente, aumentar a produção de grãos (WEI et al., 2018). A suplementação com N pode mitigar os efeitos prejudiciais do sombreamento no acúmulo total de nutrientes e na produtividade de grãos em arroz (PAN et al., 2016). Contudo, Ao et al. (2019), ao avaliarem híbridos de arroz com menor densidade de plantas, constataram que o incremento de N sob restrição da radiação solar resultou em menor enchimento de grãos e, conseqüentemente, diminuição da produtividade de grãos.

Aspectos metodológicos dos estudos que simulam radiação limitada

Uma observação importante sobre os estudos que simulam baixa luminosidade é com relação a metodologia adotada, tempo de duração do sombreamento, fase de desenvolvimento, e material utilizado, pois todos esses fatores são influentes ao simular uma situação de baixa luminosidade. Por exemplo, é relatado que o fio de algodão branco como material de sombreamento é melhor do que a rede preta (CHEN et al., 2019). Portanto, as diferenças na qualidade da luz também podem afetar a fotossíntese nas folhas e a síntese final de amido, e influenciar o enchimento de grãos e sobretudo, a qualidade do grão de arroz.

Além disso, os efeitos do estresse por baixa luminosidade no arroz são diferentes e dependentes dos locais de estudo. Por exemplo, a baixa luminosidade teve maior influência na massa de grãos em Hanyuan, porém maior implicação na taxa de enchimento de espiguetas em Wenjiang, em estudo realizado na China (LI et al., 2020a). Esses locais apresentaram diferentes condições de temperatura, pluviosidade e solo devido a diferenças geográficas. Dessa forma, o impacto das condições ecológicas deve ser considerado em estudos futuros sobre o estresse por baixa luminosidade.

A época de semeadura é um outro fator a ser levado em consideração para manejo em relação ao aproveitamento da luz solar (DENG et al., 2015). O planejamento do período de semeadura e colheita está intimamente relacionado ao maior potencial produtivo do arroz. O manejo adequado pode permitir o prolongamento da fase vegetativa e a sincronização das fases finais de desenvolvimento no momento de maior disponibilidade de radiação solar, evitando o período com

baixa luminosidade (RIBAS et al., 2021). Dessa forma, a simulação de sombreamento em períodos com alta irradiância pode não resultar em baixa luminosidade e estresse, como também proporcionar ambiente com condições ótimas para o desenvolvimento das plantas.

Outros aspectos, como a temperatura do ambiente, também podem influenciar os resultados sob restrição da radiação solar. Menores temperaturas do ar, do solo e da água, por exemplo, fazem com que o metabolismo da planta se torne mais lento, acarretando maior duração da fase vegetativa (YOSHIDA; PARAO, 1976). Embora possa resultar em período mais longo para na produção de folhas e perfilhos, e, conseqüentemente, maior interceptação de radiação solar, isso não significa que a captação de energia luminosa será proporcionalmente maior, devido a restrições fotossintéticas e de crescimento.

Considerações finais

A restrição da radiação solar impacta a produtividade e qualidade de grãos de arroz, e pode gerar efeitos diversos, como alteração da produção de matéria seca, especialmente da raiz, e diminuição dos drenos reprodutivos e da massa dos grãos. Embora a tendência seja o aumento da área foliar e da produção de matéria seca da parte aérea, há uma drástica redução da matéria seca da raiz, menor eficiência fotossintética, alteração na proporção dos sistemas coletores de luz e menor fertilidade das espiguetas.

A severidade do estresse por restrição da radiação solar é dependente da fase de desenvolvimento, genótipo, local de cultivo e interação com outros fatores abióticos, como temperatura e o teor de nutrientes do solo. Estudos que analisem e contemplem demais fatores que possam interferir no impacto da restrição da radiação solar em arroz são importantes, principalmente os que abordem não somente a quantidade, mas também a qualidade da luz no desenvolvimento e produtividade.

Os marcadores e cromossomos aqui descritos em genótipos designados tolerantes podem amparar a associação significativa do rendimento de grãos/planta, rendimento biológico e fertilidade de espiguetas sob restrição da radiação solar. O avanço no conhecimento sobre o efeito da baixa radiação solar é importante para seleção de cultivares ou manejo para determinadas regiões e/ou épocas, a fim de garantir menor impacto sobre a produtividade em áreas com restrição de radiação solar.

Conflitos de interesse

Não houve conflito de interesses dos autores.

