

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA MARIA
CENTRO DE CIÊNCIAS RURAIS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA**

Jéssica Taynara da Silva Martins

**TROCAS GASOSAS, CRESCIMENTO E RESPOSTA BIOQUÍMICA DE
CULTIVARES DE SOJA SUBMETIDAS AO DÉFICIT HÍDRICO NO
SOLO**

Santa Maria, RS
2020

Jéssica Taynara da Silva Martins

**TROCAS GASOSAS, CRESCIMENTO E RESPOSTA BIOQUÍMICA DE
CULTIVARES DE SOJA SUBMETIDAS AO DÉFICIT HÍDRICO NO SOLO**

Dissertação apresentada ao curso de Pós-Graduação em Agronomia, da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM, RS), como requisito parcial para obtenção do título de **Mestre em Agronomia**.

Orientadora: Profa. Dra Isabel Lago

Santa Maria, RS
2020

This study was financed in part by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Finance Code 001

MARTINS, JÉSSICA TAYNARA DA SILVA
TROCAS GASOSAS, CRESCIMENTO E RESPOSTA BIOQUÍMICA DE
CULTIVARES DE SOJA SUBMETIDAS AO DÉFICIT HÍDRICO NO SOLO
/ JÉSSICA TAYNARA DA SILVA MARTINS.- 2020.
87 p.; 30 cm

Orientadora: ISABEL LAGO
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Santa
Maria, Centro de Ciências Rurais, Programa de Pós
Graduação em Agronomia, RS, 2020

1. Glycine max L 2. Fração de água transpirável no
solo 3. Transpiração 4. FATS crítica 5. Nitrogênio I.
LAGO, ISABEL II. Título.

Sistema de geração automática de ficha catalográfica da UFSM. Dados fornecidos pelo autor(a). Sob supervisão da Direção da Divisão de Processos Técnicos da Biblioteca Central. Bibliotecária responsável Paula Schoenfeldt Patta CRB 10/1728.

Declaro, JÉSSICA TAYNARA DA SILVA MARTINS, para os devidos fins e sob as penas da lei, que a pesquisa constante neste trabalho de conclusão de curso (Dissertação) foi por mim elaborada e que as informações necessárias objeto de consulta em literatura e outras fontes estão devidamente referenciadas. Declaro, ainda, que este trabalho ou parte dele não foi apresentado anteriormente para obtenção de qualquer outro grau acadêmico, estando ciente de que a inveracidade da presente declaração poderá resultar na anulação da titulação pela Universidade, entre outras consequências legais.

Jéssica Taynara da Silva Martins

**TROCAS GASOSAS, CRESCIMENTO E RESPOSTA BIOQUÍMICA DE
CULTIVARES DE SOJA SUBMETIDAS AO DÉFICIT HÍDRICO NO SOLO**

Dissertação apresentada ao curso de Pós-Graduação em Agronomia, da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM, RS), como requisito parcial para obtenção do título de **Mestre em Agronomia**.

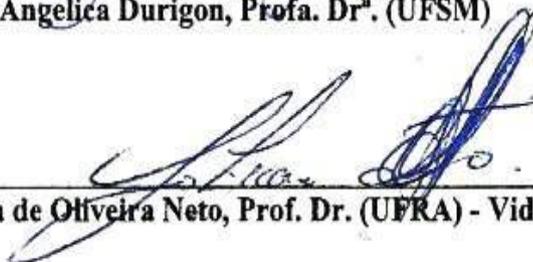
Aprovado em 17 de fevereiro de 2020:



Isabel Lago, Profa. Dr.^a. (UFSM)
(Presidente/Orientadora)



Angelica Durigon, Profa. Dr.^a. (UFSM)



Cândido Ferreira de Oliveira Neto, Prof. Dr. (UFRA) - Videoconferência

Santa Maria, RS
2020

DEDICATÓRIA

Aos meus pais Domingos Martins e Joelma Martins, por terem me concedido a vida e todo amor, educação, apoio e carinho e aos meus irmãos Jhonatan Martins e Jefte Martins pelo companheirismo, admiração e por acreditarem na minha capacidade.

DEDICO.

AGRADECIMENTOS

Acima de tudo e de todos, agradeço, primeiramente a Deus por meio de Jesus Cristo, por sua eterna benevolência, misericórdia, graça, amor e amparo, sempre me ajudando, dando força e sabedoria para vencer todos os obstáculos.

A toda minha família, em especial aos meus pais, Joelma e Domingos, que são meus alicerces, aos meus irmãos Jhonatan e Jefté, agradeço toda a força, paciência, amor e carinho demonstrado ao longo de suas vidas por mim, acima de tudo pelo apoio incondicional ao longo da minha graduação e mesmo de longe na pós-graduação. Agradeço aos meus avós, tias, tios, primos e primas que sempre torceram pelo meu sucesso.

Ao meu companheiro, colega de profissão, amigo e namorado, Rafael Paiva, por todo auxílio emocional, que mesmo de longe sempre esteve me dando força e motivação para alcançar meus objetivos. Obrigada por ser tão compreensivo e por abdicar de muitas coisas comigo para podermos alcançar nossos sonhos!

Agradeço imensamente as minhas amigas, irmãs de coração, colegas de profissão, e minha segunda família durante este mestrado, Thays e Liliane por todo suporte emocional, intelectual, pela ajuda braçal durante todos os experimentos, sem vocês eu não teria conseguido chegar até aqui!

Agradeço minha amiga Suany, que me ajudou no laboratório nas análises nutricionais, muito obrigada!

A minha orientadora professora Dr^a. Isabel Lago pelas orientações, ensinamentos e conselhos durante o curso de Pós-Graduação e também por toda paciência, compreensão e flexibilidade.

Aos colegas de trabalho do grupo de pesquisa em Agrometeorologia e Ecofisiologia de espécies de interesse agrícola, em especial a Valeria, Menigui, Anderson, etc, que me acolheram muito bem, e me ajudaram muito em cada etapa desse processo.

A todos os integrantes da equipe FieldCrops pela ajuda na condução dos experimentos e por toda parceria para realização da pesquisa, em especial ao coordenador professor Dr. Alencar Junior Zanon que foi meu coorientador durante este mestrado, agradeço todo suporte e disposição.

Ao grupo FisiPlant, do laboratório de fisiologia vegetal da UFSM, que me auxiliaram na realização das análises bioquímicas, em especial a professora Dr^a. Luciane Tabaldi, que além de me ajudar na realização das análises laboratoriais, também contribuiu na parte escrita desta dissertação.

Aos avaliadores desta dissertação professores Angelica Durigon e Cândido Neto, muito obrigada pelas contribuições que enriqueceram esta dissertação!

A todos os funcionários do Departamento de Fitotecnia da UFSM pelo auxílio para realização dos experimentos.

A Universidade Federal de Santa Maria e ao Programa de Pós-graduação em Agronomia pela oportunidade do curso de mestrado.

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de mestrado.

A todos que de alguma forma contribuíram para a realização desta dissertação, o meu sincero agradecimento.

Muito Obrigada!

*“Planta o teu jardim e decora a tua alma, em vez de esperar
que alguém te traga flores.”*

(William Shakespeare)

RESUMO

TROCAS GASOSAS, CRESCIMENTO E RESPOSTA BIOQUÍMICA DE CULTIVARES DE SOJA SUBMETIDAS AO DÉFICIT HÍDRICO NO SOLO

AUTORA: Jéssica Taynara da Silva Martins
ORIENTADORA: Isabel Lago

Este trabalho objetivou avaliar as trocas gasosas, o crescimento e a atividade bioquímica de cultivares de soja submetidas ao déficit hídrico no solo, representado pela fração de água transpirável no solo (FATS). Foram realizados três experimentos (E1) com semeadura em 19/11/2018, (E2) semeado em 28/12/2018 e (E3) semeado em 09/10/2019. Os experimentos foram conduzidos em vasos de 8 litros preenchidos com material de solo e dispostos no interior de uma estrutura do tipo “abrigo telado”. As cultivares de soja utilizadas foram BMX GARRA IPRO, DM 66I68 RSF IPRO e NA 5909 RG. Em cada experimento foi utilizado o delineamento inteiramente casualizado, em arranjo bifatorial 3x2, tendo-se como fator A as três cultivares de soja e como fator B os regimes hídricos, irrigado - IR, e não irrigado - NI. A água disponível, representada pela FATS, e a transpiração foram medidas diariamente durante o período de imposição do déficit hídrico em cada experimento através das pesagens dos vasos. Cada experimento encerrou-se quando todas as plantas com déficit hídrico apresentaram transpiração relativa (TR) \leq a 10% da transpiração das plantas dos vasos sem déficit hídrico. Nos E1 e E2 as folhas secas em estufa foram moídas e reservadas para análise de determinação de teor de nitrogênio (N total), nestes experimentos também foram realizadas análises bioquímicas e atividades de enzimas antioxidantes nas folhas das plantas. Os dados das variáveis obtidas nas plantas foram analisados por meio de ANOVA utilizando o software SISVAR versão 5.6. As médias foram comparadas pelo teste de Skott knott ao nível de 5% de significância de erro ($p < 0,05$). Os valores de FATS crítica estimada em que a transpiração começa a ser afetada (FATSc), foram de 0,33, 0,29 e 0,31 no E1, 0,35, 0,41 e 0,43 no E2 e 0,31, 0,49 e 0,45 no E3, respectivamente, para a cultivar BMX GARRA, DM 66I68 e NA 5909. Em E1 as plantas não irrigadas reduziram o acúmulo total de nitrogênio nas folhas em 20,2%, já em E2 a cultivar NA 5909 exibiu um teor total de N no tecido foliar 22,2% maior em relação a cultivar BMX GARRA e 13,9% maior que a DM 66I68. Observa-se que a atividade da Superóxido dismutase (SOD) nas plantas em condições de déficit hídrico aumentou 19,8% no E1 e 30,2% em E2 na cultivar NA 5909. A atividade da Guaiacol peroxidase (POD) apresentou um aumento expressivo de 113% em E1 na cultivar NA 5909 das plantas NI e em E2 a atividade desta enzima teve aumento de 83% na DM 66I68 nas plantas NI. As cultivares DM 66I68 e NA 5909 apresentam um controle estomático mais eficiente, conservando água no solo por mais tempo, sendo mais tolerantes ao déficit hídrico.

Palavras-chave: *Glycine max* L. Fração de água transpirável no solo. Transpiração. FATS crítica. Nitrogênio.

ABSTRACT

GAS EXCHANGE, GROWTH AND BIOCHEMICAL RESPONSE OF SOYBEAN CULTIVARS SUBMITTED TO SOIL WATER DEFICIT

AUTHOR: Jéssica Taynara da Silva Martins

ADVISOR: Isabel Lago

This work aimed to evaluate the gas exchange, growth and biochemical activity of soybean cultivars submitted to water deficit in the soil, represented by fraction of transpirable soil water (FTSW). Three experiments were carried out (E1) with sowing on 11/19/2018, (E2) sown on 12/28/2018 and (E3) sown on 10/09/2019. The experiments were carried out in 8-liter pots filled with soil material and arranged inside a “sheltered screened” structure. The soybean cultivars used were BMX GARRA IPRO, DM 66I68 RSF IPRO and NA 5909 RG. In each experiment, a completely randomized design was used, in a 3x2 two-factor arrangement, with factor A being the three soybean cultivars and factor B being water regimes, irrigated - IR, and not irrigated - NI. The available water, represented by FTSW and transpiration, were measured daily during the period of imposition of the water deficit in each experiment, by weighing the vessels. Each experiment ended when all plants with water deficit showed relative transpiration (RT) \leq to 10% of the transpiration of the pot plants without water deficit. In E1 and E2 the leaves dried in the oven were ground and reserved for analysis to determine nitrogen content (total N), in these experiments biochemical analyzes and activities of antioxidant enzymes in the leaves of the plants were also performed. The data of the variables obtained in the plants were analyzed using ANOVA and using the software SISVAR version 5.6. The means were compared by the Skott knott test at the level of 5% error significance ($p < 0.05$). The estimated FTSW thershold values, in which transpiration begins to be affected (FTSWc), were 0.33, 0.29 and 0.31 in E1, 0.35, 0.41 and 0.43 in E2 and 0.31, 0.49 and 0.45 in E3 respectively, for the cultivar BMX GARRA, DM 66I68 and NA 5909. In E1 the non-irrigated plants reduced the total nitrogen accumulation in the leaves by 20.2%, whereas in E2 the cultivar NA 5909 exhibited a total N content in the leaf tissue 22.2% higher in relation to cultivar BMX GARRA and 13.9% higher than the DM 66I68. It is observed that the activity of Superoxide dismutase (SOD) in plants under water deficit conditions increased 19.8% in E1 and 30.2% in E2 in cultivar NA 5909. The Guaiacol peroxidase (POD) activity showed a significant increase 113% in E1 in cultivar NA 5909 of NI plants and in E2 the activity of this enzyme increased by 83% in DM 66I68 in NI plants. The cultivars DM 66I68 and NA 5909 present a more efficient stomatal control, conserving water in the soil for a longer time, being more tolerant to water deficit.

Key words: *Glycine max* L. Fraction of transpirable soil water. Transpiration. FTSW thershold. Nitrogen.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1 – Representação esquemática dos três estágios de hidratação das plantas associados à redução da umidade no solo.....33
- Figura 2 – Vista do abrigo telado de fora (A) e dentro (B) onde os experimentos foram conduzidos no Departamento de Fitotecnia da Universidade Federal de Santa Maria. Santa Maria, RS, 2019.....39
- Figura 3 – Disposição dos vasos sobre as bancadas dentro do abrigo telado (A) e semeadura (B). Santa Maria, RS, 2019.....41
- Figura 4 – Plantas em estágio cotiledonar (A), Plantas em V2 (B), vista das plantas após a seleção (C). Santa Maria, RS, 2019.....42
- Figura 5 – Planta com folhas atacadas por vaquinha (A), vaquinha na folha de soja (B), folhas da soja esbranquiçadas por dano de tripses (C) e tripses na folha de soja (D). Santa Maria, RS, 2019.....43
- Figura 6 – Vasos cobertos com filme plástico branco para evitar perda de água por evaporação (A) e vista da paisagem dos vasos realizada diariamente ao final da tarde (B). Santa Maria, RS, 2019.....44
- Figura 7 – Vista das plantas com e sem déficit hídrico no encerramento dos E1, E2 e E3. Santa Maria, RS, 2019.....46
- Figura 8 – Mini abrigo meteorológico instalado dentro do abrigo telado onde foram conduzidos os experimentos. Santa Maria, RS, 2019.....47
- Figura 9 – Avaliação de trocas gasosas no E2. Santa Maria, RS, 2019.....48
- Figura 10 – Temperaturas mínima (T_{min}) e máxima (T_{max}) diárias do ar (A), densidade de fluxo de radiação solar global diária incidente estimada no interior do abrigo telado (B), e déficit de pressão de vapor do ar (DPV) diário às 15 horas (C) durante três experimentos com a cultura da soja com início de aplicação do déficit hídrico em 03/01/2019 (E1), 04/02/2019 (E2) e 19/11/2019 (E3). Santa Maria, RS, 2019.....54
- Figura 11 – Transpiração relativa normalizada (TRN) em função da fração de água transpirável no solo (FATS) para as três cultivares de soja BMX GARRA IPRO, DM 66I68 RSF IPRO e NA 5909 RG cultivadas em abrigo telado em três experimentos com início de aplicação do déficit hídrico em 03/01/2019 (E1), 04/02/2019 (E2) e 19/11/2019 (E3). (A), (B) e (C) são referentes à E1, (D), (E) e (F) são referentes à E2 e (G), (H) e (I) são referentes à E3. Santa Maria, RS, 2019.....56

- Figura 12 – Transpiração (A), condutância estomática (B) e taxa fotossintética (C) em três cultivares de soja BMX GARRA IPRO, DM 66I68 RSF IPRO e NA 5909 RG cultivadas em abrigo telado em experimento com início de aplicação do déficit hídrico em 04/02/2019 (E2). Santa Maria, RS, 2019.....60
- Figura 13 – Conteúdo de peróxido de hidrogênio (H₂O₂) presente nas folhas de três cultivares de soja BMX GARRA IPRO, DM 66I68 RSF IPRO e NA 5909 RG cultivadas em abrigo telado em dois experimentos com início de aplicação do déficit hídrico em 03/01/2019 (E1) e 04/02/2019 (E2). (A) é referente à E1, (B) é referente à E2. Santa Maria, RS, 2019.....67
- Figura 14 – Concentração de malondialdeído (MDA), atividade da enzima SOD e atividade da enzima POD nas folhas de três cultivares de soja BMX GARRA IPRO, DM 66I68 RSF IPRO e NA 5909 RG cultivadas em abrigo telado em dois experimentos com início de aplicação do déficit hídrico em 03/01/2019 (E1) e 04/02/2019 (E2). (A), (C) e (E) são referentes à E1, (B), (D) (F) são referentes à E2. Santa Maria, RS, 2019.....72

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 –	Resultado da análise de solo antes da semeadura e início dos experimentos. Santa Maria, RS, 2019.....	40
Tabela 2 –	Datas de semeadura, início e fim dos experimentos para cada cultivar de soja. Santa Maria, RS, 2019.....	45
Tabela 3 –	Equações logísticas para estimar a FATS crítica para as três cultivares de soja BMX GARRA IPRO, DM 66I68 RSF IPRO e NA 5909 RG cultivadas em abrigo telado em três experimentos com início de aplicação do déficit hídrico em 03/01/2019 (E1), 04/02/2019 (E2) e 19/11/2019 (E3). Santa Maria, RS, 2019.....	57
Tabela 4 –	Estatura, número de nós e área foliar para três cultivares de soja BMX GARRA IPRO, DM 66I68 RSF IPRO e NA 5909 RG cultivadas em abrigo telado em três experimentos com início de aplicação do déficit hídrico em 03/01/2019 (E1), 04/02/2019 (E2) e 19/11/2019 (E3). Santa Maria, RS, 2019.....	62
Tabela 5 –	Matéria seca de hastes, folhas e conteúdo de nitrogênio total em folhas de três cultivares de soja BMX GARRA IPRO, DM 66I68 RSF IPRO e NA 5909 RG cultivadas em abrigo telado em três experimentos com início de aplicação do déficit hídrico em 03/01/2019 (E1), 04/02/2019 (E2) e 19/11/2019 (E3). Santa Maria, RS, 2019.	64

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

ABA	Ácido abscísico
AF	Área foliar
Amax	Fotossíntese máxima
APX	Ascorbato peroxidase
ARA	Atividade de redução do acetileno
ATP	Adenosina trifosfato
BMX	Brasmax
CAD	Capacidade de armazenamento de água disponível
CAT	Catalase
CC	Capacidade de campo
CONAB	Companhia Nacional de Abastecimento
DM	Donmario
DPV	Déficit de pressão de vapor do ar
E	Transpiração foliar
E1	Experimento 1
E2	Experimento 2
E3	Experimento 3
EDTA	Ácido etilenodiamino tetra-acético
ENOS	Fenômeno El Niño Oscilação Sul
Ep	Estatura da planta
ERO	Espécies reativas de oxigênio
FAD	Fração de água disponível
FATS	Fração de água transpirável no solo
FATS _c	Fração da água transpirável do solo crítica
FBN	Fixação Biológica do Nitrogênio
GMR	Grupo de maturidade relativa
gs	Condutância estomática
I _{PRO}	Tecnologia intacta
IR Irrigado	Irrigado
IRGA	Analisador de trocas gasosas
MDA	Malondialdeído
NA	Nidera
NBT	Teste do nitroazul de tetrazólio
NI	Não irrigado
NN	Número de nós
pH	Potencial hidrogeniônico
PMP	Ponto de murcha permanente
POD	Guaiacol peroxidase
POX _s	Peroxidases totais
QTA	Quantidade total de água armazenada
RG	Resistente a glifosato
RUBISCO	Ribulose-1,5-bifosfato carboxilase oxidase
SOD	Superóxido dismutase
TBA	Ácido tiobarbitúrico
TBARS	Substâncias reativas ao ácido tiobarbitúrico
TCA	Ácido tricloroacético
TFK	Tampão fosfato citrato

Tmax	Temperatura máxima diária do ar
Tmin	Temperatura mínima diária do ar
TR	Transpiração relativa
TR1	Primeira normalização
TR2	Segunda normalização
TRN	Transpiração relativa Normalizada

LISTA DE SÍMBOLOS

%	Porcentagem
'	Minutos
°C	Escala de grau Celsius
μM	Micromolar
μm	Micrômetro
CO ₂	Dióxido de carbono
μmol	Micromol
¹ O ₂	Oxigênio singlete
g	Gramas
H ₂ O ₂	Peróxido de hidrogênio
HO ₂ [•]	Radical hidroperoxila
hPa	Hectopascal
kg	Quilograma
L ⁻¹	Litro
m ⁻²	Metro quadrado
mg ⁻¹	Miligrama
MJ	Megajoule
mL	Mililitro
mM	Milimolar
MPa	Mega Pascal
N	Nitrogênio
NH ₃	Amônia
O ₂ ^{•-}	Radical aniônico superóxido
OH [•]	Radical hidroxila
p/v	Relação peso/volume
W	Watt
μL	Microlitro

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO E JUSTIFICATIVA	19
1.1 OBJETIVOS	21
1.1.2 Objetivo geral	21
1.1.3 Objetivos específicos	21
2 REVISÃO DE LITERATURA	22
2.1 A CULTURA DA SOJA	22
2.1.1 Origem e introdução no Brasil e Rio Grande do Sul	22
2.1.2 Caracterização da cultura e importância econômica	23
2.2 DÉFICIT HÍDRICO E RESPOSTAS DAS PLANTAS	25
2.2.1 A ocorrência do déficit hídrico na cultura da soja	25
2.2.2 Efeito do déficit hídrico e resposta das plantas	27
2.3 FRAÇÃO DE ÁGUA TRANSPIRÁVEL NO SOLO (FATS).....	30
2.3.1 FATS como metodologia de estudo do déficit hídrico	30
2.3.2 Respostas das plantas ao déficit hídrico representado pela FATS	34
3 MATERIAL E MÉTODOS	39
3.1 LOCALIZAÇÃO EXPERIMENTAL	39
3.2 IMPLANTAÇÃO DOS EXPERIMENTOS	40
3.3 APLICAÇÃO DO DÉFICIT HÍDRICO	43
3.4 VÁRIAVEIS METEOROLÓGICAS	47
3.5 VÁRIAVEIS ANÁLISADAS NAS PLANTAS.....	48
3.5.1 Medições fisiológicas e de crescimento	48
3.5.2 Matéria seca da planta e determinação do N total nas folhas	49
3.5.3 Atividade bioquímica e enzimas antioxidantes nas folhas	49
3.5.3.1 <i>Peróxido de hidrogênio (H₂O₂)</i>	49
3.5.3.2 <i>Peroxidação lipídica</i>	49
3.5.3.3 <i>Atividade da enzima superóxido dismutase (SOD)</i>	50
3.5.3.4 <i>Atividade da enzima guaiacol peroxidase (POD)</i>	51
3.6 NORMALIZAÇÃO DE VARIÁVEIS DE TR E AJUSTE DE DADOS À EQUAÇÃO LOGÍSTICA	51
3.7 DELINEAMENTO EXPERIMENTAL E ANÁLISE ESTATÍSTICA	52
4 RESULTADOS E DISCUSSÃO	53
4.1 VÁRIAVEIS METEOROLÓGICAS	53

4.2 FATS CRÍTICA.....	55
4.3 MEDIÇÕES FISIOLÓGICAS E DE CRESCIMENTO	58
4.4 MATÉRIA SECA DAS FOLHAS E TEOR DE NITROGÊNIO.....	63
4.5 ATIVIDADE BIOQUÍMICA E ENZIMAS ANTIOXIDANTES NAS FOLHAS	66
4.5.1 Peróxido de hidrogênio (H₂O₂).....	66
4.5.2 Peroxidação lipídica.....	68
4.5.3 Atividade das enzimas SOD e POD.....	69
4.6 ANÁLISE GERAL DOS RESULTADOS	73
5 CONCLUSÕES.....	74
6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	75

1 INTRODUÇÃO E JUSTIFICATIVA

A soja (*Glycine max* L.) é uma das culturas de maior importância global, pois é a principal leguminosa produtora de grãos como fonte proteica para o consumo humano e animal, além da sua produção de óleo, sendo considerada como uma cultura base para segurança alimentar (TAGLIAPIETRA et al., 2018; WANG et al., 2018).

Alguns fatores influenciam negativamente o desenvolvimento da soja, como a deficiência hídrica no solo, que ocasionalmente acarreta quedas em produtividade durante o ciclo da cultura (HIRAKURI; LAZZAROTTO, 2014; SENTELHAS et al., 2015; ZANON et al., 2016). Por exemplo, em 2015, a produção de soja no Brasil ficou 23,2% abaixo do esperado, devido à ocorrência de um período de deficiência hídrica no mês de fevereiro no estado do Mato Grosso, um dos principais produtores de soja do país (FAO STAT, 2015). Em decorrência da restrição hídrica também foram observados problemas na qualidade dos grãos em função do forte déficit hídrico durante a fase de enchimento de grãos que produziu sementes leves, ardidas e mal formadas (CONAB, 2016). No estado do Rio Grande do Sul, na safra de 2011/2012 a estiagem provocou perdas significativas para a cultura (CONAB, 2012). Na safra atual 2019/2020 vem se contabilizando perdas na ordem de 32,2% da produção de soja no Estado do Rio Grande do Sul em função da deficiência hídrica ocasionada pelo longo período de estiagem (EMATER, 2020).

A soja é cultivada predominantemente em condições de sequeiro, onde pode enfrentar períodos frequentes de déficit hídrico durante sua estação de crescimento (RIAR et al., 2018). O estado do Rio Grande do Sul é o terceiro maior produtor nacional de soja, onde são comuns períodos de deficiência hídrica durante o ciclo de desenvolvimento das plantas, em virtude da variabilidade na distribuição de chuvas, ocasionando instabilidade de produção entre anos e locais e limitando altas produtividades no estado (SENTELHAS et al., 2015; ZANON et al., 2016).

Além disso, no Brasil, na metade sul do estado do Rio Grande do Sul, a soja passou a ter importância significativa no denominado “cultivo de terras baixas”. Nestas regiões, a soja é cultivada em rotação de culturas com o arroz irrigado, pela possibilidade de diminuição do banco de sementes de plantas daninhas nas lavouras de arroz, especialmente de arroz vermelho, além do aumento e diversificação de renda para o produtor rural (ZANON et al., 2015). Contudo, os solos de áreas de terras baixas são rasos, portanto, apresentam baixa capacidade de drenagem, denominados hidromórficos. Desta forma, tanto o excesso hídrico

como o déficit hídrico são frequentes e podem ocasionar danos à cultura durante seu desenvolvimento (MUNDSTOCK et al., 2017; ZANON et al., 2018).

O déficit hídrico é considerado como o estresse abiótico que mais afeta a agricultura moderna e é um dos fatores limitantes para a produtividade e qualidade da soja (GALÃO et al., 2014). O déficit hídrico no solo ocasiona alterações das relações hídricas nas plantas, na estrutura de membranas, organelas e nos processos bioquímicos e fisiológicos (MUTAVA et al., 2014). Em condições de deficiência hídrica as plantas produzem espécies reativas de oxigênio (ERO) que podem ocasionar estresse oxidativo, as quais são reguladas por mecanismos de defesa antioxidativa, que podem ser enzimática e/ou não enzimática (DACOSTA; HUANG, 2007; DARMANTI et al., 2016).

A tolerância das plantas ao déficit hídrico parece ser uma função da capacidade antioxidante realizada em resposta à seca. Além disso, a atividade antioxidante não é apenas importante durante déficit hídrico severo, mas também é primordial na recuperação de plantas após passarem por um período de estresse (LAXA et al., 2019). Portanto, avaliar respostas das plantas através da atividade de enzimas envolvidas no seu sistema antioxidante é de extrema relevância para seleção de genótipos produtivos e tolerantes ao déficit hídrico, sendo considerado um componente de grande importância dentro das estratégias de manejo para a cultura da soja.

Outro aspecto importante é a influência do déficit hídrico na fixação biológica do nitrogênio em soja, pois o acúmulo de nitrogênio na planta para alcançar altos rendimentos é essencial para sustentação das atividades de síntese de proteínas em sementes ricas em proteínas (SINCLAIR; RUFTY, 2012).

A metodologia da fração de água transpirável no solo (FATS) tem sido utilizada para avaliar a quantidade real de água no solo que pode ser extraída pelas plantas para transpiração, e parece ser o conceito que mais se aproxima da realidade como indicador da quantidade real de água extraída pelas plantas para o processo de transpiração. A FATS em que a transpiração das plantas começa a ser reduzida (FATS crítica) já foi estudada para algumas culturas no Brasil, como mandioca (LAGO et al., 2011), batata (LAGO et al., 2012; SOUZA et al., 2014), milho (LANGNER, 2018), café (PIZETTA et al., 2016; RODRIGUES et al., 2015;), e crisântemo (KELLING et al., 2015).

Trabalhos com emprego desta metodologia também já foram realizados com a cultura da soja, porém em experimentos realizados fora do Brasil, com genótipos de características genéticas, hábito de crescimento e grupo de maturidade relativa diferentes das cultivares brasileiras (BAGHERZADI et al., 2017; RAY; SINCLAIR, 1998; SINCLAIR; HAMMOND;

HARRISON, 1998; SINCLAIR; LUDLOW, 1986; WAHBI; SINCLAIR, 2007). Assim, é de grande relevância a aplicação desta metodologia em cultivares atuais utilizadas no Brasil em virtude da importância do país para produção mundial de soja, o que constitui a motivação principal para propor esta pesquisa. Esse tipo de estudo é importante, uma vez que o valor da FATS crítica (FATSc) pode ser utilizado como um parâmetro para identificação de cultivares mais tolerantes ao déficit hídrico. Cultivares com uma FATSc mais elevada indica que a planta apresenta um mecanismo estomático mais eficiente, através do fechamento estomático mais precocemente, conseguindo conservar a água no solo e é um critério adaptativo para suportar uma deficiência hídrica mais prolongada (SINCLAIR et al., 2015).

1.1 OBJETIVOS

1.1.2 Objetivo geral

Avaliar as trocas gasosas, crescimento e a atividade bioquímica de cultivares de soja submetidas ao déficit hídrico no solo, representado pela fração de água transpirável no solo.

1.1.3 Objetivos específicos

- 1- Determinar a fração de água transpirável no solo em que a transpiração começa ser reduzida (FATSc) para cultivares de soja submetidas ao déficit hídrico no solo.
- 2- Avaliar alterações no crescimento e parâmetros fisiológicos de cultivares de soja submetidas ao déficit hídrico no solo.
- 3- Quantificar o teor de nitrogênio total em folhas de cultivares de soja submetidas ao déficit hídrico no solo.
- 4- Analisar respostas bioquímicas ocasionadas por estresse oxidativo em folhas de cultivares de soja submetidas ao déficit hídrico no solo.

2 REVISÃO DE LITERATURA

2.1 A CULTURA DA SOJA

2.1.1 Origem e introdução no Brasil e Rio Grande do Sul

A soja é uma leguminosa de origem asiática, tendo como centro primário a região leste da Ásia (Centro Sul da China), e como centro secundário as províncias do nordeste da China (EMBRAPA, 2017; QIU; CHANG, 2010). A soja entrou na América do Norte pela primeira vez durante o século 18 (HYMOWITZ; HARLAN, 1983). As sementes de soja foram distribuídas na Europa e nos Estados Unidos, os botânicos obtiveram coleções de soja da China, da região da Manchúria (HYMOWITZ, 1970). Em função dos seus elevados teores de óleo e proteína na constituição dos grãos, a soja ganhou importância econômica nos Estados Unidos durante o início do século XX, onde foram selecionadas cultivares com genes de interesse para adaptar a cultura ao sistema de cultivo norte-americano que até então era constituído por trigo e milho (BONETTI, 1981). Desde então, a soja se tornou uma das principais culturas do mundo, produzindo grande parte do suprimento mundial de proteína e óleo.

No Brasil, em 1882 há relatos pelo professor da Escola de Agronomia, Gustavo Dutra, da utilização da espécie como forrageira no estado da Bahia para estudos de adaptação de cultivares de soja (ZANON, 2015). Após alguns anos, em 1914 houve o primeiro registro de cultivo comercial de soja no Brasil em Santa Rosa, atualmente município de Tuparandi que fica localizado no noroeste do estado do Rio Grande do Sul (RS). Os materiais genéticos introduzidos no país foram importados do sul dos Estados Unidos, e no Brasil encontraram condições ambientais favoráveis para se desenvolver e expandir no RS, devido às semelhanças climáticas com o ecossistema de origem (BONETTI, 1981).

Na Estação Experimental Alfredo Chaves, pertencente à Secretaria de Agricultura do Rio Grande do Sul, no município de Veranópolis, em 1941 foi desenvolvido o primeiro experimento com a cultura da soja no RS, no qual foram comparados espaçamentos entre linhas. No município, em 1947 também foram realizados os primeiros cruzamentos comerciais, por Orlando Mello, que resultou no lançamento, em 1960, da primeira cultivar desenvolvida no Rio Grande do Sul, denominada “Pioneira” (FERES et al., 1982).

2.1.2 Caracterização da cultura e importância econômica

A soja (*Glycine max* L.) faz parte da classe Magnoliopsida (dicotiledôneas), ordem Fabales, família Fabaceae (leguminosa), subfamília Faboideae, e gênero *Glycine*. É uma planta de metabolismo fotossintético tipo C3 e suas características morfológicas apresentam raiz pivotante, caule herbáceo e folha trifoliolada (FERRARI; PAZ; SILVA, 2015). Apresenta ciclo anual, com grande capacidade de se adaptar a diferentes ecossistemas, propiciando a disseminação do seu cultivo em diversos ambientes agricultáveis do mundo.

Uma adequada disponibilidade hídrica é fundamental para a cultura apresentar uma produtividade satisfatória. No decorrer do seu ciclo de desenvolvimento são necessários 800 mm de água uniformemente distribuídos através da precipitação pluvial e/ou irrigação para a expressão do seu potencial produtivo, com temperatura média ótima de 31,5°C (ZANON et al., 2018). O crescimento vegetativo da soja é baixo ou nulo em temperaturas abaixo de 10°C, e acima de 40°C ocorrem efeitos adversos no metabolismo reduzindo o crescimento da planta, sendo agravado em condições de déficit hídrico (FARIAS; NEPOMUCENO; NEUMAIER, 2007).

A soja também é sensível ao fotoperíodo, classificada como planta de dias curtos, por ter seu florescimento induzido abaixo de um valor chamado de fotoperíodo crítico. Juntamente com o fotoperíodo crítico, a duração da fase juvenil (pré-indução/insensibilidade floral) também determina o florescimento da cultura. Através dos programas de melhoramento genético obtiveram-se plantas de soja com genes capazes de prolongar o período juvenil, adaptadas às regiões tropicais (FARIAS; NEPOMUCENO; NEUMAIER, 2007; SILVA et al., 2017; ZANON et al., 2018).

As cultivares de soja eram tradicionalmente classificadas quanto ao seu ciclo como superprecoces, precoces, médios e tardios, porém, essa classificação depende da região de cultivo, pois uma mesma cultivar pode se comportar de forma distinta. Como exemplo, sabe-se que a semeadura de uma determinada cultivar mais ao norte do Brasil, reduz a duração do ciclo, enquanto que a semeadura mais ao sul aumenta o ciclo (SEDIYAMA; SILVA; BORÉM, 2015).

Em virtude deste problema, as empresas responsáveis em desenvolver sementes no Brasil têm adotado o termo denominado grupo de maturidade relativa (GMR), o qual remete à resposta fotoperiódica e a adaptação às regiões de cada cultivar. Os grupos de maturação são classificações para indicar todos os fatores que afetam a data de maturação e a duração do

ciclo, desde a semeadura até a maturação, estes fatores incluem a cultivar, data de semeadura e latitude (fotoperíodo) (ALLIPRANDINI et al., 2009).

O sistema de classificação por grupos de maturação varia de 0 a 10, e quanto maior seu número, mais próximo à linha do Equador será a região de adaptação da cultivar. No Brasil, os grupos de maturação indicados variam de 5 (Rio Grande do Sul) à 10 (próximo à linha do Equador). Desta maneira, cada uma das cultivares apresenta melhor adaptação a uma determinada região, sendo que a semeadura em regiões fora do local de adaptação pode causar redução ou aumento na duração do ciclo, o que interfere diretamente na produtividade (SOARES, 2017; ZANON et al., 2015; ZANON et al., 2018).

A soja é uma das principais oleaginosas do mundo e possui alto valor econômico e social, apresenta grande destaque no cenário agrícola, considerada a principal cultura geradora de divisas brasileiras, com enorme importância social e econômica, sendo utilizada como alimento, ração animal e para a produção de biodiesel (MANAVALAN et al., 2009; SENTELHAS et al., 2015). O Brasil contribui significativamente na oferta e demanda no mercado da soja, em função do estabelecimento e evolução contínua de uma cadeia produtiva bem estruturada e que desempenha papel fundamental para o desenvolvimento socioeconômico de várias regiões do país (HIRAKURI; LAZZAROTTO, 2014). Seu cultivo se concentra principalmente nas regiões Centro-Oeste e Sul do Brasil, onde a soja se firmou como um dos produtos mais destacados da agricultura nacional e na balança comercial brasileira (COLUSSI et al., 2016).

Na safra 2014/2015, o Brasil colheu 96,2 milhões de toneladas. No Rio Grande do Sul, responsável por 15,4% da produção, a safra chegou à marca histórica de 14,7 milhões de toneladas, porém na safra brasileira de 2015/2016, houve uma redução de 0,8%, passando de 96,2 para 95,4 milhões de toneladas. Já na safra 2017/2018 houve um aumento na produção, onde Brasil colheu 119,3 milhões de toneladas (CONAB, 2015, 2016, 2018).

Atualmente a produção mundial de soja é de 362 milhões de toneladas, onde os Estados Unidos lideram a produção com 123,6 milhões de toneladas. O Brasil ocupa a posição de segundo maior produtor mundial dessa granífera, produzindo 114,8 milhões de toneladas na safra de 2018/2019, onde o Rio Grande do Sul contribui com 19,1 milhões de toneladas (EMBRAPA, 2019).

Na safra atual 2019/2020, o longo período estiagem ocorrido no Rio Grande do Sul comprometeu o enchimento de grãos e conseqüentemente afetou a produtividade das lavouras gaúchas. De acordo com o levantamento de expectativa de produção, vem se consolidando uma quebra de 32,2% da produção de soja no estado, a expectativa de produção

era de 19,7 milhões de toneladas inicialmente, agora é de 13,3 milhões de toneladas (EMATER, 2020).

2.2 DÉFICIT HÍDRICO E RESPOSTAS DAS PLANTAS

2.2.1 A ocorrência do déficit hídrico na cultura da soja

A água é um dos mais importantes elementos da constituição da vida, pois praticamente participa de todos os processos fisiológicos e bioquímicos das plantas, uma vez que todas as funções vitais e reações metabólicas são influenciadas pela sua presença. Dependendo da fase de desenvolvimento e da intensidade do estresse, a falta de água causa um estresse por déficit hídrico nas plantas, promovendo alterações em seu metabolismo (FANCELLI; DOURADO-NETTO, 2004; CARLESSO, 1995). O estresse por déficit hídrico ocorre quando a taxa de transpiração da planta excede a taxa de absorção de água pelas suas raízes, e pode ocorrer quando houver o secamento do solo, absorção insuficiente de água em solos rasos (comum em soja de terras baixas), retenção osmótica de água em solos salinos ou excessivo déficit de pressão de vapor do ar (DPV) (BERGAMASCHI; BERNGONCI, 2017; ZANON et al., 2018).

O déficit hídrico é o estresse ambiental mais significativo na agricultura mundial, limitando a produção por ocasionar danos severos no crescimento e desenvolvimento das plantas. (QUAN et al., 2018). As perdas de safras ocasionadas pela falta de água nas culturas têm um impacto econômico significativo, que deve aumentar com a mudança climática global (MARRIS, 2008; VARSHNEY et al., 2011). Portanto o aperfeiçoamento dos sistemas de produção agrícola em todo o mundo é um desafio que deve ser superado pelo aumento da produtividade, a fim de garantir a segurança alimentar (SENTELHAS et al., 2015).

Nesse contexto, a cultura da soja desempenha um papel importante, pois é uma das principais fontes de alimento e energia. Os Estados Unidos, Brasil e Argentina são os principais produtores, nesses países o rendimento da soja é afetado por vários fatores abióticos e bióticos, destacando-se o déficit hídrico como uma das principais lacunas de produtividade (BATTISTI; SENTELHAS, 2014; SENTELHAS et al., 2015).

Em Nebraska nos Estados Unidos, através de um estudo de levantamento de dados de 516 propriedades entre os anos de 2010 a 2012, obteve-se como resultado que as lacunas de produtividade são em média 20% em áreas irrigadas e 30% em sequeiro (GRASSINI et al., 2015). Na Argentina, uma pesquisa sobre parâmetros de produtividade com base na

distribuição espacial da área de cultivo e das zonas climáticas obtiveram média nacional e potencial produtivo limitado por água de $3,9 \text{ Mg ha}^{-1}$, representando 32% da lacuna de produtividade média do país. Os autores destacam que há variação em cada zona climática e em anos com El Niño e La Niña, alcançando maiores e menores produtividades, respectivamente (ARAMBURU MERLOS et al., 2015).

No Brasil, um trabalho em que determinaram-se os valores de produtividade, avaliaram-se suas causas, magnitudes e possíveis ajustes para 15 locais do país no período entre 1980 a 2011, o potencial produtivo foi superior a $4,709 \text{ Mg ha}^{-1}$, enquanto a produtividade atual média foi de $3,428 \text{ Mg ha}^{-1}$. A lacuna produtiva ocasionada pelo déficit hídrico foi de $1,378 \text{ Mg ha}^{-1}$, representando 29% (SENTELHAS et al., 2015). As oscilações na produtividade oriundas do déficit hídrico dependem da variabilidade inter-anual das precipitações pluviiais, semelhante ao da safra 2011/2012, quando a soja teve grandes perdas de produção devido à redução de chuvas no sul do Brasil causada pela La Niña (ARAÚJO et al., 2011).

No estado do Rio Grande do Sul, terceiro maior produtor de soja do Brasil, é comum a ocorrência de períodos de déficit hídrico durante a estação de cultivo da soja. A estiagem ocorre, principalmente, em função da variabilidade na distribuição da precipitação pluvial em anos de La Niña ou Neutros (MATZENAUER; RADIN; MALUF, 2017). Na safra de 2011/2012 o extenso período de estiagem ocasionou perdas significativas no cultivo da soja nos estados produtores, sobretudo no Rio Grande do Sul, com perdas de 43,8% (5,09 milhões de toneladas), seguido do Paraná com redução de 30,0% (4,63 milhões de toneladas) (CONAB, 2012).

Na conjuntura da safra atual 2019/2020, o estado do Rio Grande do Sul enfrentou um longo período estiagem desde o mês de dezembro, sendo considerada a pior seca desde a safra de 2011/2012. A irregularidade de precipitação associada a elevadas temperaturas comprometeu o enchimento de grãos o que propiciou uma heterogeneidade de produção nas lavouras gaúchas. O levantamento de expectativa de produção realizado, aponta uma redução de 32,2% da produção de soja no estado, a perspectiva de produção era de 19,7 milhões de toneladas inicialmente, agora é de 13,3 milhões de toneladas, já a produtividade caiu de $3,3 \text{ Mg ha}^{-1}$ para $2,2 \text{ Mg ha}^{-1}$ (EMATER, 2020).

Em um estudo realizado em 12 municípios do Rio Grande do Sul, trabalhando com diferentes cultivares, anos, datas de semeadura e locais, os 800 mm de água, considerados para um desenvolvimento satisfatório da cultura, não foram atendidos pela precipitação para as plantas expressarem seu potencial produtivo, além disso, observou-se que em 75% dos

anos a produção foi limitada por água (ZANON; STRECK; GRASSINI, 2016). No Mato Grosso do Sul, um estudo com a cultura da soja em resposta a disponibilidade hídrica, observaram-se que em condições de sequeiro a produção e o peso de cem grãos foram reduzidos pelo déficit hídrico, sendo que o uso de irrigação na cultura permitiu incrementos de produtividade superior a 60% (GAVA et al., 2017).

Para enfrentar situações como essas de déficit hídrico, onde períodos de estiagem prejudicam o desenvolvimento da soja, conseqüentemente, sua produtividade, em 2012 uma empresa de investimento com capital argentino fundada por 23 produtores agrícolas, denominada Bioceres S.A formou uma “joint venture” com a empresa americana Arcadia Biosciences, chamada Verdeca, com sede nos Estados Unidos (GAMBA; MOCCIARO, 2018). A Verdeca desenvolveu uma linha de soja transgênica com a tecnologia HB4®, um “trait” que confere à planta tolerância a estresses abióticos, principalmente déficit hídrico (VERDECA, 2019).

Essa tecnologia foi desenvolvida a partir do gene nativo do girassol HaHB4v inserido na variedade convencional de soja Williams 82, este gene confere à planta menor sensibilidade ao etileno, hormônio sintetizado em resposta a seca e mesmo em concentração muito baixa ele pode causar senescência e abscisão das folhas, flores e frutos, já a planta com a tecnologia continua mantendo seu metabolismo biológico e, dessa forma, consegue manter níveis elevados de produtividade em situações moderadas de déficit hídrico (GAGO et al., 2002; MANAVELLA et al., 2006; MANAVELLA et al., 2008; RIBICHICH et al., 2020). Em maio de 2019, a empresa Tropical Melhoramento & Genética S/A (TMG) responsável pelo “trait” no Brasil, anunciou a conclusão do processo de desregulamentação perante à Comissão Técnica Nacional de Biossegurança (CTNBio), que permitiu a aprovação comercial no país para a característica HB4® em soja. Agora, a empresa aguarda as aprovações dos principais países importadores de grãos de soja, que estão em andamento, para o registro de novas cultivares brasileiras com a tecnologia.

2.2.2 Efeito do déficit hídrico e resposta das plantas

A produção agrícola em ambientes com pouca disponibilidade hídrica sofre diretamente efeitos negativos, e esses efeitos são minimizados por características das plantas, que permitem uma manutenção do estado hídrico durante a redução da umidade do solo, como mecanismos de tolerância que a cultura tende a apresentar para se desenvolver nesses ambientes (MORANDO et al., 2014). As respostas das plantas às condições de estresse por

déficit hídrico diferem em função da espécie, cultivar, ao tempo em que são expostas, fatores edáficos, dentre outros.

Como efeitos primários nas plantas decorrentes do déficit hídrico, pode-se citar a redução do potencial hídrico e a desidratação celular, que ocasionam alterações nas propriedades físico-químicas das células, desencadeando efeitos secundários, como mudanças da atividade metabólica, citotoxicidade iônica e produção de espécies reativas de oxigênio (ERO) que iniciam e aceleram o rompimento da integridade celular podendo provocar a morte da célula (TAIZ et al., 2017). Essas moléculas são altamente reativas podendo causar dano às membranas celulares (peroxidação de lipídios), danos ao DNA, oxidação de proteínas e inibição enzimática (MILLER et al., 2010).

O déficit hídrico também acarreta redução na abertura e fechamento estomático, proporcionando uma menor disponibilidade de CO₂ e, conseqüentemente, menor taxa fotossintética, provoca uma redução na parte aérea, aceleração da senescência, abscisão das folhas, dentre outras alterações (OSAKABE et al., 2014). A supressão hídrica na cultura da soja ocasiona uma redução na produtividade, visto que a produtividade da soja depende dos fotoassimilados produzidos durante o processo fotossintético e este processo é altamente influenciado pela disponibilidade hídrica (PINHEIRO; CHAVES, 2011).

Considera-se que a água constitui aproximadamente 90% do peso da planta de soja, atuando em praticamente todos os processos fisiológicos e reações bioquímicas, além de desempenhar a função de solvente universal, transportando gases, minerais e outros solutos na planta. O estresse causado pelo déficit hídrico na soja acarreta formação de plantas pouco desenvolvidas, com pequeno porte, área foliar reduzida e entrenós curtos, os tecidos vegetais apresentam aspecto de murcha e os folíolos tendem a se fechar para diminuir a exposição da área foliar (FERRARI; PAZ; SILVA, 2015).

No início do ciclo da cultura da soja o déficit hídrico causa forte redução na emissão de novos ramos, diminuindo potencialmente o número de nós que iriam produzir legumes, porém nessa cultura, as alterações no metabolismo são mais intensas quando o déficit hídrico ocorre durante a fase reprodutiva, o que pode resultar em redução de produtividade (KU et al., 2013). A escassez de água na fase reprodutiva induz menor número e tamanho de legume e sementes, menor peso de sementes, senescência foliar, e encurtamento do ciclo de vida da planta o que pode prejudicar o enchimento de grãos (MANAVALAN et al., 2009).

Porém, cultivares com hábito de crescimento indeterminado podem se recuperar parcialmente, caso haja melhor disponibilidade de água após o florescimento, podendo emitir e fixar um número maior de flores nos novos nós para produzir legumes, podendo ainda

reduzir a formação de novas folhas para sustentar o enchimento de grãos (GAVA et al., 2016). Quanto à maturação fisiológica, o déficit hídrico severo durante todo o ciclo e no estágio reprodutivo influenciou a cultura da soja, causando antecipação da maturação. Essa resposta também foi observada para um déficit hídrico de 50% durante todo o seu ciclo, permitindo observar que a soja pode encurtar seu ciclo quando semeada em períodos que promovem condições climáticas desfavoráveis às plantas, fato atribuído principalmente aos baixos índices pluviométricos (NUNES et al., 2016).

A soja inicia a nodulação na fase vegetativa (estágios V1 a V2) e a taxa de fixação de nitrogênio aumenta drasticamente com um pico na fase reprodutiva (estágio R5) e diminui rapidamente a partir de então (CÂMARA, 2000). A fixação biológica de nitrogênio em soja é um importante processo, porém, pode ser comprometido pela restrição hídrica (CHAVARRIAI et al., 2015; DEVI; SINCLAIR, 2013). Os nódulos são produzidos após a infecção por bactérias do gênero *Bradyrhizobium* e uma relação simbiótica é estabelecida entre a planta hospedeira e as bactérias (SPRENT, 1980).