Contribuição dos autores

Juracy Barroso Neto – coleta de dados e redação; Dennis Ricardo Cabral Cruz – coleta de dados e revisão do texto; Cinara Wanderléa Felix Bezerra – coleta de dados e composição gráfica; Moemy Gomes de Moraes – coorientação e revisão do texto; Alexandre Bryan Heinemann – ideia original, orientação e correções.

Apoio financeiro

Às agências brasileiras de fomento: Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq – Processo número 151791/2024-4) e Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES Processo número 88887.499296/2020-00), pelo suporte financeiro.

Agradecimentos

Os autores agradecem à Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa) - unidade Embrapa Arroz e Feijão - e todos os seus colaboradores.

Referências bibliográficas

AHMAD, A.; IQBAL, S.; AHMAD, S.; KHALIQ, T.; NASIM, W.; HUSSAIN, A.; ZIA-UL-HAQ, M.; HOOGENBOOM, G. Seasonal growth, radiation interception, its conversion efficiency and aerial dry biomass production of *Oryza sativa* L. under diverse agro-environments in Pakistan. **Pakistan Journal of Botany**, v. 41, n. 3, p. 1241-1257, 2009.

AO, H.; XIE, X.; HUANG, M.; ZOU, Y. Decreasing hill density combined with increasing nitrogen rate led to yield decline in hybrid rice under low-light conditions. **Scientific Reports**, v. 9, p. 1-5, 2019. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-52376-2>

BARMUDOI, B.; BHARALI, B. Effects of light intensity and quality on physiological changes in winter rice (*Oryza sativa* L.). **International Journal of Environmental & Agriculture Research**, v. 2, n. 3, p. 65-76, 2016. <https://www.researchgate.net/publication/303335774>

BENERAGAMA, C. K.; GOTO, K. Chlorophyll a: b ratio increases under low-light in 'shade-tolerant' *Euglena gracilis*. **Tropical Agricultural Research**, v. 22, n. 1, p. 12-25, 2010. <https://doi.org/10.4038/tar.v22i1.2666>

CAO, S. Q.; ZHAI, H. Q.; YANG, T. N.; ZHANG, R. X. Studies on photosynthetic rate and function duration of rice germplasm resources. **Chinese Journal of Rice Science**, v. 15, n. 1, p. 29-34, 2001. <http://www.ricesci.cn/EN/Y2001/V15/I1/29>

CHEN, H.; LI, Q. P.; ZENG, Y. L.; DENG, F.; REN, W. J. Effect of different shading materials on grain yield and quality of rice. **Scientific Reports**, v. 9, p. 1-9, 2019. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-46437-9>

CHENG-GANG, L.; JIA, L.; YAN, W.; DAN, X.; CHUN-BANG, D.; TIAN, L. Low light during grain filling stage deteriorates rice cooking quality, but not nutritional value. **Rice Science**, v. 22, n. 4, p. 197-206, 2015. <https://doi.org/10.1016/j.rsci.2015.04.003>

CHORY, J. Light modulation of vegetative development. **The Plant Cell**, v. 9, n. 7, p. 1225-1234, 1997. <https://doi.org/10.1105/tpc.9.7.1225>

CHORY, J.; NAGPAL, P.; PETO, C. A. Phenotypic and genetic analysis of det2, a new mutant that affects light-regulated seedling development in Arabidopsis. **The Plant Cell**, v. 3, n. 5, p. 445-459, 1991. <https://doi.org/10.1105/tpc.3.5.445>

DEMAO, J.; XIA, L. Cultivar differences in photosynthetic tolerance to photooxidation and shading in rice (*Oryza sativa* L.). **Photosynthetica**, v. 39, n. 2, p. 167-175, 2001. <https://doi.org/10.1023/A:1013758504857>

DENG, F.; WANG, L.; YAO, X.; WANG, J.; REN, W.; YANG, W. Effects of shading at different growth stages on rice grain filling and yield. **Journal of Sichuan Agricultural University**, v. 27, n. 3, p. 265-269, 2009. <https://doi.org/10.3969/j.issn.1000-2650.2009.03.001>