Através do processo de fixação biológica de nitrogênio (N_2), o gás nitrogênio livre da atmosfera terrestre é convertido em amônia (NH_3), que é utilizada pela planta hospedeira em troca de carboidratos (NEWCOMB, 1981). O suprimento de carboidratos (produzido a partir da fotossíntese) para as bactérias é usado para a produção de ATP (Adenosina trifosfato) e será usado na conversão de nitrogênio em amônia. Carboidratos também são necessários para esqueletos de carbono usados na produção de aminoácidos (SERRAJ, 2003). Aproximadamente 14% do carbono assimilado pelas plantas é repassado para as bactérias em troca de compostos nitrogenados. Em caso de ocorrência de déficit hídrico, haverá redução na fixação biológica de nitrogênio e consequente redução na taxa fotossintética (KASCHUK et al., 2010).

Sob condições de déficit hídrico, a atividade da enzima nitrogenase diminuiu de maneira maior que a fotossíntese (DURAND et al., 1987). O principal produto da fixação do nitrogênio da soja consiste em ureídeos, denominados alantoína e ácido alantóico, que são transportados dos nódulos através do xilema para a parte aérea onde serão catabolizados (MCCLURE; ISRAEL, 1979). Foi relatado que, em condições de seca, as concentrações de ureídeos aumentaram na parte aérea das plantas possivelmente pelo déficit hídrico ocasionar redução da taxa de catabolismo destes compostos (SERRAJ; SINCLAIR, 1996). Portanto estudos sugerem que genótipos de soja capazes de manter concentrações mais baixas de ureídeos, exibem maior tolerância à seca em relação à atividade de fixação de nitrogênio (LADRERA et al., 2007). Ensaios de atividade de redução de acetileno têm sido utilizados

para medições de fixação de nitrogênio para estudar diferenças genotípicas de tolerância à seca na soja (PURCELL et al., 1997).

A tolerância das plantas à seca, claramente, não é uma característica simples, mas uma característica onde mecanismos atuam de forma isolada ou em conjunto para evitar ou tolerar períodos de déficit hídrico. Uma resposta fisiológica específica ao déficit hídrico representa na realidade a combinação de eventos moleculares prévios, que foram ativados pela percepção do sinal de estresse (NEPOMUCENO et al., 2001). Como estratégias de mecanismos de tolerância das plantas para reduzir os efeitos da seca, pode-se citar o ajuste osmótico, resultando em uma concentração ativa de solutos para que a célula absorva água e mantenha o potencial de pressão em níveis adequados.

Existe considerável variação entre diferentes culturas na capacidade de ajuste osmótico e isso deve ser considerado ao medir a habilidade da cultura em suportar a seca (MORANDO et al., 2014). O fechamento estomático pode ser considerado um mecanismo de tolerância à seca, uma vez que reduz a transpiração, mas pode promover aquecimento excessivo das folhas devido à redução do esfriamento evaporativo. Essa proteção contra a dessecação também afeta à difusão do dióxido de carbono atmosférico, provocando reduções na fotossíntese (FERRARI; PAZ; SILVA, 2015; TAIZ et al., 2017).

Os níveis de Espécies Reativas de Oxigênio produzidas durante o déficit hídrico são regulados por mecanismo de defesa antioxidativa, que pode ser enzimática e/ou não enzimática (DACOSTA; HUANG, 2007). O sistema de defesa antioxidante enzimático compreende várias enzimas, dentre elas tem-se a superóxido dismutase (SOD), catalase (CAT), as peroxidases totais (POXs), guaiacol peroxidase (POD), a ascorbatoperoxidase (APX), dentre outras (HUANG et al., 2013). Estas enzimas operam em diferentes compartimentos subcelulares, em ação conjunta contra o estresse oxidativo (SHARMA, 2012).

2.3 FRAÇÃO DE ÁGUA TRANSPIRÁVEL NO SOLO (FATS)

2.3.1 FATS como metodologia de estudo do déficit hídrico

Existem diversas metodologias para expressar o conteúdo de água no solo, sendo as principais utilizadas: quantidade total de água armazenada (QTA), capacidade de armazenamento de água disponível (CAD), fração de água disponível (FAD) e fração de água transpirável no solo (FATS).

A QTA representa a quantidade de água que um solo pode reter entre a capacidade de campo (CC) e ponto de murcha permanente (PMP). A CC é definida como a quantidade de água retida pelo solo após a drenagem do excesso de água advindo de chuva ou irrigação (REICHARDT; TIMM, 2004). O PMP representa o conteúdo de água no solo que é retido a um componente matricial do potencial de água muito alto, tal que, a maioria das plantas não consegue extrair água do solo e, conseqüentemente, as plantas murcham de forma permanente que não conseguem recuperar o turgor das células, mesmo quando colocadas em ambientes saturados (REICHARDT; TIMM, 2004). Apesar de ser uma metodologia mundialmente utilizada, apresenta algumas limitações, porque considera valores de CC de -0,03 para solos argilosos e -0,01 para solos arenosos, e -1,5 MPa para PMP. Esse valor de PMP não pode ser considerado representativo porque algumas plantas de algumas espécies podem apresentar redução no crescimento antes que este valor seja atingido. Enquanto que outras culturas podem possuir a capacidade de retirar água do solo em potencias mais baixos que -1,5 MPa. Outra desvantagem é que só considera a profundidade do sistema radicular, não levando em consideração o crescimento radicular em diferentes direções, o que permite explorar volume diferente de solo (CARLESSO, 1995; LAGO et al., 2011; MARTINS et al., 2008; VAN LIER, 2017).

A metodologia da CAD apresenta vantagem sobre a anterior, pois é considerado, nesse caso, um sistema solo-cultura, onde a capacidade de armazenamento de água disponível é determinada pela diferença do conteúdo volumétrico de água, entre os limites superior (CC) e inferior de disponibilidade de água às plantas (plantas senescidas), considerando-se cada camada do perfil do solo explorada pelo sistema radicular das plantas (CARLESSO, 1995). Nessa metodologia considera-se a CC, o valor no conteúdo de água do solo 24 horas após a drenagem em solos com textura arenosa e de 2 a 3 dias em solos com textura argilosa. As limitações deste indicador são para determinar o limite inferior, pois a planta deve apresentar um desenvolvimento radicular sem nenhum tipo de estresse. Caso a planta apresente alguma limitação hídrica, como mecanismo de defesa ocorre redução da área foliar e do fluxo estomático, diminuindo, assim, a extração de água. O outro problema é que neste método considera-se somente a água absorvida pelas raízes e não a extraível, neste caso, deixando de levar em consideração a evaporação de água no solo (CARLESSO; ZIMERMANN, 2000).

A FAD consiste na razão entre o conteúdo de água volumétrico das camadas do solo explorado pelo sistema radicular em um determinado dia (CAD atual) e a quantidade potencial de água no solo (CAD máxima) que depende da taxa de uso da água e das

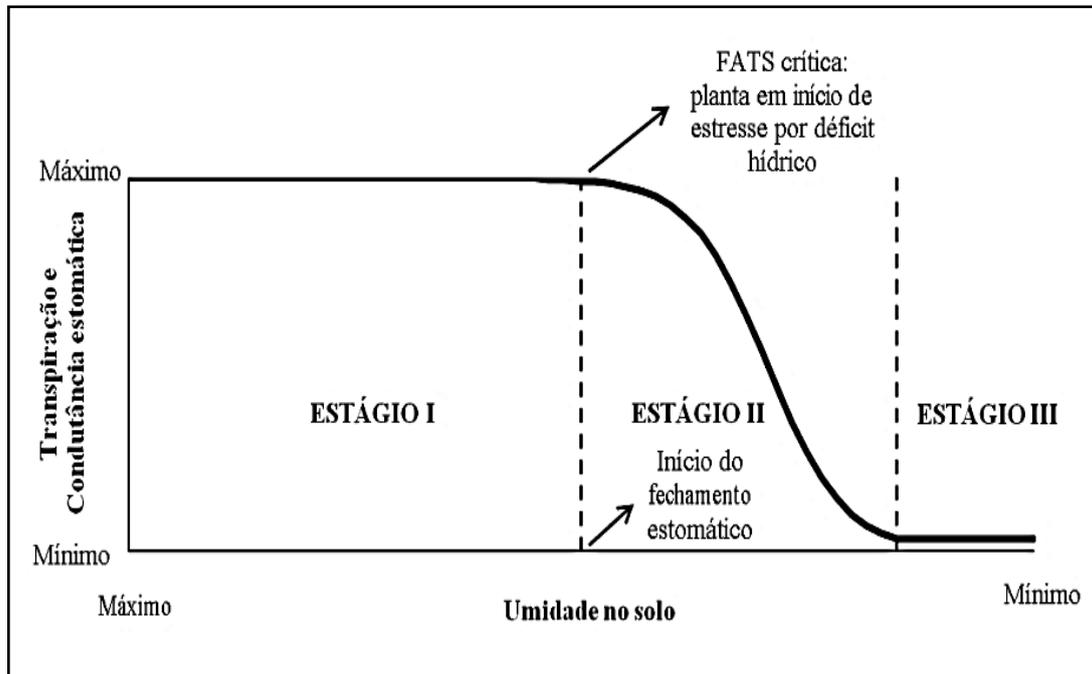
características do solo, apesar de ser um método muito utilizado sua limitação é que nesse caso, nem toda água disponível no solo é extraível pelas culturas (CARLESSO, 1995).

Ritchie (1981) em seu estudo considerou que acima de cerca de 70% da faixa de água extraível no solo, a transpiração é pouco afetada pelo déficit hídrico no solo, onde observou que, a partir deste ponto, a transpiração passou a decrescer linearmente com a redução da água disponível no solo.

Já Sinclair e Ludlow (1986) denominaram a água contida no solo que as plantas utilizam para o processo de transpiração, como Fração da Água Transpirável do Solo (FATS). No conceito da FATS, a concentração de água no solo, consumida pela planta na transpiração, está em um intervalo entre o valor do conteúdo de água no solo à capacidade de campo (umidade do solo no limite superior), quando a transpiração é potencial, e o conteúdo de água no solo, quando a transpiração da planta é igual a 10% da potencial (no limite inferior) (SINCLAIR; LUDLOW, 1986). Dentre os índices para quantificar o teor de água no solo, o conceito da FATS é o que mais se aproxima de um indicador da quantidade real de água no solo que pode ser extraída pelas plantas via transpiração (LAGO et al., 2012; SANTOS; CARLESSO, 1998; SINCLAIR; LUDLOW, 1986; SOUZA et al., 2014).

Sinclair e Ludlow (1985) caracterizam 3 estágios de hidratação das plantas associados à redução de umidade no solo (Figura 1): o estágio I, inicia quando a água está disponível livremente no solo, a planta não tem deficiência hídrica e sua condutância estomática e transpiração são potenciais (máximas), ou seja, o conteúdo de água transpirável no solo não limita a transpiração, e nesse estágio a FATS é máxima. O estágio II começa quando a FATS diminui, ou seja, o conteúdo de água transpirável no solo começa decrescer, com isso a taxa absorção de água pelas raízes não consegue atender as perdas de água por demanda da transpiração, portanto os estômatos diminuem sua condutância para manter o balanço hídrico e a turgescência celular. O estágio III ocorre quando a FATS diminuí ainda mais, nesta fase, os estômatos estão fechados e a perda de água depende da condutância de vapor da epiderme (condutância epidérmica).

Figura 1 – Representação esquemática dos três estágios de hidratação das plantas associados à redução da umidade no solo.



Fonte: (SINCLAIR; LUDLOW, 1985 adaptado por LAGO, 2011).

Na determinação e uso da FATS, são considerados os estágios I e II (SINCLAIR; LUDLOW, 1986; MUCHOW; SINCLAIR, 1991; BINDI et al., 2005). A variação da transpiração com a FATS segue uma resposta que tem duas fases (SINCLAIR; LUDLOW, 1986). Na primeira fase, a transpiração é máxima em uma faixa de valores de FATS que varia de um (solo na capacidade de campo) até começar a ocorrer redução da transpiração das plantas devido ao início do fechamento estomático, que é chamada de FATS crítica (FATS_c). Na segunda fase, a partir da FATS_c ocorre redução na transpiração com a redução na FATS até zero. Portanto, a FATS_c é um índice de interesse, pois representa a capacidade do genótipo em responder ao déficit hídrico no solo para manter balanço hídrico mais ou menos estável nas folhas (SINCLAIR; LUDLOW, 1985; SINCLAIR; LUDLOW, 1986).

2.3.2 Respostas das plantas ao déficit hídrico representado pela FATS

A FATSc, em que ocorre a redução do processo de transpiração, ocasionada pelo início do fechamento estomático como mecanismo de defesa da planta para evitar perda de água e manter a turgescência das células, foi determinada para várias culturas de importância agrícola, florícolas, frutíferas e florestais. Um trabalho pioneiro com a implantação de três experimentos utilizando esta metodologia foi realizado com feijão caupi (*Vigna unguiculata* (L.) Walp), feijão mungo (*Vigna mungo* L.), guandu (*Cajanus cajan* (L.) Millsp.) e soja (*Glycine max* L.). O primeiro experimento foi realizado no verão (fevereiro a março) quando a radiação solar e as temperaturas estavam altas e neste foram utilizadas as quatro espécies, o segundo experimento foi no outono (abril-maio) também com as quatro espécies, o terceiro experimento foi realizado no inverno (junho) e somente a soja foi utilizada. A FATSc que afetou a transpiração foi de 0,40 para o feijão mungo, guandu e soja, e 0,30 para o feijão caupi (SINCLAIR; LUDLOW, 1986).

Amir e Sinclair (1991) em estudo de modelo de simulação para cultura do trigo (*Triticum aestivum* L.) de primavera considerando os potenciais efeitos fisiológicos do déficit hídrico na produção da cultura, encontraram valor de FATSc para transpiração de 0,30. Lecoer e Sinclair (1996) verificaram que a FATSc foi de 0,55 para transpiração em um experimento com a cultura da ervilha (*Pisum sativum* L.) conduzido em casa de vegetação, com controle ambiental (20 a 30 °C e 60% de UR).

Na cultura do milho (*Zea mays* L.), Muchow e Sinclair (1991) conduziram dois experimentos em vasos na Austrália e obtiveram valor de FATSc de 0,30 para transpiração. Também para o milho, Ray e Sinclair (1997) estudaram oito híbridos de milho em três experimentos, buscando encontrar diferenças genotípicas nos valores de FATS em que a transpiração começa a ser reduzida, encontrando valores entre 0,36 e 0,60. Ray et al. (2002) estudando dois híbridos de milho em condições controladas, com quatro níveis de DPV (11, 20, 29 e 36 hPa) obtiveram valores médios de FATS crítica de 0,34 e 0,35. Langner (2018) em seu estudo de dois anos com cultivares de milho crioulo realizado em Santa Maria (RS), no primeiro ano obteve FATSc de 0,71 para as cultivares AS 1573PRO e Cinquentinha, e 0,67 para a Bico-de-ouro. Já no segundo ano, os valores obtidos foram de 0,73, 0,65 e 0,64, respectivamente, para as cultivares AS 1573PRO, Bico de ouro e Cinquentinha. Em sorgo, Gholipoor et al. (2012) selecionaram dezesseis genótipos para estudo do déficit hídrico, utilizando a metodologia da FATS. Os autores encontraram valores de FATS em que iniciou a

redução da transpiração, indicativo do início do fechamento estomático variando entre valores de 0,32 e 0,48 entre os genótipos analisados.

Para a cultura da batata, Weisz, Kaminski e Smilowitz (1994) em um estudo em casa de vegetação, encontraram valores diferentes de FATSc entre as duas cultivares de batata. Os valores obtidos foram de 0,20 e 0,36 para, para as cultivares Belrus e Katahdin, respectivamente. Lago et al. (2012) realizaram três experimentos em ambiente protegido por abrigo telado em Santa Maria (RS), dois deles com plantio na primavera (cultivo de safra), e um experimento com plantio no outono (cultivo de safrinha) obtiveram valores de FATSc de 0,39, 0,47 e 0,28 no clone Macaca e de 0,47, 0,49 e 0,33 no clone SMINIA793101-3. Segundo Souza et al. (2014), a fração de água transpirável no solo (FATS) é um método eficiente para separar diferentes clones de batata nas suas respostas ao déficit hídrico. Os autores verificaram que os clones SMINIA 02106-11 e SMINIA 00017-6 são mais tolerantes ao déficit hídrico do solo do que a cultivar Asterix em condições de radiação solar alta e baixa, e que o clone SMINIA 793101-3 é mais tolerante ao déficit hídrico do solo do que a cultivar Asterix sob alta radiação solar.

Em Mandioca, Lago et al. (2011), obtiveram valor FATSc para transpiração de 0,45 para Fécula Branca e 0,50 para Fepagro RS 13. Os autores, também, encontraram uma resposta diferente em condições de atmosfera com baixo e com alto DPV conforme a cultivar de mandioca utilizada, no que se refere à FATSc para transpiração e crescimento foliar.

Na cultura do arroz, no Iran, Davatgar et al. (2009) obtiveram valores de FATSc para transpiração de 0,46. Nesse mesmo estudo os autores constataram FATSc para transpiração diferentes entre as fases de médio perfilhamento, emborrachamento e 50% de florescimento, com valores de 0,48, 0,73 e 0,51, respectivamente. No Brasil, Heinemann, Stone e Fageria (2011) conduziram dois experimentos em casa de vegetação, com três cultivares modernas e uma tradicional de arroz de terras altas, nas fases vegetativa e reprodutiva. Nesse experimento, determinou-se um fator p (FATSc), os autores obtiveram valores maiores do fator p na fase reprodutiva do que na vegetativa, sendo que essa informação pode direcionar o programa de melhoramento para incrementar a tolerância à deficiência hídrica nas cultivares modernas de arroz de terras altas.

Na espécie ornamental crisântemo, Kelling et al. (2015) realizaram um estudo com quatro cultivares em casa de vegetação climatizada em Santa Maria (RS) e obtiveram valores de FATSc para transpiração de 0,63 para cultivar Cherie White, 0,60 para Bronze Repin, 0,53 Yoapple Valley, e 0,51 Calabria. As cultivares Cherie White e Bronze Repin foram

consideradas mais tolerantes ao déficit hídrico por fechar os estômatos antes e conservar mais a água no substrato do que as cultivares Yoapple Valley e Calabria.

Rodrigues et al. (2015) trabalharam com mudas de *Coffea canéfora*, cultivar Robusta Tropical, conduzidas em casa de vegetação no Espírito Santo, a imposição do déficit hídrico ocorreu aos 30, 60 e 90 dias após o plantio, os valores de FATSc para transpiração obtidos foram diminuindo nos três períodos de avaliação, sendo esses valores de 0,61, com início do déficit hídrico aos 30 dias, de 0,58 aos 60 dias e de 0,40 aos 90 dias, após plantio. Os autores apontam que aos 30 dias após plantio, as plantas apresentaram redução na transpiração em maior valor FATSc, indicando que a resposta do cafeeiro ao déficit hídrico de curta duração é comprometida, pois apresenta fechamento estomático assim que a umidade do solo começa a ser reduzida. Em outro estudo com (*Coffea arabica* L.) da cultivar Catucaí Vermelho 785-15, Pizetta et al. (2016) observaram que o valor de FATSc em que o cafeeiro arábica inicia a redução da transpiração foi de 0,52 e 0,44 com início do déficit hídrico aos 30 e 90 dias após o plantio das mudas, respectivamente.

Martins et al. (2008), em experimento conduzido em casa de vegetação, sem controle ambiental, nas condições de início e final de primavera, em Santa Maria (RS), com mudas de duas espécies de eucalipto (*Eucalyptus grandis* e *Eucalyptus saligna*), utilizando solo mineral, obtiveram FATSc para a transpiração de 0,90, para o *Eucalyptus grandis* Hill Ex Maiden e 0,70, para o *Eucalyptus saligna* Smith, esses valores elevados de FATSc indicam que as respectivas espécies são muito sensíveis à redução da umidade no solo e apresentam como mecanismo de defesa o fechamento estomático mais precocemente. Abreu et al. (2015) também com eucalipto obteve valores de FATSc de 0,32 no seu primeiro estudo e FATSc de 0,85 no seu segundo estudo, essa diferença de valores de FATSc provavelmente está relacionado ao aumento nos valores de DPV.

Além das variações de FATSc associadas as diferenças entre genótipos, existem autores que sugerem que podem haver variações entre diferentes estudos que poderiam ser atribuídas a fatores, como por exemplo, o tamanho dos vasos utilizados em cada estudo, o tipo de substrato, ou solo e a variações nas condições de déficit de pressão de vapor do ar (LAGO et al., 2011).

A diferença entre tamanho de vasos poderia ser atribuída ao crescimento das plantas e seu sistema radicular, onde vasos menores impedem com que a planta consiga crescer mais (PETERSON et al., 1984). Porém, Ray e Sinclair (1998) realizaram um estudo com a cultura do milho e soja para avaliar o efeito do tamanho de vasos no crescimento e na transpiração das plantas, os vasos utilizados apresentavam capacidade de 2,1, 4,1, 9,1 e 16,2 litros, os

resultados obtidos não apontaram diferenças estatísticas nos valores de FATSc para a transpiração.

Em um estudo realizado por Wahbi e Sinclair (2007) fazendo uma comparação entre solo mineral e artificial, observaram que a resposta da transpiração de arábido, milho e soja sob déficit hídrico em solos minerais (camada superficial de um solo areno-argiloso) e artificial (substrato comercial) pode ser diferente, obtiveram valores de FATSc diferentes, variando de 0,27 a 0,34 no solo mineral e 0,60 a 0,70 no solo artificial.

Quanto ao efeito do DPV sobre os valores de FATSc, Ray et al. (2002) levantaram a hipótese de que em uma condição de alto DPV as plantas apresentam uma taxa de transpiração elevada, requerendo um maior fluxo de água do solo para suprir a necessidade do processo de transpiração. Essa situação poderia acarretar uma limitação do fluxo transpiratório com um conteúdo de água no solo mais elevado, ou seja, maior FATSc. Porém, os autores realizaram um estudo com dois híbridos de milho (Pioneer 3165 e 3737) conduzidos em câmaras de crescimento sob quatro níveis de DPV (11, 20, 29 e 36 hPa), e os resultados obtidos apontaram que não teve diferença significativa na FATSc em resposta ao aumento do DPV.

Apesar da hipótese de que ocorre influência do DPV nos valores da FATSc para a transpiração não ter sido confirmada no trabalho de Ray et al. (2002), vários trabalhos demonstraram que a transpiração das culturas aumenta com o aumento do DPV. As respostas variam entre espécies e entre genótipos da mesma espécie, e que as plantas expressam características genéticas que lhes permitem mecanismos de tolerância ao déficit hídrico no solo em condição de elevado DPV, dentre estes mecanismos uma FATSc mais elevada (FLETCHER et al., 2007; KHOLOVÁ et al., 2010; SEVERSIKE et al., 2013; SINCLAIR et al., 2005; SINCLAIR; ZWIENIECKI; HOLBROOK, 2008; WHERLEY; SINCLAIR, 2009).

Uma das principais estratégias na pesquisa da cultura da soja em resposta ao déficit hídrico é identificar os genótipos que expressam maior sensibilidade estomática ao alto déficit de pressão de vapor (DPV), ou seja, aqueles que apresentam elevada FATSc, pois indica um fechamento estomático mais precoce, o que é considerado um mecanismo de conservar a água no solo e suportar uma deficiência hídrica mais prolongada. Um progresso considerável foi feito em programas de melhoramento nos EUA para identificar soja tolerante à seca com base em características de murchamento lento. A observação inicial de murcha lenta foi feita no genótipo PI 416937 (CARTER; RUFTY, 1993).

Um dos principais mecanismos do PI 416937 foi a expressão de alta sensibilidade dos estômatos ao DPV alto, no qual a transpiração foi restrita no DPV em torno de 21 hPa

(FLETCHER et al., 2007). Através da restrição da transpiração sob um DPV elevado, o efeito do déficit hídrico nos tecidos das plantas seria adiado e a água do solo seria conservada por mais tempo, isso lhes permitiria uso da água mais tarde na estação de crescimento. A conservação da água parece ser o mecanismo básico para a observação visual do atraso da murcha no PI 416937 (SINCLAIR; ZWIENIECKI; HOLBROOK, 2008).

Fletcher et al. (2007) revelaram em seu estudo que uma introdução de plantas do Japão, genótipo PI 416937, foi observada que o mesmo apresentou característica de murcha lenta, os pesquisadores compararam a resposta na taxa de transpiração a uma DPV em um ambiente controlado para quatro genótipos, o genótipo PI 416937 exibiu um ponto de limitação em sua transpiração que permaneceu constante acima de uma DPV de 21 hPa, visualmente, isso permitiu a este genótipo o atraso de sua murcha em condição de seca, isso contrastou com os outros três genótipos, que exibiram um aumento linear contínuo na taxa de transpiração com o aumento da DPV.

Estudos de Sadok e Sinclair (2009a, 2009b) confirmaram as observações anteriores de Bunce (1984) e Fletcher et al. (2007) e demonstraram que tal capacidade é provavelmente o resultado de uma condutância hidráulica limitada localizada nas folhas entre o xilema e as células-guarda. Esta descoberta foi a base de uma série de estudos posteriores com a cultura da soja em resposta ao déficit hídrico no solo.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 LOCALIZAÇÃO EXPERIMENTAL

Os experimentos foram conduzidos no interior de uma estrutura do tipo “abrigo telado” com área de aproximadamente 150 m², com as laterais de tela antiafídeos e cobertura de polietileno transparente de baixa densidade de 200 µm de espessura (Figura 2), localizada na área experimental do Departamento de Fitotecnia da Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil (latitude: 29° 43’S, longitude: 53° 43’W e altitude: 95 m). O clima da região, segundo a classificação de Köppen, é o Cfa que significa Subtropical úmido sem estação seca definida, com verões quentes (KUINCHTNER; BURIOL, 2001).

Figura 2 – Vista do abrigo telado de fora (A) e dentro (B) onde os experimentos foram conduzidos no Departamento de Fitotecnia da Universidade Federal de Santa Maria. Santa Maria, RS, 2019.



Fonte: A autora.

3.2 IMPLANTAÇÃO DOS EXPERIMENTOS

Foram realizados três experimentos com a cultura da soja em épocas distintas, cada um analisado de forma isolada. O Experimento 1 (E1) teve semeadura em 19/11/2018, o Experimento 2 (E2) em 28/12/2018 e o Experimento 3 (E3) em 9/10/2019. A utilização de diferentes épocas de semeadura objetivou abranger diferentes condições meteorológicas e verificar possíveis diferenças na resposta da transpiração e de parâmetros de crescimento e desenvolvimento das plantas sob condição de déficit hídrico. As três cultivares de soja utilizadas foram BMX GARRA IPRO com grupo de maturidade relativa (GMR) de 6,3 considerada tolerante ao déficit hídrico, DM 66I68 RSF IPRO GMR de 6,6 considerada tolerante ao excesso hídrico e indicada para solos de terras baixas e NA 5909 RG com GMR de 6,2, sendo esta última uma das mais cultivadas no estado do Rio Grande do Sul (MUNDSTOCK et al., 2017).

Foram utilizados vasos plásticos com capacidade de 8 litros preenchidos com material de solo previamente destorroado da classe textural franco (horizonte A), pertencente à unidade de mapeamento Santa Maria, classificado como de transição entre a Unidade de Mapeamento São Pedro (Argissolo Vermelho Distrófico arênico) e a Unidade de Mapeamento Santa Maria (Argissolo Bruno Acinzentado Alítico úmbrico) (STRECK et al., 2008).

As correções de acidez e adubação do solo foram realizadas conforme o resultado da análise de solo (Tabela 1) e de acordo com as recomendações técnicas para a cultura da soja (CQFS RS/SC, 2016).

Tabela 1 – Resultado da análise de solo antes da semeadura e início dos experimentos. Santa Maria, RS, 2019.

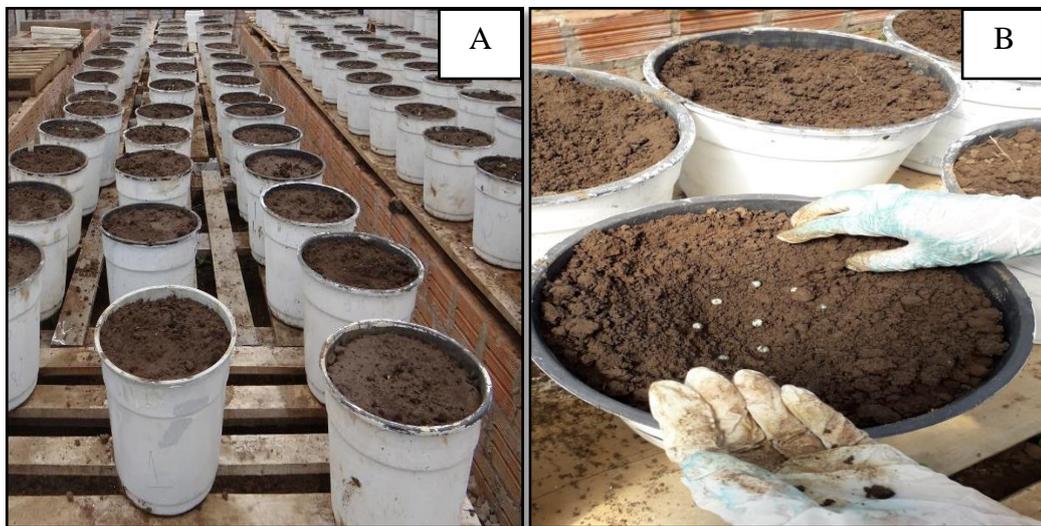
Teor de argila (%)	M.O (%)	pH em água	Índice SMP	P (mg/L)	K (mg/L)	Ca (cmolc/L)	Mg (cmolc/L)	Al (cmolc/L)	H+Al (cmolc/L)
28	2,3	5	5,5	3,9	20	3,8	1,7	1,5	7,7
CTC ef (cmolc/L)	CTC ph7 (cmolc/L)	Saturação bases (%)	Saturação Al (%)	---	---	---	---	---	---
7,2	13,4	42,6	20,8						

Fonte: A autora.

As paredes externas dos vasos foram pintadas de branco, para reduzir a absorção de radiação solar, o que aumentaria a temperatura do solo e seria uma fonte de erro experimental. Em cada experimento os vasos foram dispostos sobre uma bancada com aproximadamente 50 cm de altura em relação ao piso do abrigo telado (Figura 3A).

Nos E1 e E2 as sementes foram tratadas com o produto Standak Top, com classe agronômica de fungicida, inseticida e bacteriostático, já no E3 utilizou-se no tratamento de sementes o produto Certeza N com classe agronômica de fungicida e nematicida. Além disso, no momento da semeadura aplicou-se inoculante para fornecer o nitrogênio (N) que a soja necessita através da simbiose com a bactéria inoculada, a qual infecta as raízes da planta, via pelos radiculares, formando os nódulos e, no seu interior, ocorre o processo de Fixação Biológica do Nitrogênio (FBN) (HUNGRIA et al., 2007). Foram colocadas 10 sementes por vaso, a uma profundidade de aproximadamente 2 cm (Figura 3B).

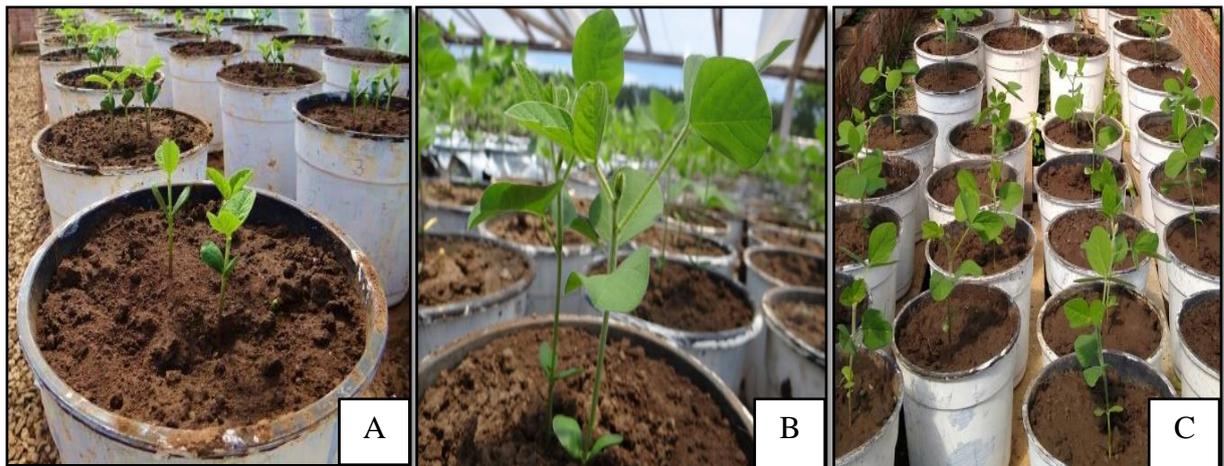
Figura 3 – Disposição dos vasos sobre as bancadas dentro do abrigo telado (A) e semeadura (B). Santa Maria, RS, 2019.



Fonte: A autora.

Após as plantas atingirem o estágio cotiledonar (Figura 4A), foi realizado um primeiro desbaste, deixando apenas duas plantas por vaso. Quando as plantas apresentaram três nós, estágio V2 (Figura 4B), foi deixada apenas uma planta por vaso (Figura 4C).

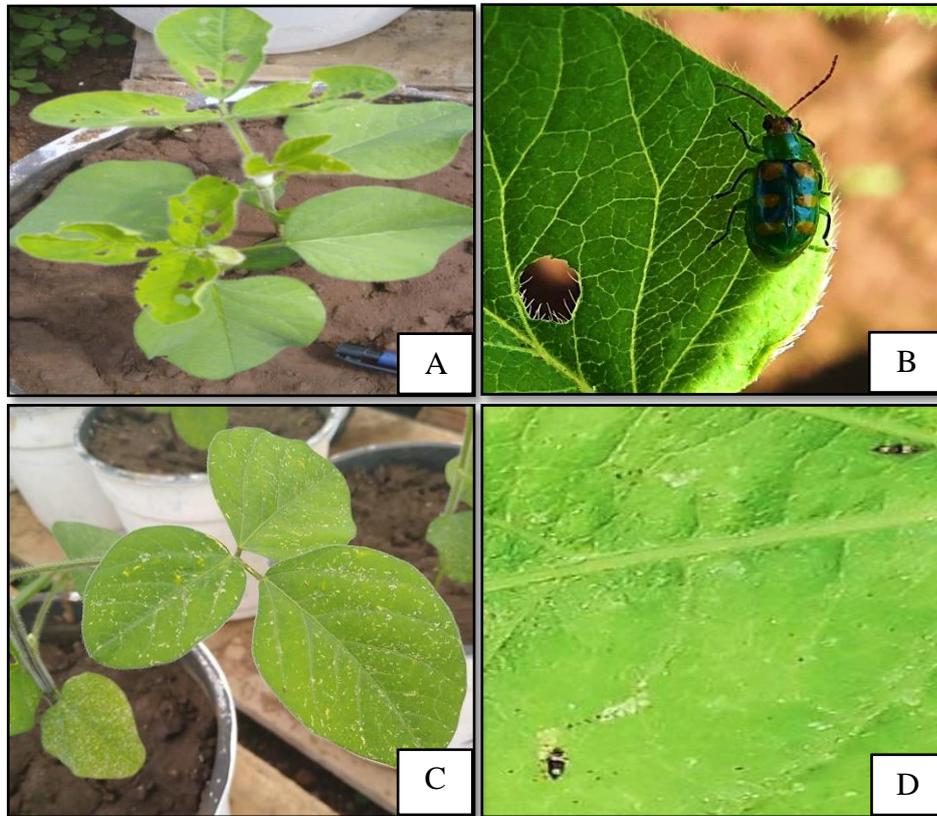
Figura 4 – Plantas em estágio cotiledonar (A), Plantas em V2 (B), vista das plantas após a seleção (C). Santa Maria, RS, 2019.



Fonte: A autora.

No E3 durante o crescimento e desenvolvimento das plantas, antes da imposição do déficit hídrico, houve dano (Figura 5A) por vaquinha (*Diabrotica speciosa*) nas folhas (Figura 5B), também se observaram pequenas manchas brancas nas folhas (Figura 5C) de algumas plantas causada por tripes (*Frankliniella schultzei*) (Figura 5D). Buscando evitar um maior nível de dano, realizou-se o tratamento fitossanitário com aplicações de inseticida de contato com princípio ativo Lambda-Cialotrina para controle de vaquinha e ingrediente ativo Clorfenapir para controle de tripes.

Figura 5 – Planta com folhas atacadas por vaquinha (A), vaquinha na folha de soja (B), folhas da soja esbranquiçadas por dano de tripes (C) e tripes na folha de soja (D). Santa Maria, RS, 2019.



Fonte: A autora.

Antes da imposição do déficit, foi realizada uma seleção das plantas quanto a sua estatura, número de nós e área foliar, selecionando-se as mais uniformes, com objetivo de evitar variação entre as plantas o que poderia influenciar nos valores de transpiração.

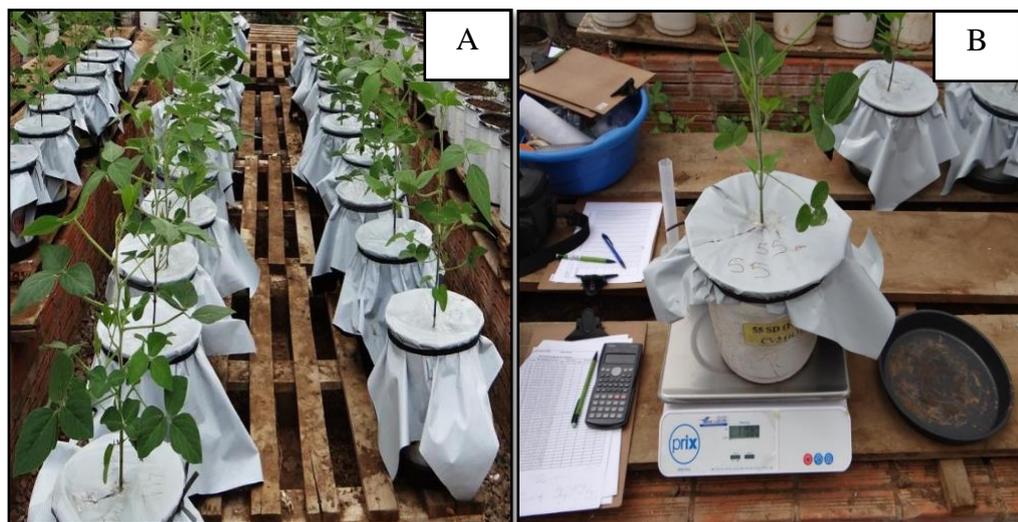
3.3 APLICAÇÃO DO DÉFICIT HÍDRICO

Durante o crescimento e desenvolvimento inicial das plantas até a aplicação do déficit hídrico não houve restrição quanto à suplementação hídrica. A aplicação déficit hídrico iniciou no dia 03/01/2019 no experimento 1 (E1), quando as plantas encontravam-se entre os estágios V7 e V9, no experimento 2 (E2) dia 04/02/2019 quando estavam entre V6 e V8, e no experimento 3 (E3) dia 19/11/2019 entre V6 e V7, conforme a escala de Fehr e Cavines (1977). A exposição das plantas ao déficit hídrico seguiu a metodologia proposta por Sinclair

e Ludlow (1986). No início de cada experimento todos os vasos foram saturados com água e deixados drenar por 24 horas com objetivo de atingirem sua capacidade de campo, após a saturação os mesmos foram cobertos com um filme plástico branco (Figura 6A), o qual foi preso ao vaso para minimizar a perda de água das plantas pela evaporação direta, uma vez que, no conceito de FATS, não é admitida nenhuma perda de água, exceto aquela transpirada pela planta (SINCLAIR; LUDLOW, 1986). Depois de completado o período de drenagem foi determinado o peso inicial de cada vaso e a partir de então foi aplicada a deficiência hídrica.

Diariamente, ao final da tarde foi determinado o peso de todos os vasos em uma balança eletrônica com capacidade de 30 kg e precisão de 5 g (Figura 6B). Logo após a pesagem, cada vaso da condição sem déficit hídrico (irrigado - IR) foi irrigado com a quantidade de água perdida pela transpiração da planta, determinada pela diferença entre o peso do vaso no dia e a peso inicial. Na condição com déficit hídrico (não irrigado - NI) as plantas não receberam água a partir da imposição do déficit hídrico até o fim do experimento.

Figura 6 – Vasos cobertos com filme plástico branco para evitar perda de água por evaporação (A) e vista da pesagem dos vasos realizada diariamente ao final da tarde (B). Santa Maria, RS, 2019.



Fonte: A autora.

Cada experimento iniciou-se 24 horas após a saturação dos vasos e encerrou-se quando todas as plantas com deficit hídrico apresentaram transpiração relativa (TR) \leq que

10% da transpiração das plantas dos vasos sem deficit hídrico. Nesse momento foi determinado o peso final. O limite de 0,1 de TR (10%) é imposto, pois se considera que abaixo dessa taxa de transpiração os estômatos estão fechados e a perda de água é devida apenas à condutância epidérmica, caracterizando-se como o estágio III da transpiração (SINCLAIR; LUDLOW, 1986).

A análise dos dados foi realizada através da comparação entre os valores de transpiração relativa (TR) e os valores de fração de água transpirável no solo (FATS) para cada vaso. A TR foi calculada pela equação de Sinclair e Ludlow (1986):

$$TR = \frac{\text{perda de água pelas plantas NI (cada vaso)}}{\text{média da perda de água das plantas IR}} \quad (1)$$

Sendo que a perda diária de água pelas não irrigadas foi obtida pela diferença entre o peso de cada vaso no dia e o peso do mesmo vaso no dia anterior, já a perda diária de água pelas plantas irrigadas foi obtida pela diferença entre o peso de cada vaso no dia e o peso do mesmo vaso no dia do início do experimento (peso inicial). Após o término de cada experimento foi calculada a FATS para cada vaso do não irrigado, em cada dia. A FATS foi calculada pela equação de Sinclair e Ludlow (1986):

$$FATS = \frac{(\text{peso de cada vaso em cada dia} - \text{peso final})}{(\text{peso inicial de cada vaso} - \text{peso final})} \quad (2)$$

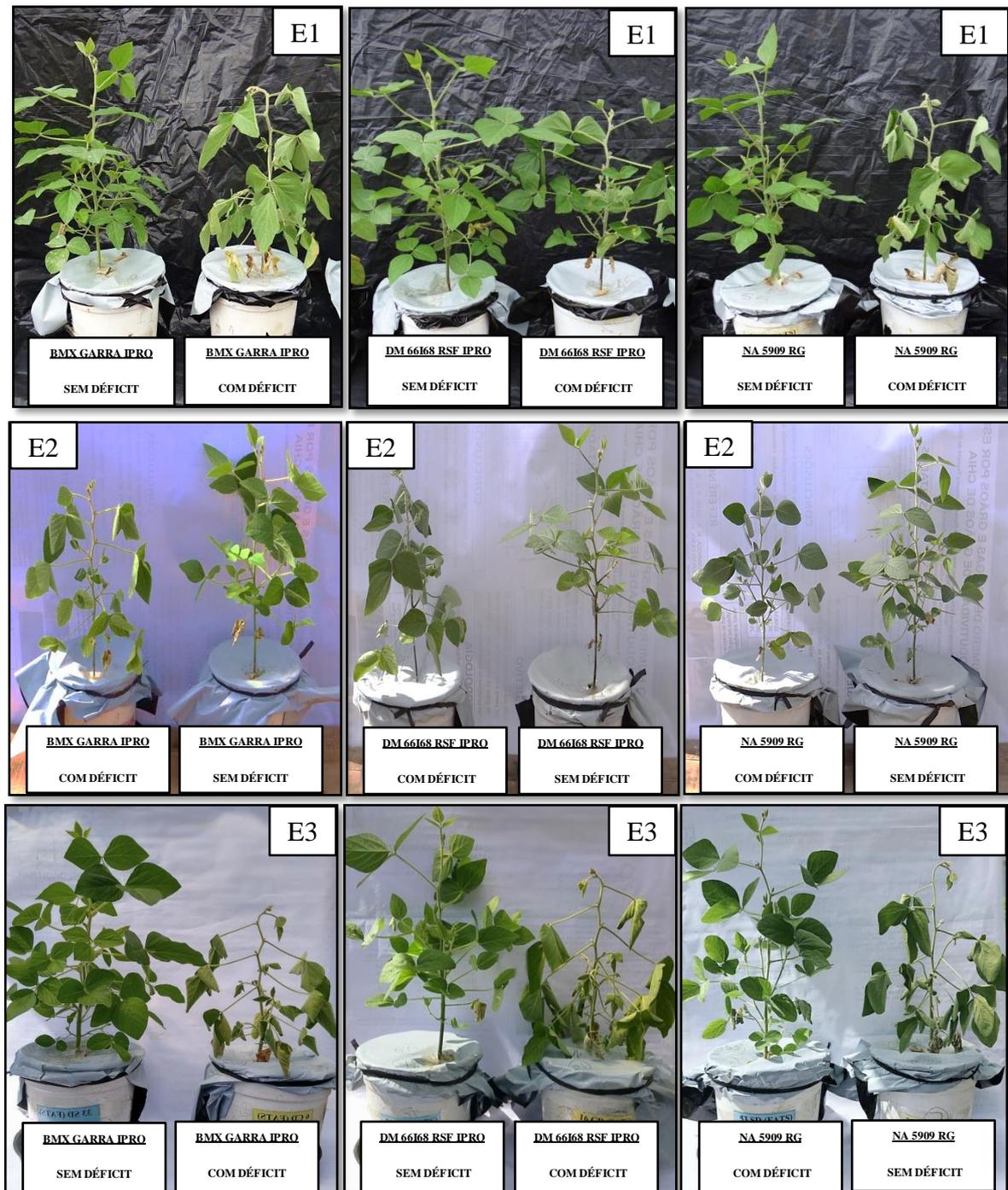
Na Tabela 2 estão as datas dos principais eventos ocorridos nos três experimentos.

Tabela 2 – Datas de semeadura, início e fim dos experimentos para cada cultivar de soja. Santa Maria, RS, 2019.

Experimento	Cultivares	Data de semeadura	Data de início	Data de fim
E1	BMX GARRA IPRO	19/11/2018	03/01/2019	19/01/2019
	DM 66I68 RSF IPRO	19/11/2018	03/01/2019	21/01/2019
	NA 5909 RG	19/11/2018	03/01/2019	23/01/2019
E2	BMX GARRA IPRO	28/12/2018	04/02/2019	21/02/2019
	DM 66I68 RSF IPRO	28/12/2018	04/02/2019	20/02/2019
	NA 5909 RG	28/12/2018	04/02/2019	22/02/2019
E3	BMX GARRA IPRO	09/10/2019	19/11/2019	07/12/2019
	DM 66I68 RSF IPRO	09/10/2019	19/11/2019	04/12/2019
	NA 5909 RG	09/10/2019	19/11/2019	03/12/2019

Na Figura 7, pode-se observar o estado das plantas de cada cultivar com déficit e sem déficit e sem déficit hídrico no final dos três experimentos com a cultura da soja.

Figura 7 – Vista das plantas com e sem déficit hídrico no encerramento dos E1, E2 e E3. Santa Maria, RS, 2019.



3.4 VÁRIAVEIS METEOROLÓGICAS

As temperaturas mínima (T_{min}) e máxima (T_{max}) diárias do ar foram medidas no decorrer da duração de cada experimento com auxílio de um aparelho termohigrógrafo data logger registrador de temperatura e umidade instalado dentro de um mini abrigo meteorológico de madeira pintado de branco e posicionado dentro do abrigo telado (Figura 8). A radiação solar global diária foi coletada da estação meteorológica automática, pertencente ao 8º Distrito de Meteorologia, localizada a aproximadamente 300 m do abrigo telado onde foram conduzidos os experimentos. Para considerar a radiação solar no interior do abrigo assumiu-se uma transmissividade da cobertura plástica de 80% e então subtraiu-se 20% para o cálculo da radiação solar global diária incidente sobre as plantas (BURIOL et al., 1995). Calculou-se o déficit de pressão de vapor do ar (DPV) às 15 horas (próximo ao DPV máximo diário) de acordo com Vianello e Alves (2012).

Figura 8 – Mini abrigo meteorológico instalado dentro do abrigo telado onde foram conduzidos os experimentos. Santa Maria, RS, 2019.



Fonte: A autora.

3.5 VÁRIAVEIS ANÁLISADAS NAS PLANTAS

3.5.1 Medições fisiológicas e de crescimento

Em cada experimento foi avaliado o número de nós (NN) através de sua contagem, a estatura das plantas (EP) (comprimento, em cm, da haste do nível do solo até a base do último nó visível) e o comprimento e a largura do folíolo central de todas as folhas de cada planta, obtendo a área foliar (AF) em cm^2 de cada folha por meio de equação de estimativa proposta por Richter et al. (2014).

No E2 foram realizadas medidas de trocas gasosas na última folha expandida das plantas (Figura 9), utilizando um analisador de trocas gasosas IRGA (Portable Photosynthesis System LICOR, Nebraska, USA), onde obteveram-se as medidas da taxa de fotossíntese máxima (A_{max}) em $\mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, condutância estomática (gs) em $\text{mol de H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ e transpiração foliar (E) em $\text{mmol de H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

Figura 9 – Avaliação de trocas gasosas no E2. Santa Maria, RS, 2019.



Fonte: A autora.

3.5.2 Matéria seca da planta e determinação do N total nas folhas

Ao fim de cada experimento as hastes e folhas das plantas foram separadas e secas em estufa com ar forçado a 65° C, até o peso constante.

Nos E1 e E2 as folhas secas em estufa foram moídas e reservadas para análise de determinação de teor de nitrogênio (N total). Foram pesados 0,200 g da amostra de folhas secas e moídas que foram submetidas à digestão sulfúrica na presença de catalisadores, em seguida, a determinação da concentração de N total foi realizada por titulação pelo método Kjeldahl (TEDESCO et al., 1995).