- DENG, N.; LING, X.; SUN, Y.; ZHANG, C.; FAHAD, S.; PENG, S.; CUI, K.; NIE, L.; HUANG, J. Influence of temperature and solar radiation on grain yield and quality in irrigated rice systems. **European Journal of Agronomy**, v. 64, p. 37-46, 2015. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2014.12.008>
- DUTTA, S. S.; PALE, G.; PATTANAYAK, A.; AOCHEN, C.; PANDEY, A.; RAI, M. Effect of low light intensity on key traits and genotypes of hilly rice (*Oryza sativa*) germplasm. **Journal of Experimental Biology and Agricultural Sciences**, v. 5, n. 4, p. 463-471, 2017a. [https://doi.org/10.18006/2017.5\(4\).463.471](https://doi.org/10.18006/2017.5(4).463.471)
- DUTTA, S. S.; TYAGI, W.; PALE, G.; POHLONG, J.; AOCHEN, C.; PANDEY, A.; PATTANAYAK, A.; RAI, M. Marker-trait association for low-light intensity tolerance in rice genotypes from Eastern India. **Molecular Genetics and Genomics**, v. 293, p. 1493-1506, 2018. <https://doi.org/10.1007/s00438-018-1478-6>
- DUTTA, S. S.; TYAGI, W.; RAI, M. Physiological and molecular response to low light intensity in rice: a review. **Agricultural Reviews**, v. 38, n. 3, p. 209-215, 2017b. <https://doi.org/10.18805/ag.v38i03.8980>
- EMMANUEL, G. A.; MARY, D. M. Effect of light intensity on growth and yield of a Nigerian local rice variety-Ofada. **International Journal of Plant Research**, v. 4, n. 4, p. 89-94, 2014. <https://doi.org/10.5923/j.plant.20140404.01>
- FAO. **FAOSTAT: crops and livestock products**. Disponível em: <https://www.fao.org/faostat/en/#data/QCL>. Acesso em: 23 mar. 2024.
- FIORUCCI, A. S.; FANKHAUSER, C. Plant strategies for enhancing access to sunlight. **Current Biology**, v. 27, n. 17, p. 931-940, 2017. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.05.085>
- FUNARI, F. L.; TARIFA, J. R. Sunshine, global radiation and net radiation in Brazil. **Revista do Instituto Geológico**, v. 38, n. 2, p. 49-83, 2017. <https://doi.org/10.5935/0100-929X.20170009>
- LI, Q.-P.; DENG, F.; CHEN, H.; ZENG, Y.; LI, B.; ZHONG, X.; WANG, L.; ZHOU, W.; CHEN, Y.; REN, W. Shading decreases rice yield by impeding grain-filling progress after heading. **Agronomy Journal**, v. 112, n. 5, p. 4018-4030, 2020a. <https://doi.org/10.1002/agj2.20372>
- LI, Y.; LIANG, L.; FU, X.; GAO, Z.; LIU, H.; TAN, J.; POTCHO, M. P.; PAN, S.; TIAN, H.; DUAN, M.; TANG, X.; MO, Z. Light and water treatment during the early grain filling stage regulates yield and aroma formation in aromatic rice. **Scientific Reports**, v. 10, p. 1-13, 2020b. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-71944-5>
- LICHTENTHALER, H. K.; BUSCHMANN, C.; DÖLL, M.; FIETZ, H.-J.; BACH, T.; KOZEL, U.; MEIER, D.; RAHMSDORF, U. Photosynthetic activity, chloroplast ultrastructure, and leaf characteristics of high-light and low-light plants and of sun and shade leaves. **Photosynthesis Research**, v. 2, p. 115-141, 1981. <https://doi.org/10.1007/BF00028752>
- LIU, L.; WANG, L.; DENG, F.; HUANG, Y.; LIU, D.; REN, W.; YANG, W. Osmotic regulation substance contents and activities of protective enzymes in leaves of different hybrid rice combinations as affected by shading. **Chinese Journal of Rice Science**, v. 26, n. 5, p. 569-575, 2012. <https://doi.org/10.3969/j.issn.1001-7216.2012.05.009>
- LIU, Q.; LI, T.; CAI, J.; ZHANG, J. Effects of shading at different growth stages on amylose and protein contents in rice grain. **Chinese Agricultural Science Bulletin**, v. 22, n. 8, p. 234, 2006. <https://www.casb.org.cn/EN/abstract/abstract2816.shtml>
- LIU, Q.; WU, X.; CHEN, B.; MA, J.; GAO, J. Effects of low light on agronomic and physiological characteristics of rice including grain yield and quality. **Rice Science**, v. 21, n. 5, p. 243-251, 2014. [https://doi.org/10.1016/S1672-6308\(13\)60192-4](https://doi.org/10.1016/S1672-6308(13)60192-4)

- LIU, Q.; ZHOU, X.; YANG, L.; LI, T.; ZHANG, J. Effects of early growth stage shading on rice flag leaf physiological characters and grain growth at grain-filling stage. **Chinese Journal of Applied Ecology**, v. 20, n. 9, p. 2135-2141, 2009. <https://www.cjae.net/EN/Y2009/V20/I09/2135>
- MENG, L.; CHEN, W.; LI, L.; XU, Z.; LIU, L.; SUN, JINGWEN. Influence of low light on stomatal characters in rice leaves. **Journal of Shenyang Agricultural University**, v. 33, n. 2, p. 87-89, 2002. <https://europepmc.org/article/CBA/390443>
- MO, Z.; LI, W.; PAN, S.; FITZGERALD, T. L.; XIAO, F.; TANG, Y.; WANG, Y.; DUAN, M.; TIAN, H.; TANG, X. Shading during the grain filling period increases 2-acetyl-1-pyrroline content in fragrant rice. **Rice**, v. 8, n. 9, p. 1-10, 2015. <https://doi.org/10.1186/s12284-015-0040-y>
- MONTEITH, J. L. Light distribution and photosynthesis in field crops. **Annals of Botany**, v. 29, n. 1, p. 17-37, 1965. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a083934>
- MURCHIE, E. H.; HORTON, P. Contrasting patterns of photosynthetic acclimation to the light environment are dependent on the differential expression of the responses to altered irradiance and spectral quality. **Plant, Cell & Environment**, v. 21, n. 2, p. 139-148, 1998. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.1998.00262.x>
- MURCHIE, E. H.; HUBBART, S.; CHEN, Y.; PENG, S.; HORTON, P. Acclimation of rice photosynthesis to irradiance under field conditions. **Plant Physiology**, v. 130, n. 4, p. 1999-2010, 2002. <https://doi.org/10.1104/pp.011098>
- MURCHIE, E. H.; HUBBART, S.; PENG, S.; HORTON, P. Acclimation of photosynthesis to high irradiance in rice: gene expression and interactions with leaf development. **Journal of Experimental Botany**, v. 56, n. 411, p. 449-460, 2005. <https://doi.org/10.1093/jxb/eri100>
- OTA, Y.; YAMADA, N.; KAMI, S.; TAJIMA, K.; FUNAYAMA, K. Studies on ripening of rice: (2) effect of shading treatment on the ripening. **Japanese Journal of Crop Science**, v. 27, n. 2, p. 196-200, 1959. <https://doi.org/10.1626/jcs.27.196>
- PAN, S.; LIU, H.; MO, Z.; PATTERSON, B.; DUAN, M.; TIAN, H.; HU, S.; TANG, X. Effects of nitrogen and shading on root morphologies, nutrient accumulation, and photosynthetic parameters in different rice genotypes. **Scientific Reports**, v. 6, p. 1-13, 2016. <https://doi.org/10.1038/srep32148>
- PANDA, D.; BISWAL, M.; BEHERA, L.; BAIG, M. J.; DEY, P.; NAYAK, L.; SHARMA, S.; SAMANTARAY, S.; NGANGKHAM, U.; KUMAR, A. Impact of low light stress on physiological, biochemical and agronomic attributes of rice. **Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry**, v. 8, n. 1, p. 1814-1821, 2019. <https://www.phytojournal.com/archives/2019.v8.i1.7025/>
- QU, M.; ZHENG, G.; HAMDANI, S.; ESSEMINE, J.; SONG, Q.; WANG, H.; CHU, C.; SIRAUULT, X.; ZHU, X. G. Leaf photosynthetic parameters related to biomass accumulation in a global rice diversity survey. **Plant Physiology**, v. 175, n. 1, p. 248-258, 2017. <https://doi.org/10.1104/pp.17.00332>
- REN, W.; YANG, W.; XU, J.; FAN, G.; MA, Z. Effect of low light on grains growth and quality in rice. **Acta Agronomica**, v. 29, n. 5, p. 785-790, 2003. <https://zwxb.chinacrops.org/EN/Y2003/V29/I05/785>
- REN, W.; YANG, W.; XU, J.; FAN, G.; WANG, L.; GUAN, H. Effects of low light after heading on leaf characteristics of different rice genotypes. **Journal of Sichuan Agricultural University**, v. 20, n. 3, p. 205-208, 2002. <https://doi.org/10.3969/j.issn.1000-2650.2002.03.005>
- RESTREPO, H.; GARCES, G. Evaluation of low light intensity at three phenological stages in the agronomic and physiological responses of two rice (*Oryza sativa* L.) cultivars. **Agronomía Colombiana**, v. 31, n. 2, p. 195-200, 2013. <https://revistas.unal.edu.co/index.php/agrocol/article/view/37650>