3.5.3 Atividade bioquímica e enzimas antioxidantes nas folhas

Nos E1 e E2 foram realizadas análises bioquímicas e atividades de enzimas antioxidantes nas folhas das plantas. Em cada experimento foram coletadas cinco folhas de cada planta (em média 1 folíolo de cada trifólio das folhas mais novas). Os mesmos foram colocados em envelopes de papel alumínio que foram imediatamente congelados em nitrogênio líquido e armazenados em ultrafreezer em temperatura de -84°C.

3.5.3.1 *Peróxido de hidrogênio (H₂O₂)*

O conteúdo de peróxido de hidrogênio (H₂O₂) foi determinado de acordo com Loreto e Velikova (2001). Para isso, 0,3 g do material vegetal foram homogeneizados em 3,0 mL de ácido tricloroacético (TCA) 0,1% (p/v). Posteriormente, o homogeneizado foi centrifugado à 12.000 g por 15 min à 4°C, após isso 0,5 mL do sobrenadante foi adicionado em 0,5 mL de tampão fosfato de potássio (10 mM) (pH 7,0) e 1 mL de KI (1 mol L⁻¹). As leituras foram realizadas em espectrofotômetro (Bel Photonics, 1105, Brasil) à 390 nm. A concentração de H₂O₂ foi expressa como µmol g⁻¹ peso fresco.

3.5.3.2 *Peroxidação lipídica*

A peroxidação de lipídios de membrana foi estimada seguindo o método de El-Moshaty et al. (1993), de acordo com o acúmulo de malondialdeído (MDA), como produto final da peroxidação lipídica. Amostras frescas das folhas (0,5 g) foram maceradas em

nitrogênio líquido e homogeneizadas em 20 mL de 0,2 M de tampão fosfato citrato (TFK) (pH 6,5).

As amostras foram centrifugadas em centrífuga refrigerada à 4°C durante 15 min em 20000 g. Para a determinação de substâncias reativas ao ácido tiobarbitúrico (TBARS) foram coletadas alíquotas de 1,0 mL do sobrenadante ao qual foi adicionado um volume igual de ácido tiobarbitúrico (TBA) 0,5% (p/v) e ácido tricloroacético (TCA) 20% (p/v), sendo posteriormente incubadas em banho-maria à 95 °C durante 40 min, a reação foi paralisada em banho de gelo por 15 min. Após, as amostras foram centrifugadas à 10000 g durante 5 min. Em seguida, a absorbância do sobrenadante foi lida a 532 e 600 nm (para corrigir a turbidez não específica) em espectrofotômetro (Bel Photonics, 1105, Brasil). A peroxidação lipídica foi expressa como nmol MDA mg⁻¹ de proteína.

3.5.3.3 Atividade da enzima superóxido dismutase (SOD)

Primeiramente, 0,5 g de material vegetal foi pesado e homogeneizado em 3 mL da solução tampão de fosfato de sódio 0,05 mol L⁻¹ (pH 7,8), incluindo 1 mM de ácido etilenodiamino tetra-acético (EDTA) e 0,5% Triton X100. O extrato homogeneizado foi centrifugado à 13000 g durante 20 min à 4 °C. O sobrenadante foi utilizado para a determinação da atividade enzimática e conteúdo proteico (BRADFORD, 1976; ZHU et al., 2004)

A atividade das SOD foi avaliada de acordo com o método espectrofotométrico descrito por Giannopolitis e Ries (1977). Para a reação, adicionaram-se em tubos de ensaio 3 mL do mix contendo solução tampão de fosfato de potássio (50 mM pH 7,8), metionina (13 mM), EDTA (0,1 µM), nitrobluetetrazólio (75 µM), riboflavina (2 µM) e extrato enzimático (100 µL). A produção fotoquímica da formazana azul a partir do teste do nitroazul de tetrazólio (NBT) foi monitorada pelo incremento da absorbância a 560 nm. A reação foi realizada em tubos de ensaio a 25°C, dentro de uma câmara de reação sob iluminação de uma lâmpada fluorescente de 15 W. Como controle, tubos com a mistura de reação foram mantidos no escuro.

A reação teve início ligando-se a luz e após 15 minutos de iluminação, a reação foi paralisada, desligando-se a luz. Uma unidade de atividade enzimática de SOD foi definida como a quantidade de enzima necessária para obter 50% de inibição da redução do NBT pela SOD contida no extrato enzimático (BEAUCHAMP; FRIDOVICH, 1971). No ensaio, a

riboflavina fotoquimicamente excitada é reduzida pela metionina em semiquinona, que doa um elétron ao oxigênio, formando o radical superóxido que por sua vez converte NBT em formazana azul. A atividade foi determinada pelo cálculo da quantidade de extrato que inibe 50% da reação de NBT e expressa em unidade de enzima por mg de proteína ($U\ mg^{-1}$ proteína).

3.5.3.4 Atividade da enzima guaiacol peroxidase (POD)

Atividade da enzima guaiacol peroxidase (POD) foi determinada segundo Zeraik et al. (2008), utilizando-se o guaiacol como substrato. A mistura de reação continha 1,0 mL de tampão fosfato de potássio (100 mM, pH 6,5), 1,0 mL de guaiacol (15 mM) e 1,0 mL de H_2O_2 (3 mM). Após homogeneização, foi adicionado 50 μ L do extrato da planta a esta solução. A atividade da enzima foi medida através da oxidação do guaiacol a tetraguaiacol através do aumento na absorbância a 470 nm. Os resultados foram expressos em unidade de enzima por mg de proteína ($U\ mg^{-1}$ proteína). Para o cálculo, foi utilizado o coeficiente de extinção molar de $26,6\ mM^{-1}\ cm^{-1}$. O método de Bradford (1976) foi utilizado para determinação da concentração total de proteína.

3.6 NORMALIZAÇÃO DE VARIÁVEIS DE TR E AJUSTE DE DADOS À EQUAÇÃO LOGÍSTICA

A variável TR foi submetida a duas normalizações. A primeira normalização (TR1) foi realizada para ficarem entre valores de 0 a 1 e a segunda normalização (TR2) para reduzir as variações entre plantas, causadas por diferenças no tamanho das plantas e nas condições microambientais. Para a segunda normalização encontrou-se um valor de FATS acima do qual a TR foi constante em todas as plantas, que neste estudo foi uma FATS de 0,6. Após calculou-se, para cada planta, a média dos valores de TR com FATS igual ou maior que 0,6 e todas as estimativas iniciais de TR foram divididas por estas médias (LECOEUR; SINCLAIR, 1996; RAY; SINCLAIR, 1997; SINCLAIR; LUDLOW, 1986). A segunda normalização é representada pela seguinte equação:

$$TR2 = TR1 / TR1\ \text{média dos dias com FATS igual ou maior que } 0,6 \quad (3)$$

Os dados de TR, após passarem pela segunda normalização, foram plotados em função da FATS e a eles foi ajustada a equação logística do tipo:

$$Y = 1/\{1 + \exp[-a(X - b)]\} \quad (4)$$

Em que Y é a variável dependente (TR), X é a FATS e “a” e “b” são coeficientes empíricos os quais foram estimados por análise de regressão não-linear em SAS (Statistical Analysis System) (LECOEUR; SINCLAIR, 1996; RAY; SINCLAIR, 1997; SINCLAIR; LUDLOW, 1986). Os valores de FATS crítica para TR foram estimados pela equação logística como sendo o valor da FATS quando a TR foi de 0,95 (SINCLAIR; LUDLOW, 1986; LAGO et al., 2012).

3.7 DELINEAMENTO EXPERIMENTAL E ANÁLISE ESTATÍSTICA

Em cada experimento foi utilizado o delineamento inteiramente casualizado, em arranjo bifatorial 3x2, tendo-se como fator A as três cultivares de soja (três níveis) e como fator B os regimes hídricos (dois níveis), irrigado - IR, e não irrigado - NI. Os dados das variáveis obtidas nas plantas foram analisados por meio de ANOVA utilizando o software SISVAR versão 5.6. As médias foram comparadas pelo teste de Skott knott ao nível de 5% de significância de erro ($p < 0,05$).

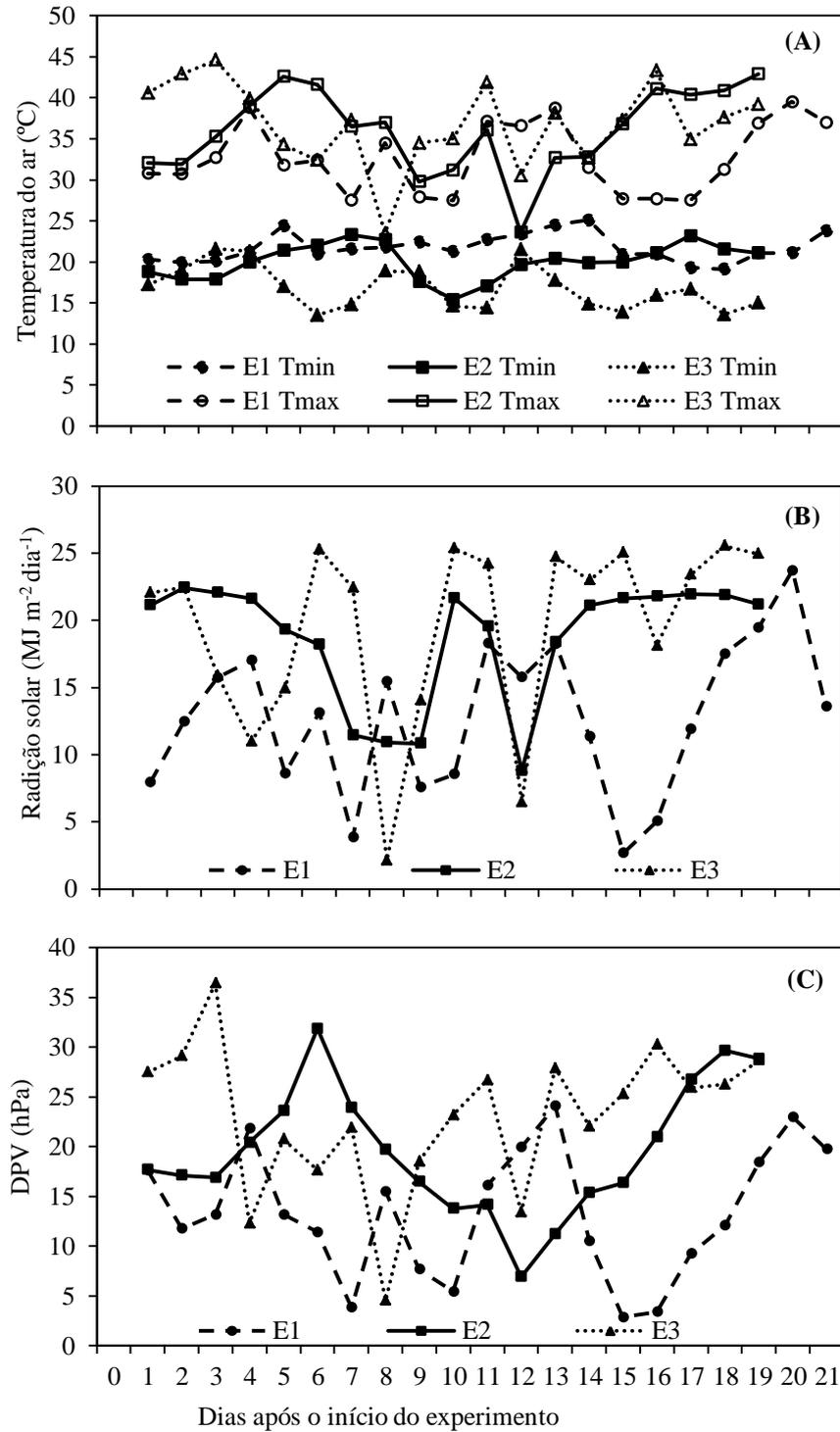
4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 VÁRIAVEIS METEOROLÓGICAS

Os três experimentos foram realizados em épocas diferentes, o que propiciou distintas condições meteorológicas durante cada experimento (Figura 10). As médias das temperaturas mínimas e máximas do ar foram, respectivamente, no E1 21,7 e 32,6 °C e no E2 20,0 e 36,0 °C e no E3 16,8 e 36,8°C (Figura 10A). A densidade de fluxo de radiação solar global diária incidente no interior do abrigo telado foi maior nos E3 e E2 do que no E1, tendo-se verificado média de 19,5, 18,7 e 12,7 MJ m⁻² dia⁻¹, respectivamente (Figura 10B). O déficit de pressão de vapor (DPV) às 15 horas apresentou valor médio de 13,3 hPa no E1, inferior ao observado nos E3 e E2 que apresentaram valores médio de respectivamente 23,0 e 19,56 hPa (Figura 10C).

O número de dias em que o DPV foi elevado (DPV às 15 horas maior do que 15 hPa) foi maior no E3 (16/19= 84%) e E2 (15/19 = 79%) do que no E1 (9/21 = 43%) (Figura 10C). Com base nesses resultados, as diferenças nas condições meteorológicas durante cada experimento resultou em menor duração do E3 e E2 (19 dias), do que o E1 (21 dias). A menor duração dos E3 e E2 é atribuída aos maiores valores de temperatura do ar, densidade de fluxo de radiação solar global diária incidente e de maior DPV, o que resultou em experimentos sujeitos a maior demanda evaporativa do ar.

Figura 10 – Temperaturas mínima (Tmin) e máxima (Tmax) diárias do ar (A), densidade de fluxo de radiação solar global diária incidente estimada no interior do abrigo telado (B), e déficit de pressão de vapor do ar (DPV) diário às 15 horas (C) durante três experimentos com a cultura da soja com início de aplicação do déficit hídrico em 03/01/2019 (E1), 04/02/2019 (E2) e 19/11/2019 (E3). Santa Maria, RS, 2019.

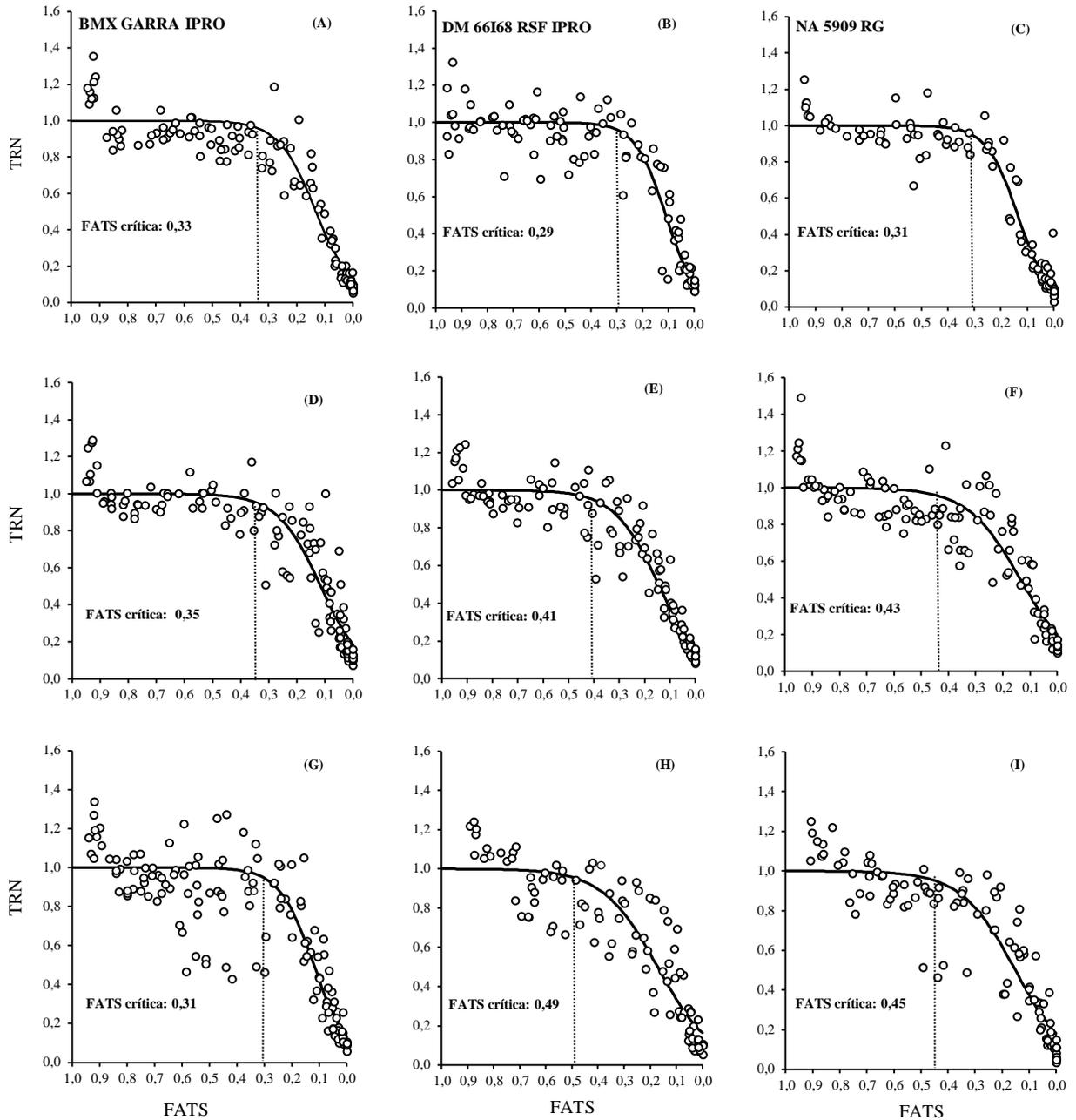


4.2 FATS CRÍTICA

As relações da transpiração relativa normalizada (TRN) com a FATS para as três cultivares de soja em cada experimento são apresentadas na figura 11. Os valores de FATS_c estimada, em que a transpiração começa a ser afetada, a qual é indicativo do início do fechamento estomático, foi de 0,33, 0,29 e 0,31, respectivamente, para a cultivar BMX GARRA, DM 66I68 e NA 5909 no E1. No E2 os valores obtidos foram de 0,35, 0,41 e 0,43 e no E3 0,31, 0,49 e 0,45, respectivamente, para a cultivar BMX GARRA, DM 66I68 e NA 5909. No E1 que se caracterizou por menor DPV e densidade de fluxo de radiação solar global diária, observa-se que o valor de FATS_c obtido não teve grande variação entre as cultivares, porém no E2 e E3 onde houve um maior DPV e intensidade de radiação solar o comportamento das cultivares mostrou uma maior variabilidade.

A cultivar BMX GARRA que é considerada como tolerante ao déficit hídrico apresentou pouca diferença nos valores de FATS_c entre os três estudos, isso evidencia que independente da condição meteorológica ela mantém os estômatos abertos por mais tempo. As cultivares DM 66I68 e NA 5909 demonstraram ser mais sensíveis quanto ao fechamento estomático, apresentando um mecanismo de controle estomático mais eficiente, conservando água no solo por mais tempo, pois a FATS_c foi maior. De acordo com Muchow e Sinclair (1991), isso pode ser uma estratégia da planta para conservar a água no solo e suportar uma deficiência hídrica mais prolongada, principalmente em E2 e E3, que foram as épocas com maior DPV. Esse fato poderia explicar o motivo da DM 66I68 ser uma cultivar indicada para terras baixas, pois apresenta bom desempenho nestes solos, os quais vão rapidamente do excesso para o déficit hídrico, pois são solos rasos. Já a cultivar NA 5909 é uma das mais cultivadas no RS, tendo uma boa estabilidade de produção mesmo com a frequente condição de variabilidade climática, levando a períodos de estiagem.

Figura 11 – Transpiração relativa normalizada (TRN) em função da fração de água transpirável no solo (FATS) para as três cultivares de soja BMX GARRA IPRO, DM 66I68 RSF IPRO e NA 5909 RG cultivadas em abrigo telado em três experimentos com início de aplicação do déficit hídrico em 03/01/2019 (E1), 04/02/2019 (E2) e 19/11/2019 (E3). (A), (B) e (C) são referentes à E1, (D), (E) e (F) são referentes à E2 e (G), (H) e (I) são referentes à E3. Santa Maria, RS, 2019.



FATS crítica= fração de água transpirável no solo em que começa a redução da transpiração das plantas devido ao início do fechamento estomático.

As equações logísticas para estimativa da FATSc de cada cultivar em cada experimento são apresentadas na Tabela 3.

Tabela 3 – Equações logísticas para estimar a FATSc crítica para as três cultivares de soja BMX GARRA IPRO, DM 66I68 RSF IPRO e NA 5909 RG cultivadas em abrigo telado em três experimentos com início de aplicação do déficit hídrico em 03/01/2019 (E1), 04/02/2019 (E2) e 19/11/2019 (E3). Santa Maria, RS, 2019.

Cultivares	Experimentos
	E1
BMX GARRA IPRO	TRN =1/(1+exp(-15,09934*(FATS-0,131038)))
DM 66I68 RSF IPRO	TRN =1/(1+exp(-16,87052*(FATS -0,10956)))
NA 5909 RG	TRN =1/(1+exp(-16,86355*(FATS -0,13443)))
	E2
BMX GARRA IPRO	TRN =1/(1+exp(-12,93828*(FATS -0,114741)))
DM 66I68 RSF IPRO	TRN =1/(1+exp(-11,350271*(FATS -0,145054)))
NA 5909 RG	TRN =1/(1+exp(-10,22216*(FATS -0,13488)))
	E3
BMX GARRA IPRO	TRN =1/(1+exp(-15.87976*(FATS -0,118689)))
DM 66I68 RSF IPRO	TRN =1/(1+exp(-9,49743*(FATS -0,171831)))
NA 5909 RG	TRN =1/(1+exp(-9,971989*(FATS -0,150891)))

FATS= fração de água transpirável no solo. TRN= transpiração relativa normalizada.

Diversas características de plantas têm sido sugeridas para melhorar os efeitos do déficit hídrico no rendimento das culturas. Uma resposta quantitativa através de vários anos e localização é necessária porque muitas características que poderiam ser benéficas em anos secos também podem ser prejudiciais em anos úmidos. Esta análise foi realizada em um estudo de simulação para cultura da soja realizado nos EUA para 50 anos de dados meteorológicos em 2655 locais. Utilizou-se um modelo robusto de simulação do desenvolvimento e crescimento para quantificar as mudanças na produtividade. A característica de conservação da água pela diminuição precoce da condutância dos estômatos com a secagem do solo, através de uma elevada FATSc resultou em aumentos de rendimento em muitos locais em 70% ou mais dos anos (SINCLAIR et al., 2010).

A utilização dos valores de FATSc como indicativo de tolerância ao déficit hídrico vem sendo muito utilizada por fisiologistas em programas de melhoramento genético na soja nos EUA. Além disso, o estudo da transpiração em função de diferentes condições de DPV feito por Fletcher et al. (2007) revelaram que em uma introdução de plantas do Japão, PI 416937, foi observada uma murcha lenta no campo, exibindo uma limitação em sua TR que

permaneceu constante acima de uma DPV de 21 hPa, enfatizando a influencia da DPV na transpiração das plantas.

Os valores de FATSc obtidos neste estudo estão próximos aos encontrados na literatura para cultura da soja. Em um estudo clássico realizado por Sinclair e Ludlow (1986) obtiveram valor de FATSc de 0,40. Durante os experimentos com a cultura da soja, um padrão de declínio na taxa de transpiração normalizada foi observado com um valor de FATSc para todos os genótipos na faixa de 0,27 a 0,43 (KING et al., 2009; SADOK et al., 2012).

Em um estudo de Bagherzadi et al. (2017) com a cultura da soja genótipo PI 471938 foram realizadas avaliações de características deste genótipo relacionadas à água para explicar seu murchamento lento. Os valores de FATSc obtidos foram de 0,27 no experimento em casa de vegetação e 0,39 no experimento da câmara de crescimento. No entanto, um estudo realizado por Riar et al. (2018) encontrou um valor de FATSc de 0,51 para o genótipo N05-UGA-889, sendo este significativamente maior em comparação com todos os outros genótipos analisados. Os autores enfatizaram que um limiar tão alto não foi identificado anteriormente na cultura da soja, isso oferece a possibilidade de conservação da água com a secagem do solo e a expressão fenotípica do murchamento lento. Porém, não foi realizado um teste repetido de N05-UGA-889, o que seria necessário antes de considerar esse genótipo mais tolerante ao déficit hídrico que os demais.

É importante salientar que nesta pesquisa, no E3 a cultivar DM 66I68 apresentou uma FATSc de 0,49 sendo este valor mais alto que os demais, o que é um indicativo para deixar em aberto a necessidade de realização de outras pesquisas testando o comportamento desta cultivar.

4.3 MEDIÇÕES FISIOLÓGICAS E DE CRESCIMENTO

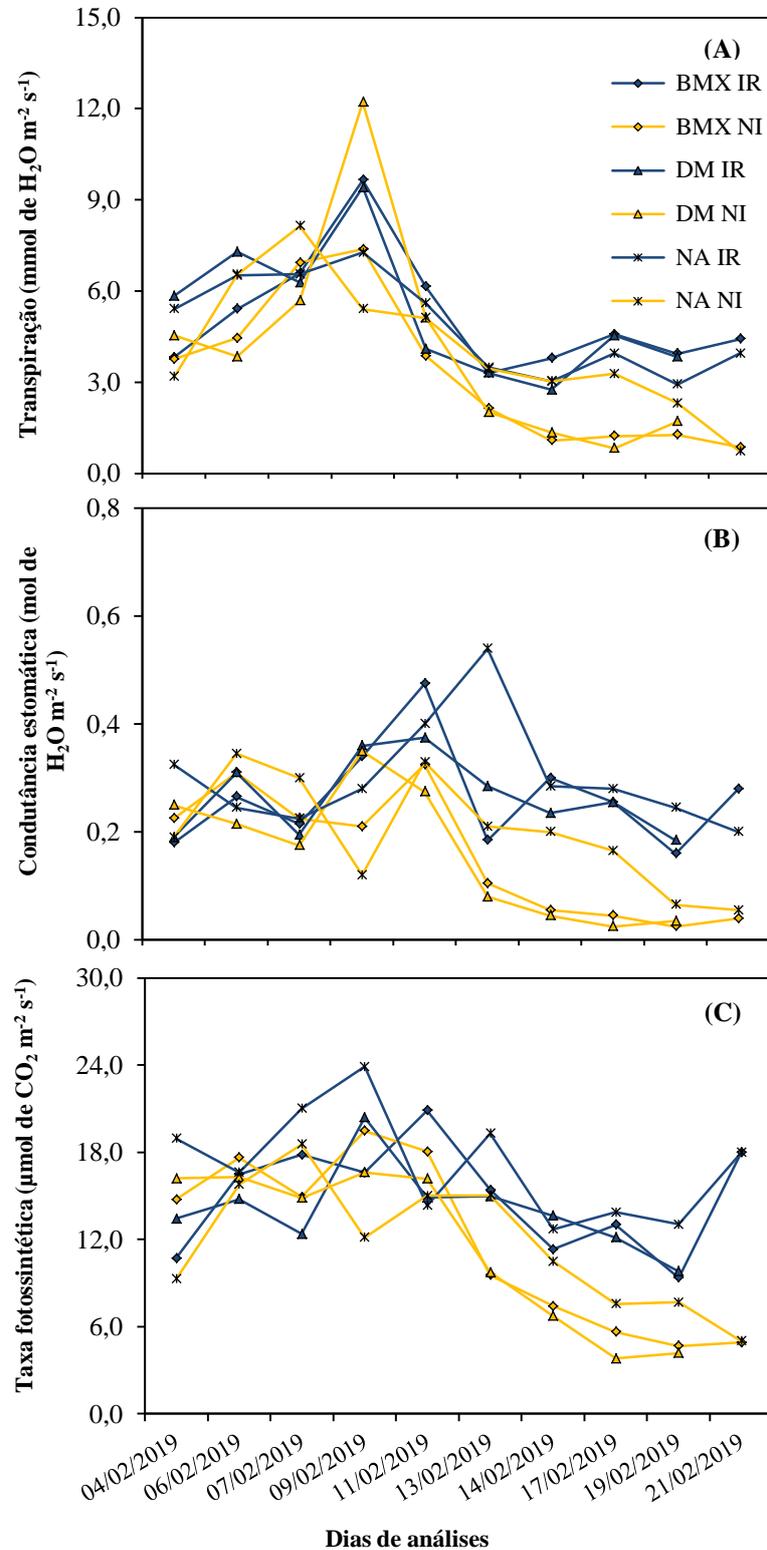
As medidas de trocas gasosas (Figura 12) realizadas no E2 indicaram que a partir de 7 dias após a imposição do déficit hídrico (11/02/2019) as plantas NI das três cultivares apresentaram redução na condutância estomática (gs), transpiração (E) e taxa fotossintética (Amax), evidenciando o efeito negativo do déficit hídrico nas variáveis fisiológicas das plantas, com o avanço do déficit hídrico.

No último dia de avaliação da transpiração das plantas (Figura 12A) as plantas NI da cultivar BMX GARRA apresentaram um decréscimo de aproximadamente 80% em comparação com as plantas mantidas irrigadas, já na DM 66I68 a redução foi de

aproximadamente 55%, a cultivar NA 5909 apresentou redução de 81,77%. Observa-se que no último dia de leitura, os valores de g_s (Figura 12B) chegam a ser bem próximos de zero nas plantas NI das três cultivares avaliadas, reduzindo 85% nas plantas NI da cultivar BMX GARRA, na DM 66I68 a redução foi de 78% e na cultivar NA 5909 houve decréscimo de 70%.

Já a A_{max} (Figura 12C) nessas plantas NI conseguiu se manter em taxas entre 4,0 e 6,0 $\mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ no último dia de leitura. O déficit não foi tão severo ao ponto de zerar sua taxa fotossintética, enquanto que as plantas IR mantiveram suas atividades fisiológicas em taxas mais elevadas com percentuais de 72,75%, 57,39% e 71,92, respectivamente, para cultivar BMX GARRA, DM 66I68 e NA 5909.

Figura 12 – Transpiração (A), condutância estomática (B) e taxa fotossintética (C) em três cultivares de soja BMX GARRA IPRO, DM 66I68 RSF IPRO e NA 5909 RG cultivadas em abrigo telado em experimento com início de aplicação do déficit hídrico em 04/02/2019 (E2). Santa Maria, RS, 2019.



BMX= Cultivar BMX GARRA IPRO. DM= Cultivar DM 66I68 RSF IPRO. NA= Cultivar NA 5909 RG. IR= irrigado. NI= não irrigado.

A redução nas trocas gasosas observadas neste estudo, principalmente no fechamento estomático é um mecanismo de resposta das plantas à condição de déficit hídrico, uma vez que reduziu a transpiração. Essa resposta visa minimizar a perda de água nas folhas, porém, esse fechamento estomático, além de afetar a difusão do dióxido de carbono atmosférico utilizado na fotossíntese, também pode promover um aquecimento excessivo das folhas, devido à redução do esfriamento evaporativo (GOLÇALVES; LORENZI, 2011; TAIZ et al., 2017).

Castro et al. (2019) observaram que as trocas gasosas foram afetadas em diferentes cultivares de soja submetidas ao déficit hídrico, com uma redução na taxa fotossintética, condutância estomática e transpiração das plantas. Mutava et al. (2014), em um estudo realizado nos EUA, utilizando quatro genótipos contrastantes de soja submetidos a seca, também encontraram resultados semelhantes ao deste estudo, onde observaram redução da condutância estomática nas plantas condicionadas ao déficit hídrico. O estudo também revelou que diferentes mecanismos contribuem para a redução da fotossíntese líquida sob déficit hídrico, sendo o ácido abscísico (ABA) e condutância estomática os principais responsáveis.

Para as variáveis estatura e número de nós (Tabela 4) observa-se que ao fim dos experimentos tanto em E1 quanto em E2 e E3 não houve diferença significativa na interação dos fatores (cultivares x regimes hídricos), ou seja, o comportamento de um fator independe da variação (ausência ou presença) de outro fator. Porém, houve significância ($p < 0,05$) nos fatores isolados, onde entre os regimes hídricos as plantas NI apresentaram redução em estatura comparadas as IR nos três experimentos avaliados, o número de nós destas plantas foi inferior aquelas sem restrição na suplementação hídrica. Na área foliar (Tabela 4) a interação foi não significativa, isso evidencia que os fatores são independentes, porém houve significância ($p < 0,05$) no fator isolado regimes hídricos tanto no E1 como em E2 e E3, onde as plantas NI apresentaram, respectivamente, reduções de 45,0%, 37,8% e 38,1% em sua área foliar, comparadas as plantas IR.

Tabela 4 – Estatura, número de nós e área foliar para três cultivares de soja BMX GARRA IPRO, DM 66I68 RSF IPRO e NA 5909 RG cultivadas em abrigo telado em três experimentos com início de aplicação do déficit hídrico em 03/01/2019 (E1), 04/02/2019 (E2) e 19/11/2019 (E3). Santa Maria, RS, 2019.

Cultivares	E1		Média	E2		Média	E3		Média
	Regime hídrico			Regime hídrico			Regime hídrico		
	IR	NI	IR	NI	IR	NI			
Estatura (cm)									
BMX	47,6	39,6	43,6 B	45,6	36,9	41,3 B	45,1	38,1	41,6 B
DM	49,7	38,4	44,0 B	43,0	38,4	40,6 B	44,3	38,7	41,5 B
NA	55,5	43,2	49,4 A	49,1	41,2	45,1 A	46,6	40,5	43,5 A
Média	50,9 a	40,4 b		45,9 a	38,9 b		45,3 a	39,1 b	
CV (%)		9,8			8,2			5,1	
Número de nós									
BMX	14,9	12,5	13,7 A	14,0	12,4	13,2 A	11,6	10,6	11,1 A
DM	14,8	12,8	13,8 A	13,1	12,0	12,6 B	11	10,0	10,5 B
NA	13,9	12,0	12, B	13,4	11,9	12,6 B	11	9,9	10,5 B
Média	14,9 a	12,5 b		13,5 a	12,1 b		11,2 a	10,2 b	
CV (%)		3,8			4,3			4,0	
Área foliar (cm²)									
BMX	2488,4	1487,0	1987,7	1523,7	963,1	1243,4	1265,9	838,8	1052,4
DM	2380,7	1274,5	1827,6	1409,6	893,5	1151,5	1470,1	900,3	1185,2
NA	2373,9	1218,5	1796,2	1409,5	843,6	1126,5	1440,9	847,6	1144,3
Média	2414,3 a	1326,7 b		1447,6 a	900,0 b		1392,3 a	862,2 b	
CV (%)		19,3			14,0			20,8	

As médias seguidas pelas mesmas letras minúsculas nas linhas e letras maiúsculas nas colunas não são diferentes (teste de Scott knott, $p < 0,05$). CV= coeficiente de variação. BMX= Cultivar BMX GARRA IPRO. DM= Cultivar DM 66I68 RSF IPRO. NA= Cultivar NA 5909 RG. IR= irrigado. NI= não irrigado.

A estatura da planta e o número de nós são importantes parâmetros agrônômicos na cultura da soja que apresentam correlações com características de floração e maturidade, ou seja, refletem diretamente na produtividade e adaptabilidade da espécie (MUNDSTOCK; THOMAS, 2005). Os resultados deste estudo mostraram que nos três experimentos a cultivar NA 5909 apresentou maior estatura, porém o seu número de nós não foi maior que nas demais cultivares, o que pode ser atribuído a característica genética da planta em apresentar entrenós mais longos. As plantas sob déficit hídrico apresentaram decréscimos em estatura e número de nós, resultados semelhantes foram obtidos por Castro et al. (2019).

A redução da área foliar nas plantas NI nos E1, E2 e E3 evidencia o efeito negativo que o déficit hídrico acarreta nas plantas. O déficit hídrico é resultado do decréscimo do conteúdo de água na planta, que ocorre quando a absorção de água é menor que a transpiração da planta, nessa condição as células contraem-se, tornando as paredes flácidas, com isso a pressão de turgor nas células vai sendo reduzida, conseqüentemente os processos que dependem de turgor celular, como expansão foliar são afetados (TAIZ et al., 2017).

4.4 MATÉRIA SECA DAS FOLHAS E TEOR DE NITROGÊNIO

Assim como para área foliar, os valores de matéria seca da haste (Tabela 5) foram significativos apenas para os regimes hídricos nos E1 e E2, com decréscimos de 45,7% e 42,1%, respectivamente, nas plantas NI em relação as IR. Entre as cultivares, independente da condição hídrica o comportamento foi bem semelhante, porém no E3 além da diferença significativa entre os regimes hídricos, observou-se uma significância entre as cultivares, onde a cultivar BMX GARRA apresentou um menor acúmulo de matéria seca da haste.

A matéria seca das folhas (Tabela 5) no E1 e E3 expressou diferença significativa apenas no fator isolado regime hídrico, com redução de 48,3% e 43,3% desta variável nas plantas com restrição hídrica, respectivamente em E1 e E3, e não houve diferença significativa entre as cultivares para este parâmetro. Já no E2 a ANOVA indicou significância ($p < 0,05$) na interação entre os fatores regimes hídricos x cultivares, onde a cultivar NA 5909 foi a que exibiu maior redução da matéria seca das folhas (48,4%) nas plantas submetidas ao déficit hídrico, enquanto a BMX GARRA reduziu (45,7%) e a DM 66I68 (31,4%).

Tabela 5 – Matéria seca de hastes, folhas e conteúdo de nitrogênio total em folhas de três cultivares de soja BMX GARRA IPRO, DM 66I68 RSF IPRO e NA 5909 RG cultivadas em abrigo telado em três experimentos com início de aplicação do déficit hídrico em 03/01/2019 (E1), 04/02/2019 (E2) e 19/11/2019 (E3). Santa Maria, RS, 2019.

Cultivares	E1		Média	E2		Média	E3		Média
	Regime hídrico			Regime hídrico			Regime hídrico		
	IR	NI		IR	NI		IR	NI	
Matéria seca de hastes (g)									
BMX	7,9	4,3	6,1	5,6	3,1	4,4	4,6	3,3	3,9 B
DM	8,1	4,6	6,4	5,5	3,7	4,6	5,9	4,2	5,1 A
NA	8,2	4,4	6,3	5,9	3,1	4,5	6,5	3,7	5,1 A
Média	8,1 a	4,4 b		5,7 a	3,3 b		5,7 a	3,7 b	
CV (%)		16,3			12,3			18,6	
Matéria seca de folhas (g)									
BMX	9,2	4,8	7,0	7,0 aA	3,8 bA	5,4	6,2	3,6	4,9
DM	8,4	4,4	6,4	5,4 aB	3,7 bA	4,6	6,7	4,0	5,3
NA	9,3	4,6	6,9	6,6 aA	3,4 bA	5,0	7,0	3,7	5,4
Média	8,9 a	4,6 b		6,3	3,6		6,6 a	3,8 b	
CV (%)		14,9			12,4			16,7	
Conteúdo de N total em folhas (g kg⁻¹)									
BMX	32,1	25,3	28,7	33,6	21,1	26,7 B	---	---	---
DM	30,8	24,3	27,6	30,6	22,9	27,3 B	---	---	---
NA	29,3	24,1	26,7	37,3	25,0	31,1 A	---	---	---
Média	30,7 a	24,5 b		33,8 a	23,0 b		---	---	---
CV (%)		9,5			9,6				

As médias seguidas pelas mesmas letras minúsculas nas linhas e letras maiúsculas nas colunas não são diferentes (teste de Scott knott, $p < 0,05$). CV = coeficiente de variação. BMX= Cultivar BMX GARRA IPRO. DM= Cultivar DM 66I68 RSF IPRO. NA= Cultivar NA 5909 RG. IR= irrigado. NI= não irrigado.

--- Em E3 não foi determinado o conteúdo de N total em folhas.

O déficit hídrico afeta o acúmulo e a partição da matéria seca, o que pode diminuir o rendimento da planta (FUGANTI-PAGLIARINI et al., 2017; ZOU et al., 2019). Os resultados indicaram que a matéria seca na parte aérea (haste e folhas) da planta foi afetada negativamente pelo déficit hídrico, confirmando os resultados obtidos por Gonzalez et al. (2009), que relataram que o peso seco de toda planta foi maior em plantas irrigadas do que aquelas não irrigadas. Esse resultado também está de acordo com El-Mageed et al. (2017) em

seu estudo com a cultura da soja sob efeito combinado do déficit hídrico e adubação potássica, onde a matéria seca e a área foliar foram significativamente afetadas.

O teor total de nitrogênio nos tecidos foliares (Tabela 5) apresentou significância entre os fatores isolados nos E1 e E2. No primeiro somente houve diferença estatística entre os regimes hídricos (IR e NI), onde as plantas não irrigadas reduziram o acúmulo total de nitrogênio nas folhas em 20,2%. No E2 além da diferença estatística entre os regimes hídricos, as cultivares também apresentaram disparidade, onde a cultivar NA 5909 exibiu um teor total de N no tecido foliar 22,2% maior em relação a cultivar BMX GARRA e 13,9% maior que a DM 66I68, isso pode ser um indicativo que a cultivar NA 5909 em condição de seca apresenta uma maior atividade na fixação biológica do nitrogênio.

O nitrogênio é um nutriente crucial para o crescimento e desenvolvimento das plantas, pois é o componente de proteínas e aminoácidos, ácidos nucleicos e moléculas de energia como ATP (WITTENBACH et al., 1980). Da mesma forma, o nitrogênio é um elemento essencial das moléculas de clorofila e da enzima ribulose-1,5-bifosfato carboxilase oxidase (RUBISCO), as quais desempenham funções importantes durante o processo fotossintético. Estudos demonstram que a deficiência de nitrogênio em soja leva a uma redução no rendimento (HU; SCHMIDHALTER, 2005).

Os grãos de soja contêm 40% de proteína e, como resultado, é necessária uma grande quantidade de nitrogênio para que a soja mantenha a proteína adequada nos grãos. A soja depende da fixação simbiótica de nitrogênio para fornecer nitrogênio suficiente da atividade dos nódulos nas raízes. Entretanto, o déficit hídrico compromete o desempenho da planta em geral e o processo de FBN e afeta negativamente o suprimento de N da planta (SINCLAIR et al., 2007; VADEZ; SINCLAIR, 2002). Estudos indicaram que a combinação de três mecanismos pode prejudicar a FBN durante o déficit hídrico: (1) limitação do suprimento de oxigênio aos nódulos (KING; PURCELL, 2001); (2) escassez de suprimento de carbono para as bactérias devido a reduções na atividade da sacarose sintase (ARRESE-IGOR et al., 2011); e (3) regulação do metabolismo do N pela realimentação de compostos de N, principalmente ureídeos (PURCELL et al., 2000; COLLIER; TEGEDER, 2012).

A atividade de FBN é muito sensível a uma diminuição na fração da água transpirável do solo (SINCLAIR et al., 2000). Um estudo com a utilização de modelagem para simular a produtividade da soja nos Estados Unidos (EUA), Sinclair et al. (2010) constataram que a tolerância ao déficit hídrico por fixação de N₂ resultou em uma probabilidade de aumento de rendimento em 85% ou mais dos anos estudados em todas as áreas de produção de soja. Além disso, genótipos de soja, incluindo o genótipo PI 471938, foram identificados como

expressando uma tolerância substancial à fixação de N₂ na secagem do solo (SINCLAIR et al., 2000; DEVI; SINCLAIR, 2013).

Devi e Sinclair (2013) exploraram a possibilidade de o PI 471938 ser tolerante ao déficit hídrico quanto à atividade de fixação de N. Com base nos estudos realizados em casa de vegetação, o PI 471938 realmente mostrou maior atividade de fixação de nitrogênio em condição de déficit hídrico. Da mesma forma, esse genótipo apresentou menor acúmulo de ureídeos na parte aérea das plantas, além disso, o seu status hídrico foi mantido a uma pressão maior do turgor foliar do que os outros genótipos estudados.

O desenvolvimento de cultivares tolerantes à seca por meio do melhoramento nos EUA progrediu com a identificação de genótipos tolerantes à seca com alto rendimento de fixação de N₂ para uso comercial (DEVI et al., 2014). Em uma pesquisa recente feita por Riar et al. (2018) nos EUA com linhagens derivados do cruzamento do genótipo PI 471938 e uma cultivar comercial de alto rendimento denominada Hutcheson foram estudados quanto à sensibilidade de sua taxa de transpiração (TR) e atividade de fixação de N₂ através da atividade de redução do acetileno (ARA) em condição de déficit hídrico. Nesse estudo observou-se pouca variação genética de FATSc para TR, porém para fixação do N os valores de FATSc foram significativamente diferentes entre os genótipos parentais.

4.5 ATIVIDADE BIOQUÍMICA E ENZIMAS ANTIOXIDANTES NAS FOLHAS

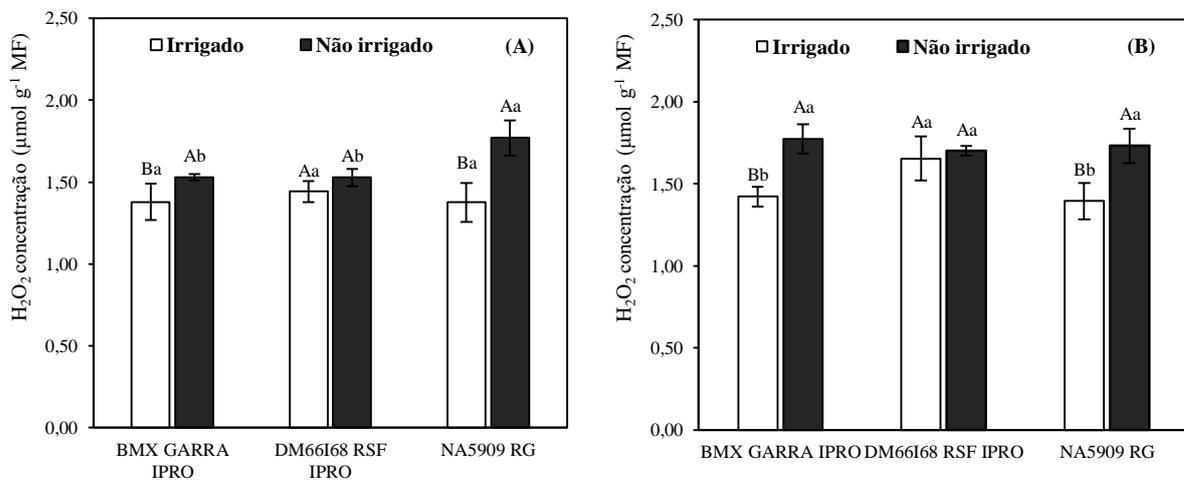
4.5.1 Peróxido de hidrogênio (H₂O₂)

O conteúdo de H₂O₂ presente nas folhas (Figura 13) nos E1 e E2 diferiu significativamente ($p < 0,05$) na interação dos fatores. No E1 (Figura 13A) verifica-se que na cultivar DM 66I68 independente do regime hídrico (IR e NI), não houve variação no teor de H₂O₂ em seus tecidos foliares, porém na BMX GARRA e NA 5909 houve um aumento de 10,8% e 28,6% na concentração de H₂O₂ nas respectivas cultivares das plantas NI. A partir destes resultados pode-se constatar que nas plantas da cultivar NA 5909 a suspensão da irrigação ocasionou uma maior produção deste composto quando comparadas as demais cultivares sob o mesmo regime hídrico.

No E2 (Figura 13B) verifica-se um comportamento semelhante ao E1 onde a cultivar DM 66I68, em ambos os regimes hídricos não apresentou incremento na produção de H₂O₂ nas folhas e nas demais BMX GARRA e NA 5909 o aumento deste composto no tecido foliar das plantas NI foi de 24,8% e 24,1%, respectivamente. De uma forma geral, é possível

perceber que houve maior produção de H_2O_2 em plantas com deficiência hídrica, principalmente nas cultivares BMX GARRA e NA 5909.

Figura 13 – Conteúdo de peróxido de hidrogênio (H_2O_2) presente nas folhas de três cultivares de soja BMX GARRA IPRO, DM 66I68 RSF IPRO e NA 5909 RG cultivadas em abrigo telado em dois experimentos com início de aplicação do déficit hídrico em 03/01/2019 (E1) e 04/02/2019 (E2). (A) é referente à E1, (B) é referente à E2. Santa Maria, RS, 2019.



Letras minúsculas indicam diferença entre cultivares dentro de cada condição hídrica. Letras maiúsculas indicam diferença de cada cultivar entre as condições hídricas.

O fechamento estomático ocasionado pelo déficit hídrico pode afetar a homeostase da planta, e o destino da excitação de elétrons na fotossíntese depende dessa homeostase (TAIZ; ZEIGER, 2013). Em condição de deficiência hídrica pode ocorrer um desvio no destino da excitação de elétrons, acarretando um vazamento de elétrons em direção ao O_2 , estimulando um aumento da geração de espécies reativas de oxigênio (ERO) que normalmente se referem aos subprodutos de reações redox que se apresentam tanto como radicais livres, como na forma molecular de um não radical, formando oxigênio singlete (1O_2), ou de sucessivas adições de elétrons ao O_2 , reduzindo-o ao radical aniônico superóxido ($O_2^{\cdot-}$), radical hidroperoxila (HO_2^{\cdot}) ou peróxido de hidrogênio (H_2O_2) e radical hidroxila (OH^{\cdot}) (BHATTACHARJEE, 2010; D'AUTRÉAUX; TOLEDANO, 2007; KOVALCHUK, 2010).

O $O_2^{\cdot-}$ e H_2O_2 são as principais ERO, as quais se acumulam nas células e causam estresse oxidativo (BASU et al. 2010; DENG et al. 2012). O aumento do conteúdo de

peróxido de hidrogênio (H_2O_2) presente nas folhas das plantas NI neste estudo principalmente nas cultivares BMX GARRA e NA 5909 evidenciam o efeito do déficit hídrico na formação de ERO. Resultados semelhantes foram observados por Quan et al. (2018), onde em sua pesquisa com *Arabidopsis*, o tratamento do estresse hídrico induziu amplamente o acúmulo de H_2O_2 nas plantas transgênicas. Hamurcu et al. (2014) em estudo realizado na Turquia com a cultura do trigo, observaram aumento de peroxidação lipídica e acúmulo de H_2O_2 .

4.5.2 Peroxidação lipídica

A concentração de MDA nas folhas das plantas (Figura 14) nos E1 e E2 apresentaram diferença significativa ($p < 0,05$) na interação dos fatores (cultivares x regimes hídricos). No E1 (Figura 14A) observa-se que para as cultivares BMX GARRA e NA 5909 independente do regime hídrico (IR e NI) as mesmas não aumentaram o teor de MDA em seus tecidos foliares, porém a cultivar DM 66I68 apresentou uma maior concentração deste composto nas plantas NI. No E2 (Figura 14B) verifica-se que as cultivares DM 66I68 e NA 5909 aumentaram o teor de MDA em seus tecidos foliares nas plantas NI, ou seja, o déficit hídrico ocasionou estresse oxidativo gerando produtos de oxidação lipídica, sendo o MDA produto secundário dessa oxidação, porém assim como no E1 a concentração deste composto foi mais expressiva na DM 66I68.