RIBAS, G. G.; STRECK, N. A.; ULGUIM, A. R.; CARLOS, F. S.; ALBERTO, C. M.; SOUZA, P. M.; BERCELLOS, T.; PUNTEL, S.; ZANON, A. J. Assessing factors related to yield gaps in flooded rice in southern Brazil. **Agronomy Journal**, v. 113, n. 4, p. 3341-3350, 2021. <https://doi.org/10.1002/agi2.20754>

ROSSATO, I. G. **Restrição de radiação solar na produtividade de arroz irrigado**. 60p. Dissertação (Mestrado) – Programa de Pós-Graduação em Engenharia Agrícola, Centro de Ciências Rurais, Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, 2021. <https://repositorio.ufsm.br/handle/1/23340>

SAGE, R. F.; CEN, Y.-P.; LI, M. The activation state of Rubisco directly limits photosynthesis at low CO₂ and low O₂ partial pressures. **Photosynthesis Research**, v. 71, n. 3, p. 241-250, 2002. <https://doi.org/10.1023/A:1015510005536>

SANTOS, M. P.; ZANON, A. J.; CUADRA, S. V.; STEINMETZ, S.; CASTRO, J. R.; HEINEMANN, A. B. Yield and morphophysiological indices of irrigated rice genotypes in contrasting ecosystems. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 47, n. 3, p. 253-264, 2017. <https://doi.org/10.1590/1983-40632016v4745955>

SATO, K.; KIM, J. M. Relationship between environmental conditions and production and consumption activities of individual leaves in the population of rice plant in a paddy field: I. Changes in photosynthesis and dark respiration of individual leaves under field conditions. **Japanese Journal of Crop Science**, v. 49, n. 2, p. 243-250, 1980. <https://doi.org/10.1626/jcs.49.243>

SEEMANN, J. R. Light adaptation/acclimation of photosynthesis and the regulation of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase activity in sun and shade plants. **Plant Physiology**, v. 91, n. 1, p. 379-386, 1989. <https://doi.org/10.1104/pp.91.1.379>

SINGH, S. Effect of low-light stress at various growth phases on yield and yield components of two rice cultivars. **International Rice Research Notes**, v. 30, n. 2, p. 36-37, 2005.

SUN, Y.-Y.; SUN, Y.-J.; CHEN, L.; XU, H.; MA, J. Effects of different sowing dates and low-light stress at heading stage on the physiological characteristics and grain yield of hybrid rice. **The Journal of Applied Ecology**, v. 23, n. 10, p. 2737-2744, 2012. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/23359934/>

TAIZ, L.; ZEIGER, E.; MOLLER, I. M.; MURPHY, A. **Fisiologia e Desenvolvimento Vegetal**. 6ª ed. Porto Alegre: Artmed, 2017, 888p.

TANAKA, T.; MATSUSHIMA, S. Analysis of yield-determining process and its application to yield-prediction and culture improvement of lowland rice: CIV. Effects of light intensity and different shading methods during the ripening period on the percentage of ripened grains. **Japanese Journal of Crop Science**, v. 40, n. 3, p. 376-380, 1971. <https://doi.org/10.1626/jcs.40.376>

TASHIRO, T.; EBATA, M. Studies on white belly rice kernel: III. Effect of ripening conditions on occurrence of white belly kernel. **Japanese Journal of Crop Science**, v. 44, n. 1, p. 86-92, 1975. <https://doi.org/10.1626/jcs.44.86>

TIAN, L.; OHSUGI, R.; YAMAGISHI, T.; SASAKI, H. Effects of weak light on starch accumulation and starch synthesis enzyme activities in rice at the grain filling stage. **Rice Science**, v. 13, n. 1, p. 51-58, 2006. <http://www.ricesci.org/EN/abstract/abstract8694.shtmlb>