Como as membranas celulares são os primeiros alvos de muitos estresses vegetais, a manutenção de sua integridade e estabilidade sob condições de déficit hídrico é um componente importante. Um dos produtos finais da peroxidação lipídica das membranas celulares é o MDA, considerado como um indicador fundamental na análise de dano de membrana das células (ESFANDIARI et al., 2007; NOORI et al. 2018).

No presente estudo, a concentração de MDA nas folhas nos dois experimentos na cultivar DM 66I68 nas plantas NI foi significativamente maior, indicando que peroxidação lipídica foi aumentada para essa cultivar. Esses resultados indicam que principalmente a cultivar DM 66I68 foi afetada negativamente pela exposição ao déficit hídrico, porém, nessa cultivar onde foi observado maior conteúdo de MDA nas plantas NI, tanto em E1 quanto em E2, não houve diferença significativa na concentração de H_2O_2 entre plantas NI e IR, o que pode indicar que houve formação de outras ERO nas plantas NI, as quais causaram danos em lipídeos de membrana.

As ERO podem causar peroxidação de lipídeos dentro das membranas citoplasmáticas dos vegetais. No contexto da sinalização celular, as NADPH-oxidases localizadas na

membrana plasmática compõem a família de enzimas produtoras de ERO mais bem compreendida. As NADPH-oxidases transferem elétrons do NADPH citosólico, que tem função de doador de elétrons através da membrana para reduzir o oxigênio molecular extracelular. A ERO resultante, superóxido ($O_2^{\cdot-}$), pode dismutar para peróxido de hidrogênio (H_2O_2), uma ERO mais permeável à membrana e menos instável que, aparentemente, também pode entrar nas células através de aquaporinas específica (TAIZ et al., 2017).

Em um estudo conduzido na Indonésia, com cultivares de soja e soja selvagem expostas a seca e ação do herbicida Paraquat, observou-se que com aumento do nível dos tratamentos de déficit hídrico, a concentração de MDA também aumentou (HAMIM et al. 2017). Shafiq et al. (2019) em uma pesquisa realizada para avaliar o efeito de diferentes regimes de limitação hídrica em diferentes cultivares de milho no Paquistão também observaram acréscimos nos teores de MDA em todas as cultivares de milho estudadas. Resultados semelhantes também foram observados por Akram et al. (2018) com a cultura da canola.

4.5.3 Atividade das enzimas SOD e POD

Os resultados do E1 e E2 evidenciam diferença estatística ($p < 0,05$) no fatorial experimental (cultivares x regimes hídricos) na atividade da enzima superóxido dismutase (SOD) nos tecidos foliares das plantas. No E1 (Figura 14C) observa-se que a atividade desta enzima nas plantas em condições de déficit hídrico aumentou 19,8% na cultivar NA 5909, enquanto nas demais cultivares em ambos os regimes hídricos (IR e NI) não houve diferença significativa na atividade enzimática. Analisando as plantas condicionadas ao déficit hídrico, na cultivar DM 66I68 foi onde a enzima teve sua menor atividade. No E2 (Figura 14D) a atividade da SOD intensificou-se nas plantas NI da cultivar NA 5909, aumentando em uma proporção de 30,2% comparadas as IR. Além disso, observa-se que nas plantas da cultivar DM 66I68 o estresse por déficit hídrico acarretou uma menor atividade desta enzima quando comparadas as plantas das cultivares BMX GARRA e NA 5909 no mesmo regime hídrico.

De uma forma geral, observa-se uma maior atividade da enzima guaiacol peroxidase (POD) nas plantas NI. De acordo com a ANOVA houve significância ($p < 0,05$) no efeito da interação dos dois fatores experimentais para atividade da POD nas folhas das plantas nos E1 e E2. No E1 de acordo com a Figura 14E verifica-se que a cultivar NA 5909 se destacou, apresentando a maior atividade desta enzima nos dois regimes hídricos. Observa-se um aumento expressivo de 113% e 65,2% na atividade desta enzima nas plantas condicionadas ao

déficit hídrico para as cultivares BMX GARRA e NA 5909 sequencialmente, porém a cultivar DM 66I68 independente do regime hídrico (IR e NI) não apresentou alteração no comportamento desta enzima. No E2 (Figura 14F) a atividade da POD apresentou considerável aumento de 83% na DM 66I68 e de 39% na cultivar NA 5909 nas plantas NI. Com base nesses resultados observa-se que nas plantas da cultivar DM 66I68 o estresse por déficit hídrico acarretou uma maior atividade da enzima POD quando comparadas as plantas das cultivares BMX GARRA e NA 5909 nas mesmas condições.

A SOD e POD são enzimas antioxidantes que desempenham papéis-chave na eliminação de ERO excessivas na célula e mantêm a homeostase e a tolerância ao estresse, incluindo o déficit hídrico (BASU et al., 2010; CAO et al., 2019; DENG et al. 2012).

As SODs são metalo-enzimas consideradas a primeira linha de defesa contra as ERO e estão localizadas em vários compartimentos celulares, participando da regulação do nível de H_2O_2 em mitocôndrias, peroxissomos e cloroplastos. Uma vez que catalizam a dismutação de radicais superóxido ($O_2^{\bullet-}$) à H_2O_2 , uma ERO menos destrutiva, por ser mais estável e também forma O_2 . Existem três formas identificadas de SOD, que diferem em seus cofatores metálicos: Cu/Zn-SOD encontrada no citoplasma, Mn-SOD, localizada na mitocôndria e Fe-SOD presente nos plastídios. Em cada forma, o íon metálico dentro da proteína atua para aceitar elétrons do radical superóxido e, então, doá-los para a produção de H_2O_2 e O_2 (BHATTACHARJEE, 2010; TAIZ; ZEIGER, 2013).

Nas plantas NI da cultivar NA 5909, houve uma maior atividade da enzima SOD (Figura 14C e 14D), tanto em E1 quanto em E2, cuja atividade está diretamente relacionada com o conteúdo de H_2O_2 , onde se observou um aumento no conteúdo dessa ERO em plantas NI dessa cultivar. A SOD pertence a uma classe de metaloenzimas que catalisam a dismutação de moléculas de $O_2^{\bullet-}$ em oxigênio molecular (O_2) e H_2O_2 . A ativação e o aumento da atividade desta enzima é interpretada como uma medida para neutralizar o $O_2^{\bullet-}$ acumulado em diversos compartimentos celulares das plantas em condições de déficit hídrico, liberando H_2O_2 para ser dismutado pelas enzimas peroxidases (LAXA et al., 2019).

A guaiacol peroxidase (POD) são óxido-redutases quem atuam na catalisção da oxidação de uma variedade de substâncias doadoras de elétrons, como fenóis, amins aromáticas, e alguns outros compostos orgânicos, utilizam o peróxido de hidrogênio como acceptora de elétrons (HAMID; REHMAN, 2009). Fazem parte da constituição do grupo das glicoproteínas e contém ferro na sua estrutura. Essa enzima é amplamente distribuída em diferentes organelas das plantas superiores, codificada por uma família multigênica, podendo

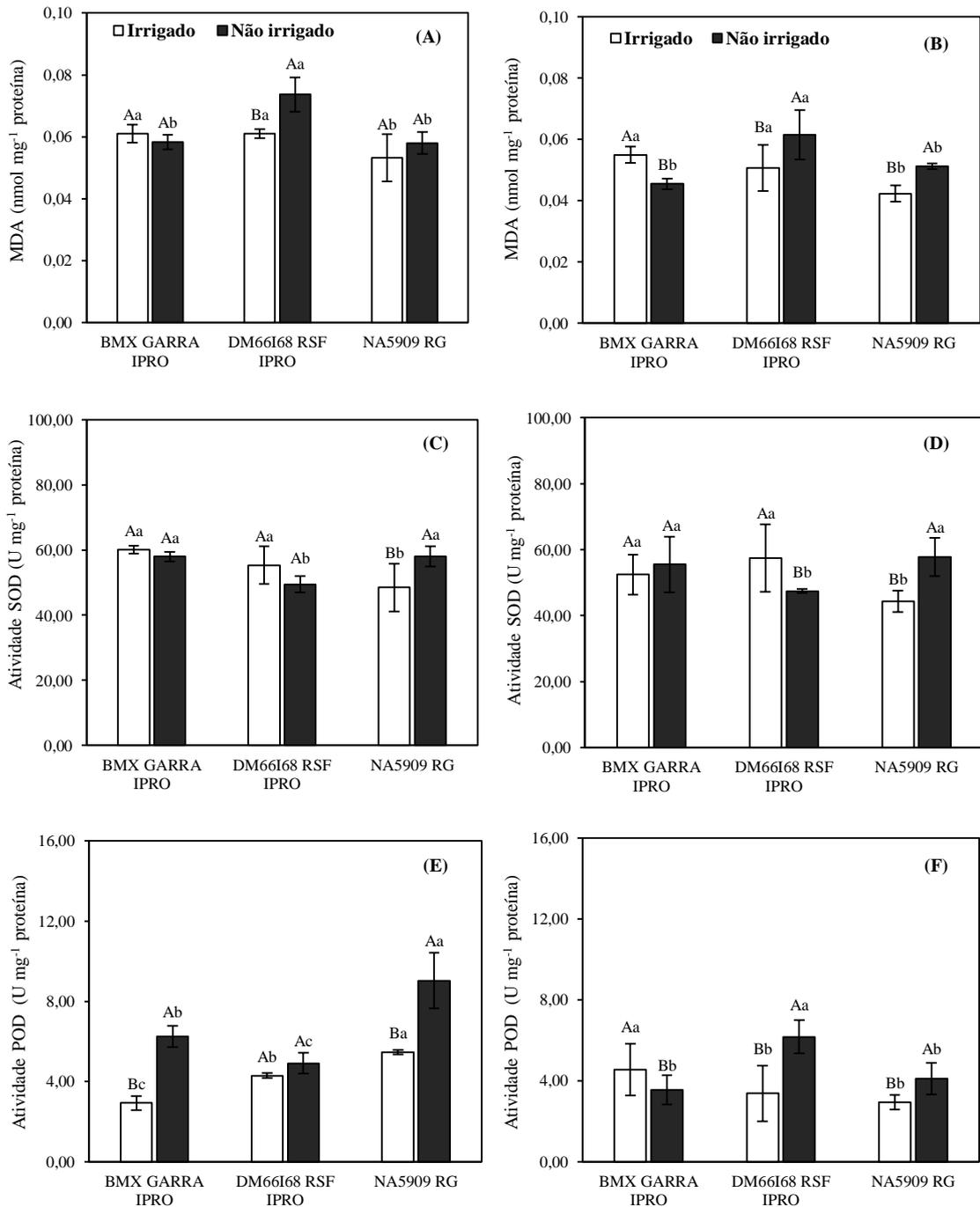
ser encontradas diversas isoperoxidasas, as quais se diferem por propriedades moleculares e catalíticas (VEITCH, 2004).

Nas cultivares BMX GARRA e NA 5909, tanto em E1 quanto em E2, houve maior produção de H_2O_2 em plantas NI (Figura 14E e 14F), mesmo com a ativação da enzima POD em E1. Isso indica que essa ativação da enzima POD não foi suficiente para dismutar todo o H_2O_2 formado em função do estresse por deficiência hídrica. No E2, houve ativação da enzima POD em plantas NI somente nas cultivares DM 66I68 e NA 5909, onde foi possível observar maior concentração de MDA, indicando que nessas cultivares, a deficiência hídrica induziu estresse oxidativo, e a atuação das enzimas antioxidantes não foi efetiva em reduzir esse estresse.

Neste estudo, observou-se de forma geral um aumento na atividade destas enzimas antioxidantes nas plantas NI. Resultados semelhantes ao desta pesquisa foram encontrados por Cao et al. (2019) em um estudo com a cultura da soja conduzido na China, onde observou-se um aumento na atividade dessas enzimas em plantas condicionadas ao déficit hídrico.

De acordo com os resultados dos parâmetros fisiológicos de trocas gasosas avaliados no E2, pode-se observar que o fechamento estomático nas plantas NI propiciou a formação de ERO nestas plantas, que causaram a degradação de lipídeos das membranas celulares e este processo desencadeou uma série de reações enzimáticas para combater a formação e os efeitos negativos destas ERO. Avaliar respostas fisiológicas e bioquímicas é de grande relevância para obtenção de genótipos que apresentem características de tolerância ao déficit hídrico.

Figura 14 – Concentração de malondialdeído (MDA), atividade da enzima SOD e atividade da enzima POD nas folhas de três cultivares de soja BMX GARRA IPRO, DM 66I68 RSF IPRO e NA 5909 RG cultivadas em abrigo telado em dois experimentos com início de aplicação do déficit hídrico em 03/01/2019 (E1) e 04/02/2019 (E2). (A), (C) e (E) são referentes à E1, (B), (D) (F) são referentes à E2. Santa Maria, RS, 2019.



Letras minúsculas indicam diferença entre cultivares dentro de cada condição hídrica. Letras maiúsculas indicam diferença de cada cultivar entre as condições hídricas.

4.6 ANÁLISE GERAL DOS RESULTADOS

De acordo com a metodologia da FATS, pelos valores de FATSc pode-se afirmar que as cultivares DM 66I68 e NA 5909 são mais tolerantes ao déficit hídrico, pois apresentaram um limiar de redução da transpiração elevada, ou seja, estas cultivares iniciaram o fechamento estomático com um maior conteúdo de água no solo o que lhes permite conservar a água no solo por mais tempo. A implicação prática destes resultados é que, em condições de elevado DPV, característica dos dias durante períodos de estiagem nos meses de verão no Rio Grande do Sul, estas cultivares de soja suportariam uma deficiência hídrica mais prolongada, proporcionando ao produtor uma estabilidade de produção.

É importante salientar que as enzimas antioxidantes POD e SOD apresentaram um aumento em suas atividades nas plantas destas cultivares em condições de déficit hídrico, onde a enzima SOD teve elevada atividade na defesa antioxidante da cultivar NA 5909 e a enzima POD atuou de forma eminente na cultivar NA 5909 em E1 e em E2 na DM 66I68. A importância dessas enzimas é baseada no fato de que a atividade de uma ou mais, em geral aumenta em plantas quando as mesmas são expostas a condições de estresse, e esta atividade elevada está relacionada com um aumento na tolerância da planta ao estresse para atenuar o dano oxidativo iniciado pelas ERO.

5 CONCLUSÕES

Os valores de FATS crítica para as cultivares BMX GARRA, DM 66I68 e NA 5909 são, respectivamente, 0,33, 0,29 e 0,31 em E1, 0,35, 0,41 e 0,43 em E2 e 0,31, 0,49 e 0,45 em E3.

As cultivares DM 66I68 e NA 5909 apresentam um controle estomático mais eficiente, conservando água no solo por mais tempo, sendo mais tolerantes ao déficit hídrico.

O decréscimo da água disponível no solo provoca redução do crescimento e alterações fisiológicas nas plantas, além de reduzir o teor de N total nas folhas.

O déficit hídrico ocasiona estresse oxidativo nas plantas pela produção de ERO. A atividade das enzimas superóxido dismutase (SOD) e guaiacol peroxidase (POD) é maior nas plantas em condição de déficit hídrico.

6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABREU, M. C. et al. Valores limítrofes para transpiração, desenvolvimento e crescimento de *Corymbia citriodora* (Hook.) K.D. Hill & L.A.S. Johnson em resposta à deficiência hídrica no solo. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 39, p. 841-852, 2015.
- AKRAM, N. A. et al. Aminolevulinic acid and nitric oxide regulate oxidative defense and secondary metabolisms in canola (*Brassica napus* L.) under drought stress. **Protoplasma**, Viena, v. 255, p. 163-174, 2018.
- ALLIPRANDINI, L. F. et al. Understanding soybean maturity groups in Brazil: environment, cultivar classification, and stability. **Crop Science**, Madison, v. 49, p. 801-808, 2009.
- AMIR, J.; SINCLAIR, T. R. A model of water limitation on spring wheat growth and yield. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 28, p. 59-69, 1991.
- ARAMBURU MERLOS, F. et al. Potential for crop production increase in Argentina through closure of existing yield gaps. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 184, p. 145-154, 2015.
- ARAÚJO, P. et al. Assessing the impacts of ENSO-related weather effects on the Brazilian agriculture. **Proceedings of the Conference on Climate Change and Development Policy**, 2011.
- ARRESE-IGOR, C. et al. Physiological responses of legume nodules to drought. **Plant Stress**, Kagawa, v. 5, p. 24-31, 2011.
- BAGHERZADI, A. et al. Assessing water-related plant traits to explain slow-wilting in soybean PI 471938. **Journal of Crop Improvement**, Basel, v. 31, p. 400-417, 2017.
- BASU, S. et al. Differential antioxidative responses of indica rice cultivars to drought stress. **Plant Growth Regulation**, Dordrecht, v. 60, p. 51-59, 2010.
- BATTISTI, R; SENTELHAS, P. C. Drought tolerance of Brazilian soybean cultivars simulated by a simple agrometeorological yield model. **Experimental Agriculture**, New York, v. 51. p. 285-298, 2015.
- BEAUCHAMP, C.; FRIDOVICH, I. Superoxide dismutase: improved assays and an assay applicable to acrylamide gels. **Analytical biochemistry**, San Diego, v. 8, p. 276-287, 1971.
- BERGAMASCHI, H.; BERNGONCI, J. I. **As plantas e o clima: princípios e aplicações**. 1º.ed. Guaíba: Agrolivros, 2017. 352p.
- BHATTACHARJEE, S. **Sites of generation and physicochemical basis of formation of reactive oxygen species in plant cell**. In: GUPTA, S. D. Reactive oxygen species and antioxidants in higher plants. Enfield: Science Publishers, p. 1-30, 2010.

BINDI, M. et al. Influence of water deficit stress on leaf area development and transpiration of Sangiovese Grapevines grown in pots. **American Journal of Enology and Viticulture**, Davis, v. 56, p. 68-72, 2005.

BONETTI, L. P. Distribuição da soja no mundo. In: MIYASAKA, S.; MEDINA, J. C. A (Ed) **A soja no Brasil**. Campinas: Instituto de Tecnologia de Alimentos, p. 1-6, 1977.

BRADFORD, M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein–dye binding. **Plant Physiology and Biochemistry**, Paris, v. 72, p. 248-254, 1976.

BUNCE, J. A. Identifying soybean lines differing in gas exchange sensitivity to humidity. **Annals Applied Biology**, Wellesbourne, v. 105, p. 313-318, 1984.

BURIOL, G. A. et al. Transmissividade a radiação solar do polietileno de baixa densidade utilizado em estufas. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 25, n. 1, p. 1-4, 1995.

CAO, L. et al. Melatonin confers drought stress tolerance in soybean (*Glycine max* L.) by modulating photosynthesis, osmolytes, and reactive oxygen metabolism. **Photosynthetica**, Dordrecht, v. 57, p. 812-819, 2019.

CÂMARA, G. M. S. Nitrogênio e produtividade da soja. In: CÂMARA, GMS (Eds.). **Soja: Tecnologia da Produção II**. Piracicaba: ESALQ/USP, p. 295-339, 2000.

CARLESSO, R. Absorção de água pelas plantas: Água disponível versus extraível e a produtividade das culturas. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 25, p. 183-188, 1995.

CARLESSO, R.; ZIMMERMANN, L. F. **Água no solo: parâmetros para dimensionamento de sistemas de irrigação**. Santa Maria: UFSM- Departamento de Engenharia Rural, 2000. 88 p.

CARTER JR, T. E.; RUFTY, T. W. 1993. soybean plant introduction exhibiting drought and aluminum tolerance. P. 335-346. In: C.G. Kuo, Editor. Adaptation of food crops to temperature and water stress: Proceedings of an international symposium, Taiwan, 13-18 Aug. 1992. **Asian Vegetable Research and Development Center**, Taipei, Taiwan.

CASTRO, J. N. et al. Physiological tolerance to drought under high temperature in soybean cultivars. **Australian Journal of Crop Science**, Lismore, v. 13, p. 976-987, 2019.

CHAVARRIA, G. et al. Restrição fotossintética de plantas de soja sob variação de disponibilidade hídrica. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 45, p. 1387-1393, 2015.

COLLIER, R.; TEGEDER, M. Soybean ureide transporters play a critical role in nodule development, function and nitrogen export. **The Plant Journal**, Malden, v. 72, p. 355-367, 2012.

COLUSSI, J. et al. O agronegócio da soja: Uma análise da rentabilidade do cultivo da soja no Brasil. **Espacios**, Cidade do México, v. 37, p. 23, 2016.

COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO. Acompanhamento da safra brasileira grãos. v. 2 - safra 2011/12 n. 8 - Oitavo levantamento, agosto 2012.

COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO. Acompanhamento da safra brasileira grãos. v. 2 - safra 2014/15- n. 11 - Décimo primeiro levantamento, agosto 2015.

COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO. Acompanhamento da safra brasileira grãos. v. 3 - safra 2015/16- n. 12 - Décimo segundo levantamento, setembro 2016.

COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO. Acompanhamento da safra brasileira grãos. v. 5 - safra 2017/18- n. 12 - Décimo segundo levantamento, setembro 2018.

CQFS-RS/SC. Comissão de Química e Fertilidade do Solo. **Manual de calagem e adubação para os Estados do Rio Grande do Sul e de Santa Catarina**. 11^o.ed. Frederico Westphalen: Núcleo regional Sul - Sociedade Brasileira de Ciência do Solo. 376p, 2016.

DACOSTA, M.; HUANG, B. Changes in antioxidant enzyme activities and lipid peroxidation for bent grass species in responses to drought stress. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, Alexandria, v. 132, p. 319–326, 2007.

DARMANTI, S. et al. Antioxidative defenses of soybean [*glycine max* (L.) Merr. cv. Grobogan] against purple nutsedge (*cyperus rotundus* L.) interference during drought stress. **The Journal of Animal & Plant Sciences**, Nairobi, v. 26, p. 225-232, 2016.

DAVATGAR, N et al. Physiological and morphological responses of rice (*Oryza sativa* L.) to varying water stress management strategies. **International Journal of Plant Production**, Gorgã, v. 3, p. 19-32, 2009.

D'AUTRÉAUX, B.; TOLEDANO, M. B. ROS as signalling molecules: mechanisms that generate specificity in ROS homeostasis. **Nature Reviews Molecular Cell Biology**, London, v.8, p. 813-824, 2007.

DENG, B. et al. Antioxidant response to drought, cold and nutrient stress in two ploidy levels of tobacco plants: low resource requirement confers polytolerance in polyploids. **Plant Growth Regulation**, Dordrecht, v. 66, p. 37-47, 2012.

DEVI, M. J.; SINCLAIR, T. R. Nitrogen fixation drought tolerance of the slow-wilting soybean PI 471938. **Crop Science**, Madison, v. 53, p. 2072-2078, 2013.

DEVI, M. J. et al. Evaluation of elite southern maturity soybean breeding lines for drought-tolerant traits. **Agronomy Journal**, Madison, v. 106, p. 1947-1954, 2014.

DURAND, J. L.; SHEEHY, J. E.; MINCHIN, F.R. Nitrogenase activity, photosynthesis and nodule water potential in soybean plants experiencing water deprivation. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v.38, p. 311-321, 1987.

EL-MAGEED, T.A.A. et al. Combined effect of deficit irrigation and potassium fertilizer on physiological response, plant water status and yield of soybean in calcareous soil. **Archives of Agronomy and Soil Science**, Abingdon, v. 63, p. 827-840, 2017.

EL-MOSHATY, F. I. B. et al. Lipid peroxidation and superoxide productions in cowpea (*Vigna unguiculata*) leaves infected with tobacco rings virus or southern bean mosaic virus. **Physiological and Molecular Plant Pathology**, London, v. 43, p. 109-119, 1993.

EMATER. Rio Grande do Sul/Ascar. **Relatório de avaliação de produtividade e produção**, levantamento de março 2020. Porto Alegre: Emater/RS - Ascar, 2020. Disponível em: <file:///C:/Users/porta/Downloads/safraTabela_12032020.pdf>. Acesso em: 02 abr. 2020.

EMBRAPA. **História da soja**. 2017. Disponível em: <<https://www.embrapa.br/en/soja/cultivos/soja1/historia>>. Acesso em: 23 dez. 2019.

EMBRAPA. **Soja em números**. 2019. Disponível em: <<https://www.embrapa.br/en/soja/cultivos/soja1/dados-economicos>>. Acesso em: 23 dez. 2019.

ESFANDIARI, E. O. et al. Water stress, antioxidant enzyme activity and lipid peroxidation in wheat seedling. **Journal of Food Agriculture and Environment**, Helsinque, v. 5, p. 149-153, 2007.

FANCELLI, A. L.; DOURADO NETO, D. **Produção de milho**. 2°.ed. Guaíba: Agropecuária, 2004. 360p.

FARIAS, J. R. B.; NEPOMUCENO, A. L.; NEUMAIER, N. **Ecofisiologia da Soja**. Londrina: Embrapa CNPSO, 2007. 9p. (Circular Técnica, n. 48).

FEHR, W. R.; CAVINESS, C. E. **Stages of soybean development**. Ames: State University of Science and Technology, 1977. 11p. (Special report, 80).

FERRARI, E.; PAZ, A.; SILVA, A. C. Déficit hídrico no metabolismo da soja em semeaduras antecipadas no Mato Grosso. **Nativa**, Sinop, v. 3, p. 67-77, 2015.

FERES, J. et al. Resumo do melhoramento da soja na Secretaria de Agricultura. **IPAGRO INFORMA**, n. 25, p. 5-8, 1982.

FLETCHER, A. L. et al. Transpiration responses to vapor pressure deficit in well watered 'slow-wilting' and commercial soybean. **Environmental and Experimental Botany**, Elmsford, v. 61, p. 145-151, 2007.

FUGANTI-PAGLIARINI R. et al. Characterization of soybean genetically modified for drought tolerance in field conditions. **Frontiers in Plant Science**, Lausanne, v. 8, p. 448-463, 2017.

GAGO, G. M. et al. Hahb-4, a homeobox-leucine zipper gene potentially involved in abscisic acid-dependent responses to water stress in sunflower. **Plant, Cell and Environment**, Oxford v. 25, p. 633-640, 2002.

- GALÃO, O. F. et al. Differences of fatty acid composition in Brazilian genetic and conventional soybeans (*Glycine max* (L.) Merrill) grown in different regions. **Food Research**, Toronto, v. 62, p. 589-594, 2014.
- GAMBA, M.; MOCCIARO, A. Patentamiento de la tecnología HB4® entre CONICET y Bioceres S.A.: ¿Modelo a seguir. **Revista: Ciencia, Tecnología y Política**, Buenos Aires, v. 1, p. 54-58, 2018.
- GAVA, R. et al. Estratégias de manejo de déficit hídrico na irrigação da cultura da soja. **Brazilian Journal of Biosystems Engineering**, Tupã, v. 10, p. 305-315, 2016.
- GAVA, R. et al. Different soybean plant populations under central pivot irrigation. **Engenharia Agrícola**, Jaboticabal, v.37, p. 441-452, 2017.
- GHOLIPOOR, M. et al. Genotypic variation within sorghum for transpiration response to drying soil. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 357, p. 35-40, 2012.
- GIANNOPOLITIS, C. N.; RIES, S. K. Superoxidedismutase I. Occurrence in higher plants. **Plant Physiology**, Rockville, v. 59, p. 309-314, 1977.
- GONÇALVES, E. G.; LORENZI, H. **Morfologia vegetal: organografia e dicionário ilustrado de morfologia das plantas vasculares**. 2°. ed. São Paulo: Instituto Plantarum de Estudos da Flora, 512 p, 2011.
- GONZALEZ, J. A. et al. Physiological responses of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) to drought and waterlogging stresses: dry matter partitioning. **Botanical Studies**, Taipei, v. 50, p. 35-42.
- GRASSINI, P. et al. Soybean yield gaps and water productivity in the western U.S. Corn Belt. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 179, p.150-163, 2015.
- HAMID, M.; REHMAN, K. Potential applications of peroxidases. **Food Chemistry**, Oxford, v. 115, p. 1177-1186, 2009.
- HAMIM, H. et al. Research Article Oxidative Stress and Photosynthesis Reduction of Cultivated (*Glycine max* L.) and Wild Soybean (*G. tomentella* L.) Exposed to Drought and Paraquat. **Asian Journal of Plant Sciences**, Faisalabad, v. 16, p. 65-77, 2017.
- HAMURCU, M. et al. Effect of nitric oxide on the tolerance mechanism of bread wheat genotypes under drought stress. **Journal of Biotechnology**, Amsterdam, v. 185, p. S33, 2014.
- HEINEMANN, A. B.; STONE, L. F.; FAGERIA, N. K. Transpiration response to water deficit during vegetative and reproductive phases of upland rice cultivars. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 68, p. 24-30, 2011.
- HIRAKURI, M. H.; LAZZAROTTO, J. J. O agronegócio da soja nos contextos mundial e brasileiro. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa). Documento 349, 2014.

HONNA, P. T. **Obtenção e caracterização molecular e fisiológica de plantas de soja contendo o gene AtGols2 sob déficit hídrico.** Dissertação (Mestrado em Agronomia), Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Unesp, Jaboticabal, 2015.

HUNGRIA, M.; CAMPO, R.J.; MENDES, I.C. **A importância do processo de fixação biológica do nitrogênio para a cultura da soja:** componente essencial para a competitividade do produto brasileiro. Londrina: Embrapa Soja, 80 p. (Embrapa Soja. Documentos, 283), 2007.

HYMOWITZ, T. On the domestication of the soybean. **Economic Botany**, New York, v. 24, p. 408-421, 1970.

HYMOWITZ, T.; HARLAN, J. R. The introduction of the soybean to North America by Samuel Bowen in 1765. **Economic Botany**, New York, v. 37, p. 371-379, 1983.

HU, Y.; SCHMIDHALTER, U. Drought and salinity: A comparison of their effects on mineral nutrition of plants. **Journal of Plant Nutrition and Soil Science**, Weinheim, v. 168, p. 541-549, 2005.

HUANG, C. J. et al, Alteration in chlorophyll fluorescence, lipid peroxidation and antioxidant enzymes activities in hybrid ramie (*Boehmeria nivea* L.) under drought stress. **Australian Journal of Crop Science**, Lismore, v. 7, p. 594-599, 2013.

KASCHUK, G. Differences in photosynthetic behaviour and leaf senescence of soybean (*Glycine max* [L.] Merrill) dependent on N₂ fixation or nitrate supply. **Plant Biology**, Malden, v. 12, p. 60-69.

KELLING, C. R. S. et al. Transpiração e crescimento foliar de crisântemo em função da fração de água transpirável no substrato. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 50, n. 9, p. 735-744, 2015.

KHOLOVÁ, J. et al. Terminal drought-tolerant pearl millet [*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.] have high leaf ABA and limit transpiration at high vapour pressure deficit. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 61, p. 1431-1440, 2010.

KING, C. A. et al. Differential wilting among soybean genotypes in response to water deficit. **Crop Science**, Madison, v. 49, p. 290-298, 2009.

KING, C. A.; PURCELL, L.C. Soybean nodule size and relationship to nitrogen fixation response to water deficit. **Crop Science**, Madison, v. 41, p. 1099-1107, 2001.

KOVALCHUK, I. **Multiple roles of radicals in plants.** In: GUPTA, S.D. Reactive oxygen species and antioxidants in higher plants. Enfield: Science Publishers, p. 31-44, 2010.

KU, Y. S. et al. **Drought stress and tolerance in soybean.** In A Comprehensive Survey of International Soybean Research Genetics, Physiology, Agronomy and Nitrogen Relationships; Board, J.E., Ed.; InTech: New York, NY, USA, p. 209-237, 2013.

- KUINCHTNER, A.; BURIOL, G. Clima do Estado do Rio Grande do Sul segundo classificação climática de Köppen e Thornthwaite. **Disciplinarum Scientia**, Santa Maria, v.2, p.171-182, 2001.
- LADRERA, R. et al. Reduced carbon availability to bacteroids and elevated ureides in nodules, but not in shoots, are involved in the nitrogen fixation response to early drought in soybean. **Plant Physiology**, Rockville, v. 145, p. 539-546, 2007.
- LANGNER, J. A. **Milho crioulo e melhorado: Tolerância a deficiência hídrica na perspectiva da segurança e soberania alimentar**. 2018. 96 p. Tese (Doutorado em Engenharia Agrícola) - Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, 2018.
- LAGO, I. et al. Transpiração e crescimento foliar de plantas de mandioca em resposta ao déficit hídrico no solo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 46, p. 1415-1423, 2011.
- LAGO, I. et al. Transpiração e crescimento foliar de clones de batata em resposta à fração de água transpirável no solo. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Campina Grande, v. 36, p.745-754, 2012.
- LAXA, M. et al. The Role of the Plant Antioxidant System in Drought Tolerance. **Antioxidants**, Basel, v. 94, p. 1-31, 2019.
- LECOEUR, J.; SINCLAIR, R. T. Field pea transpiration and leaf growth in response to soil water deficits. **Crop Science**, Madison, v. 36, p. 331-335, 1996.
- LORETO, F.; VELIKOVA, V. Isoprene produced by leaves protects the photosynthetic apparatus against ozone damage, quenches ozone products, and reduces lipid peroxidation of cellular membranes. **Plant Physiology**, Rockville, v. 127, p. 1781-1787, 2001.
- MANAVALAN, L. P. et al. Physiological and molecular approaches to improve drought resistance in soybean. **Plant and Cell Physiology**, Oxford, v. 50, p. 1260-1276, 2009.
- MANAVELLA, P. A. et al. Cross-talk between ethylene and drought signalling pathways is mediated by the sunflower Hahb-4 transcription factor. **The Plant journal : for cell and molecular biology**, Malden, v. 48, p. 125-137. 2006.
- MANAVELLA, P. A. et al. HAHB4, a sunflower HD-Zip protein, integrates signals from the jasmonic acid and ethylene pathways during wounding and biotic stress responses. **The Plant journal : for cell and molecular biology**, Malden, v. 56, p. 376-388, 2008.
- MARRIS, E. Water: more crop per drop. **Nature**, London, v. 453, p. 273-277, 2008.
- MARTINS, F. B. et al. Deficiência hídrica no solo e seu efeito sobre transpiração, crescimento e desenvolvimento de mudas de duas espécies de eucalipto. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, v. 32, p. 1297-1306, 2008.
- MATZENAUER, R.; RADIN, B.; MALUF, J. R. T. O fenômeno ENOS e o regime de chuvas no Rio Grande do Sul. **Agrometeoros**, Passo Fundo, v. 25, p. 323-331, 2017.

- MILLER, G. Reactive oxygen species homeostasis and signaling during drought and salinity stresses. **Plant Cell and Environment**, Malden, v. 3, p. 453-467, 2010.
- MCCLURE, P. R.; ISRAEL, D. W. Transport of nitrogen in the xylem of soybean plants. **Plant Physiology**, Rockville, v. 64, p. 411-416, 1979.
- MUCHOW, R. C.; SINCLAIR, T. R. Water deficits effects on maize yields modeled under current and “greenhouse” climates. **Agronomy Journal**, Madison, v. 83, p. 1052-1059, 1991.
- MORANDO, R. et al. Déficit hídrico: efeito sobre a cultura da soja. **Journal of Agronomic Sciences**, Umuarama, v. 3, v. especial, p.114-129, 2014.
- MUCHOW, R. C.; SINCLAIR, T. R. Water deficits effects on maize yields modeled under current and greenhouse climates. **Agronomy Journal**, Madison, v. 83, p. 1052-1059, 1991.
- MUNDSTOCK, C. M.; THOMAS, A. L. **Soja: fatores que afetam o crescimento e o rendimento de grãos**. Porto Alegre: Departamento de Plantas de Lavoura - UFRGS, 31 p, 2005.
- MUNDSTOCK, C. M. et al. **Soja 6000: Manejo para alta produtividade em terras baixas**. 5° ed, Porto Alegre: IRGA, 68 p, 2017.
- MUTAVA, R. N. et al. Understanding abiotic stress tolerance mechanisms in soybean: A comparative evaluation of soybean response to drought and flooding stress. **Plant Physiology and Biochemistry**, Paris, v. 86, p. 109-120, 2014.
- NEPOMUCENO, A. L. et al. Tolerância à seca em plantas: mecanismos fisiológicos e moleculares. **Biotecnologia, Ciência e Desenvolvimento**, Brasília, v. 4, p. 12-18, 2001.
- NEWCOMB, W. Nodule morphogenesis and differentiation [Rhizobium]. **International Review of Cytology**, San Diego, v. 13, p. 247-298. 1981.
- NOORI, M. et al. Evaluation of water deficiency impacts on antioxidant enzymes activity and lipid peroxidation in some tomato (*Solanum lycopersicum* L.) lines. **Indian Journal of Agricultural Research**, New Delhi, v. 52, p. 228-235, 2018.
- NUNES, A. C. et al. Agronomic aspects of soybean plants subjected to deficit irrigation. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, v. 20, p. 654-659, 2016.
- ORGANIZAÇÃO DAS NAÇÕES UNIDAS PARA AGRICULTURA E ALIMENTAÇÃO (OCDE-FAO STAT). **Perspectivas Agrícolas no Brasil: desafios da agricultura brasileira 2015-2024**. 2015.
- OSAKABE, Y. et al. Response of plants to water stress. **Frontiers in Plant Science**, Lausanne, v. 5, p. 1-8, 2014.
- PETERSON, C. M. et al. Restricted rooting decreases tillering and growth of winter wheat. **Agronomy Journal**, Madison, v. 76, p. 861-863, 1984.

PINHEIRO, C.; CHAVES, M. M. Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available data. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 62, p. 869-882, 2011.

PIZETTA, S. C. et al. Análise do crescimento do cafeeiro arábica, em relação à fração de água transpirável do solo. **Coffee Science**, Lavras, v. 11, p. 46-54, 2016.

PURCELL, L. C. et al. Biomass accumulation and allocation in soybean associated with genotypic differences in tolerance of nitrogen fixation to water deficits. **Plant Soil**, Dordrecht, v. 196, p. 101-113, 1997.

PURCELL, L.C. et al. Soybean cultivar differences in ureides and the relationship to drought tolerant nitrogen fixation and manganese nutrition. **Crop Science**, Madison, v. 40, p. 1062-1070, 2000.

QIU, L. J; CHANG, R. Z. **The origin and history of soybean**. In: G. Singh, Editor. The soybean: botany, production and uses. **CAB International**, Cambridge, p. 1-23, 2010.

QUAN, W. et al. Overexpression of AtPYL5 under the control of guard cell specific promoter improves drought stress tolerance in Arabidopsis. **Plant Physiology and Biochemistry**, Paris, v. 129, p. 150-157, 2018.

RAY, J. D.; SINCLAIR, T. R. Stomatal conductance of maize hybrids in response to drying soil. **Crop Science**, Madison, v. 37, p. 803-807, 1997.

RAY, J. D.; SINCLAIR, T. R. The effect of pot size on growth and transpiration of maize and soybean during water deficit stress. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 49, p. 381-1386, 1998.

RAY, J. D. et al. The effect of vapor pressure deficit on maize transpiration response to a drying soil. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 239, p. 113-121, 2002.

REICHARDT, K.; TIMM, L.C. **Solo, planta e atmosfera: conceitos processos e aplicações**. Barueri: Manole, 2004, 478p.

RIAR, M. K. et al. Expression of Drought-Tolerant N₂ Fixation in Heterogeneous Inbred Families derived from PI471938 and Hutcheson Soybean. **Crop Science**, Madison, v. 58, p. 364-369, 2018.

RIBICHICH, K. F. et al. Successful field performance in warm and dry environments of soybean expressing the sunflower transcription factor HaHB4. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 71, p. 1-15, 2020.

RICHTER, G. L. et al. Estimativa da área de folhas de cultivares antigas e modernas de soja por método não destrutivo. **Bragantia**, Campinas, v. 73, p. 416-425, 2014.

RITCHIE, J. T. Water dynamics in the soil plant atmosphere system. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 58, p. 81-96, 1981.

RODRIGUES, R. R. et al. Fração de água transpirável no solo no desenvolvimento do cafeeiro Conilon. **Coffee Science**, Lavras, v. 10, p. 337-345, 2015.

SADOK, W.; SINCLAIR, T. R. Genetic variability of transpiration response to vapor pressure deficit among soybean (*Glycine max* [L.] Merr.) cultivars. **Crop Science**, Madison, v. 49, p. 955-960, 2009a.

SADOK, W.; SINCLAIR, T. R. Genetic variability of transpiration response to vapor pressure deficit among soybean (*Glycine max* [L.] Merr.) genotypes selected from a recombinant inbred line population. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 113, p. 156-160, 2009b.

SADOK, W. et al. Basis of slow wilting phenotype in soybean PI 471938. **Crop Science**, Madison, v. 52, p. 1261-1269, 2012.

SANTOS, R. F.; CARLESSO, R. Déficit hídrico e os processos morfológico e fisiológico das plantas. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, v. 2, p. 287-294, 1998.

SEDIYAMA, T.; SILVA, F. A.; BORÉM, A. **Soja: do plantio à colheita**. Editora UFV. 333 p, 2015.

SENTELHAS, P. C. et al. The soybean yield gap in Brazil: magnitude, causes and possible solutions for sustainable production. **Journal of Agricultural Science**, New York, v. 153, p. 1-18, 2015.

SERRAJ, R.; SINCLAIR, T.R. Processes contributing to N₂-fixation intersensitivity to drought in the soybean cultivars Jackson. **Crop Science**, Madison, v. 36, p. 961-968, 1996.

SERRAJ, R. Effects of drought stress on legume symbiotic nitrogen fixation: Physiological mechanisms. **Indian Journal of Experimental Biology**, New Delhi, v. 41, p. 1136-1141, p. 2003.

SEVERSIKE, T. M. et al. Temperature interactions with transpiration response to vapor pressure deficit among cultivated and wild soybean genotypes. **Physiologia Plantarum**, Malden, v. 148, p. 62-73, 2013.

SHAFIQ, S. et al. Assessment of physio-biochemical indicators for drought Tolerance in different cultivars of maize (*Zea mays* L.). **Pakistan Journal of Botany**, Karachi, v. 5, p. 1241-1247, 2019

SHARMA, I. Arsenic induced oxidative stress in plants. **Biologia**, Varsóvia, v. 67, p. 447-453, 2012.

SILVA, E. H. F. M. et al. Análise de sensibilidade com base em parâmetros relacionados a temperatura e fotoperíodo no modelo DSSAT/CROPGRO-SOYBEAN. **Agrometeoros**, Passo Fundo, v. 25, p. 1-8, 2017.

SINCLAIR, T. R. et al. Identification of soybean genotypes with N₂ fixation tolerance to water deficits. **Crop Science**, Madison, v. 40, p. 1803-1809, 2000.

- SINCLAIR, T. R. et al. Potential yield and water-use efficiency benefits in sorghum from limited maximum transpiration rate. **Functional Plant Biology**, Victoria, p. 32, p. 945-952, 2005.
- SINCLAIR, T.R. et al. Drought tolerance and yield increase of soybean resulting from improved symbiotic N₂ fixation. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 101, p. 68-71, 2007.
- SINCLAIR, T.R.; ZWIENIECKI, M.A.; HOLBROOK, N.M. Low leaf hydraulic conductance associated with drought tolerance in soybean. **Physiologia plantarum**, Malden, v. 132, p. 446-451, 2008.
- SINCLAIR, T. R. et al. Assessment across the United States of the benefits of altered soybean drought traits. **Agronomy Journal**, Madison, v. 102, p. 475-482, 2010.
- SINCLAIR, T. R. et al. Variation among cowpea genotypes in sensitivity of transpiration rate and symbiotic nitrogen fixation to soil drying. **Crop Science**, Madison, v. 55, p. 2270–2275, 2015.
- SINCLAIR, T. R.; HAMMOND, L. C.; HARRISON, J. Extractable Soil Water and Transpiration Rate of Soybean on Sandy Soils. **Agronomy Journal**, Madison, v. 90, p. 363-368, 1998.
- SINCLAIR, T. R.; LUDLOW, M. M. Who Taught Plants Thermodynamics? The Unfulfilled Potential of Plant Water Potential. **Australian Journal Plant Physiology**, Melbourne, v. 12, p. 213-217, 1985.
- SINCLAIR, T. R.; LUDLOW, M. M. Influence of soil water supply on the plant water balance of four tropical grain legumes. **Australian Journal Plant Physiology**, Melbourne, v. 13, p. 319-340, 1986.
- SINCLAIR, T. R.; RUFTY, R.W. Nitrogen and water resources commonly limit crop yield increases, not necessarily plant genetics. **Global Food Security**, [S.l.], v. 1, p. 94-98, 2012.
- SOARES, J. N. **Caracterização fisiológica e responsividade de grupos de maturação da cultura da soja submetida à aplicação de bioestimulante**. 95 p. Dissertação (Mestrado em Ciências – Fitotecnia) - Universidade de São Paulo Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba, 2017.
- SOUZA, A. T. et al. Transpiration and leaf growth of potato clones in response to soil water deficit. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 71, p. 96-104, 2014.
- SPRENT J. I. Root nodule anatomy, type of export product and evolutionary origin of some Leguminosae. **Plant Cell Environmental**, Oxford, v. 3, p. 35-43, 1980.
- STRECK, E. V et al. **Solos do Rio Grande do Sul**. EMATER/RS; UFRGS. 126 p, 2008.
- TAGLIAPIETRA, E. L. et al. Optimum Leaf Area Index to Reach Soybean Yield Potential in Subtropical Environment. **Agronomy Journal**, Madison, v. 110, p. 932-938, 2018.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia Vegetal**. 5^o.ed. Porto Alegre: Artmed, 918 p, 2013.

TAIZ, L et al. **Fisiologia e desenvolvimento vegetal**. 6°.ed. Porto Alegre, Artmed, 888 p, 2017.

TEDESCO, M. J. et al. **Análise de solo, plantas e outros materiais**. Porto Alegre, 174 p, 1995.

VADEZ, V.; SINCLAIR, T. R. Sensitivity of N₂ fixation traits in soybean cultivar Jackson to manganese. **Crop Science**, Madison, v. 42, p. 791-796.

VARSHNEY, R. K. et al. Agricultural biotechnology for crop improvement in a variable climate: hope or hype. **Trends in plant science**, London, v. 16, p. 363-371, 2011.

VAN LIER, Q. J. Field capacity, a valid upper limit of crop available water. **Agricultural Water Management** , Amsterdam,v. 193, p. 214-220, 2017.

VEITCH, N. C. Horseradish peroxidase: a modern view of a classic enzyme. **Phytochemistry**, Oxford, v. 65, p. 249-259, 2004.

VERDECA. Petition (17-223-01p) for Determination of Non-regulated Status of HB4 Soybean. OECD Unique Identifier: IND-00410-5. 2019. Disponível em: <https://www.aphis.usda.gov/brs/aphisdocs/17_22301p_fpra.pdf>. Acesso em: 15 mar. 2020.

VIANELLO, R.L.; ALVES, A.R. **Meteorologia básica e aplicações**. 2°.ed. Viçosa, MG: Universidade Federal de Viçosa, 460 p, 2012.

WAHBI, A.; SINCLAIR, T. R. Transpiration response of Arabidopsis, maize, and soybean to drying of artificial and mineral soil. **Environmental and Experimental Botany**, Elmsford, v. 59, p. 188-192, 2007.

WANG, A. et al. Elevated CO₂ reduces the adverse effects of drought stress on a high-yielding soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) cultivar by increasing water use efficiency. **Plant Physiology and Biochemistry**, Paris, v. 132, p. 660-665, 2018.

WEISZ, R.; KAMINSKI, J.; SMILOWITZ, Z. Water deficit effects on potato leaf growth and transpiration: utilizing fraction extractable soil water for comparison with other crops. **American Potato Journal**, Orono, v. 71, p. 829-840, 1994.

WHERLEY, B. G.; SINCLAIR, T. R. Differential sensitivity of C 3 and C 4 turfgrass species to increasing atmospheric vapor pressure deficit. **Environmental and Experimental Botany**, Elmsford, v. 67, p. 372-376, 2009.

WITTENBACH, V.A. et al. Changes in photosynthesis, ribulose biphosphate carboxylase, proteolytic activity, and ultrastructure of soybean leaves during senescence. **Crop Science**, Madison, v. 20, p. 225-231, 1980.

ZHANG, J. et al. Genome-wide association and epistasis studies unravel the genetic architecture of sudden death syndrome resistance in soybean. **Plant Journal**, Malden, v. 84, p. 1124-1136, 2015.

- ZANON, A. J. **Crescimento, desenvolvimento e potencial de rendimento de soja em função do tipo de crescimento e grupo de maturidade relativa em ambiente subtropical**. 2015. 179 p. Tese (Doutorado em Agronomia) - Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, 2015.
- ZANON, A. J. et al. Desenvolvimento de cultivares de soja em função do grupo de maturação e tipo de crescimento em terras altas e terras baixas. **Bragantia**, Campinas, v. 74, p. 400-411, 2015.
- ZANON, A. J.; STRECK, N. A.; GRASSINI, P. Climate and management factors influence soybean yield potential in a subtropical environment. **Agronomy Journal**, Madison, v. 108, p. 1447-1454, 2016.
- ZANON, A. J. et al. **Ecofisiologia da Soja visando altas produtividades**. 1^o.ed, Santa Maria, 136 p, 2018.
- ZERAIK, A. E. et al. Desenvolvimento de um spot test para o monitoramento da atividade da peroxidase em um procedimento de purificação. **Química Nova**, São Paulo, v.31, p.731-734, 2008.
- ZHU, Z. et al. Silicon alleviates salt stress and increases antioxidant enzymes activity in leaves of salt stressed cucumber (*Cucumis sativus* L.). **Plant Science**, Clare, v. 167, p. 527-533, 2004.
- ZOU, J. N. et al. Effects of melatonin on photosynthesis and soybean seed growth during grain filling under drought stress. **Photosynthetica**, Dordrecht, v. 57, p. 512-520, 2019.