VENKATESWARLU, B. Influence of low light intensity on growth and productivity of rice, *Oryza sativa*, L. **Plant and Soil**, v. 46, p. 713-719, 1977. <https://doi.org/10.1007/BF00015937>

VENKATESWARLU, B.; VERGARA, B. S.; VISPERAS, R. M. Influence of photosynthetically active radiation on grain density of rice. **Crop Science**, v. 27, n. 6, p. 1210-1214, 1987. <https://doi.org/10.2135/cropsci1987.0011183X002700060024x>

- VERONICA, N.; RAO, P. V. R. Impact of low light stress on physiological characters, yield and yield attributes of rice (*Oryza sativa* L.). **Agricultural Science Digest**, D-5788, p. 1-7, 2023. <https://doi.org/10.18805/ag.d-5788>
- VITYAKON, P.; SAE-LEE, S.; SERIPONG, S. Effects of tree leaf litter and shading on growth and yield of paddy rice in northeast Thailand. **Agriculture and Natural Resources**, v. 27, n. 2, p. 219-222, 1993. <https://li01.tci-thaijo.org/index.php/anres/article/view/241724>
- WADA, S. **Cool weather damage in rice plants**. Tokyo: Youkendo, 1992. https://scholar.google.com/scholar_lookup?hl=en&publication_year=1992&author=S.+Wada&title=Cool+weather+damage+in+rice+plants
- WAKAMATSU, K.; SASAKI, O.; TANAKA, A. Effects of the amount of insolation and humidity during the ripening period on the grain quality of brown rice in warm regions of Japan. **Japanese Journal of Crop Science**, v. 78, n. 4, p. 476-482, 2009. <https://doi.org/10.1626/jcs.78.476>
- WANG, L.; DENG, F.; REN, W. Shading tolerance in rice is related to better light harvesting and use efficiency and grain filling rate during grain filling period. **Field Crops Research**, v. 180, p. 54-62, 2015. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2015.05.010>
- WEI, H.; ZHU, Y.; QIU, S.; HAN, C.; HU, L.; XU, D.; ZHOU, N.; XING, Z.; HU, Y.; CUI, P.; DAI, Q.; ZHANG, H. Combined effect of shading time and nitrogen level on grain filling and grain quality in japonica super rice. **Journal of Integrative Agriculture**, v. 17, n. 11, p. 2405-2417, 2018. [https://doi.org/10.1016/s2095-3119\(18\)62025-8](https://doi.org/10.1016/s2095-3119(18)62025-8)
- YAMAZAKI, J.; KAMIMURA, Y.; OKADA, M.; SUGIMURA, Y. Changes in photosynthetic characteristics and photosystem stoichiometries in the lower leaves in rice seedlings. **Plant Science**, v. 148, n. 2, p. 155-163, 1999. [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(99\)00132-6](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(99)00132-6)
- YANG, D.; DUAN, L.; XIE, H.; LI, Z.; HUANG, T. Effect of pre-flowering light deficiency on biomass accumulation and physiological characteristics of rice. **Chinese Journal of Eco-Agriculture**, v. 19, n. 2, p. 347-352, 2011. <https://doi.org/10.3724/SP.J.1011.2011.00347>
- YOSHIDA, S. **Fundamentals of Rice Crop Science**. Los Baños, Philippines: International Rice Research Institute, 1981, 269p.
- YOSHIDA, S.; PARAO, F. T. **Climatic influence on yield and yield components of lowland rice in the tropics**. Manila, Philippines: International Rice Research Institute, p. 471-494, 1976.
- ZHANG, T.; YU, L. X.; ZHENG, P.; LI, Y.; RIVERA, M.; MAIN, D.; GREENE, S. L. Identification of loci associated with drought resistance traits in heterozygous autotetraploid alfalfa (*Medicago sativa* L.) using genome-wide association studies with genotyping by sequencing. **PLoS One**, v. 10, n. 9, p. 1-17, 2015. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0138931>
- ZHU, P.; YANG, S.; MA, J.; LI, S. X.; CHEN, Y. Effect of shading on the photosynthetic characteristics and yield at later growth stage of hybrid rice combination. **Acta Agronomica Sinica**, v. 34, n. 11, p. 2003-2009, 2008. <https://doi.org/10.3724/SP.J.1006.2008.02003>

Recebido em 13 de janeiro de 2025
Retornado para ajustes em 6 de junho de 2025
Recebido com ajustes em 11 de junho de 2025
Aceito em 14 de junho de 2025